

Universidad Nacional de Río Negro
Doctorado de la Universidad Nacional de Río Negro
Mención en Ciencias de la Tierra

El registro fósil de equinodermos en el Eoceno-Mioceno de Patagonia Argentina y Antártida.

(Tesis presentada para la obtención del grado de Doctora
de la Universidad Nacional de Río Negro)



Lic. Evangelina Elizabeth Palópolo

Directores: Miguel Griffin y Silvio Casadío

Año 2021

Universidad Nacional de Río Negro
Doctorado de la Universidad Nacional de Río Negro
Mención en Ciencias de la Tierra

El registro fósil de equinodermos en el Eoceno- Mioceno de Patagonia Argentina y Antártida

(Tesis presentada para la obtención del grado de Doctora de la Universidad
Nacional de Río Negro)

Lic. Palópolo Evangelina Elizabeth

Directores: Silvio Casadio (Sede AVVM - UNRN)

Miguel Griffin (FCNyM – UNLP)

Año 2021

Agradecimientos

En primer lugar, gracias a Dios por estar viva. Quien lea esta tesis quizás se pregunte el porqué de la oración anterior. Esto tiene que ver con mi historia en estos años de doctorando.

A los 10 días de iniciar la Beca Interna Doctoral sufrí un ACV hemorrágico, fui hospitalizada, intervenida quirúrgicamente y permanecí en coma sin pronóstico de vida por 11 días. Todos los médicos estaban de acuerdo en que no volvería a tener movilidad en los miembros, capacidad para hablar, entender y comunicarme. La tesis y la paleontología quedaban, entonces, descartadas en mi vida. Sin embargo, con fe y con luchas, tuve una recuperación milagrosa, y en 10 meses estaba lista para volver a retomar la investigación con más fuerza y alegría que antes. Dios tenía un propósito para mi vida y hoy vivo día a día el milagro de mi salud. Disfruto poder caminar, hablar, comprender, trabajar y hasta escribir mi tesis de doctorado.

No importa lo que haya pasado, lo que “perdí” o las luchas que uno tiene que enfrentar. Cuando hay fe y esperanza, todo es posible. Aquello que parecía imposible, aquello que parecía no tener salida, se convirtió hoy en un gran logro. Por eso sí, gracias a Dios por mi vida, porque sin Él nada sería posible.

A mi mamá que desde el día 1 de mi carrera de licenciatura estuvo ahí para apoyarme, darme ánimo cuando estaba cansada, y escucharme cuando las cosas del doctorado no salían cómo esperaba. Sin dudas, una madre incondicional.

A mi papá, por siempre inspirar el espíritu aventurero, curioso y creativo. Por enseñarme que siempre puedo hacer funcionar las cosas con sólo una vuelta de tuerca.

A mi hermano, con el que podía charlar siempre sobre los pros y contras de la tesis, las cuestiones de redacción y del estudio, sabiendo que tenía alguien del otro lado que podía entenderme perfectamente.

Al Dr. Silvio Casadio, mi director, por haberme recibido en el IIPG aún sin conocerme y darme la oportunidad de poder trabajar con todo el equipamiento disponible

en el lugar. Gracias por soportar los ataques de “ping pong de preguntas y respuestas” y los mensajes contando con emoción cada avance.

Al Dr. Miguel Griffin, mi director, que me acompañó en las campañas y me ayudó en momentos de desesperación. Me enseñó a confiar, rellenar formularios, hacer trámites y mantener la calma en todo momento.

A la Dra. Soledad Brezina, quien fue una gran mentora en los primeros años de doctorado. Gran compañera y amiga, siempre dispuesta a brindar su ayuda, su oído y su consejo en cualquier momento. Aprendí el valor del trabajo en equipo junto a ella.

Al Dr. Andreas Kroh, por recibirme y abrirme las puertas de su laboratorio en el Museo de Historia Natural de Viena (NHMW). Fueron tres meses inolvidables, compartiendo conmigo todo su conocimiento, herramientas, libros, espacio de trabajo, etc.

Al Dr. Mathias Harszhauser, director del Departamento de Geología y Paleontología del NHMW, a la Dra. Iris Feichtinger, el Dr. Thomas Nichterl y todo el equipo de geólogos y paleontólogos que hicieron muy amena mi estadía en Viena.

A los profesores de la carrera de grado que me apoyaron, me aconsejaron y me dieron ánimo en todo momento. Una especial mención a la Dra. Susana Damborenea, el Dr. Franco Tortello, el Dr. Javier Gelfo y la Dra. Carolina Acosta-Hospitaleche, que siempre estuvieron para darme una mano.

A mis compañeros del doctorado y del IIPG, que me visitaron en el hospital y en mi casa, se ocuparon de mi salud estos años, soportaron mis días no tan buenos y compartieron sus inquietudes, ansiedades y alegrías conmigo. Gracias Jimena, Débora, Nerina, Yeny, Sara, Julieta, Bárbara, Carolina y Agustina.

A mi amiga Jessica Lopez quien diseñó la portada de la tesis. También fue quien me aconsejó y ayudó en el armado y edición de las imágenes y figuras.

A todos mis amigos más cercanos, por siempre creer en mí, escucharme y asentir mostrando interés, aunque no entendieran nada de lo que estaba diciendo. Un agradecimiento especial a Vanesa Tomas, Eliana Cimma, Florencia Lazo, Gisela y Giuliana Díaz, Vanesa y Valeria Gómez, Natalia Vargas y Carla Carrilao.

Índice de contenidos

Resumen	7
Abstract	9
Capítulo 1: Introducción	12
1.1 Sistemática de los equinodermos	13
1.2 Antecedentes y estado actual del conocimiento	24
1.2.1 El registro cenozoico de los equinodermos en Patagonia	27
1.2.2 El registro cenozoico de los equinodermos en Antártida	34
1.3 Objetivos e hipótesis	38
Capítulo 2: Marco geológico	41
2.1 Formaciones del Eoceno-Mioceno de Patagonia	42
2.1.2 Reseña histórica de los estudios del Paleógeno y Neógeno marino de la Patagonia	42
2.1.2 Formación Man Aike (Eoceno medio-tardío)	44
2.1.3 Formación San Julián (Oligoceno).....	47
2.1.4 Formación El Chacay (Mioceno temprano)	49
2.1.5 Formación Río Foyel (Mioceno temprano).....	50
2.1.6 Formación Monte León (Mioceno temprano).....	52
2.1.7: Formación Estancia 25 de Mayo (Mioceno temprano).....	53
2.1.8: Formación Chenque (Mioceno temprano)	55
2.1.9: Formación Gran Bajo del Gualicho (Mioceno temprano a medio).....	56
2.1.10: Formación Puerto Madryn (Mioceno tardío)	59
2.2 Formaciones del Eoceno-Mioceno de Antártida	61
2.2.1 Formación La Meseta (Eoceno medio)	61
2.2.2 Formación Submeseta (Eoceno medio – Oligoceno?)	63
2.2.3 Formación Polonez Cove (Oligoceno medio-tardío)	64
2.2.4 Formación Cape Melville (Mioceno temprano).....	66
Capítulo 3: Los asteroideos del Eoceno de la isla Vicecomodoro Marambio	70
3.1 Introducción	71
3.2 Marco geológico	74
3.3 Materiales y métodos	79
3.3.1 Fotografía, microscopía óptica e ilustración digital	79
3.3.2 Microtomografía computarizada (MicroCT) y visualización 3D.....	80

El registro fósil de equinodermos en el Eoceno-Mioceno de Patagonia Argentina y Antártida	Índice
3.3.3 PAUP y análisis filogenético	82
3.4 Paleontología sistemática	83
3.5 Análisis sistemático y filogenético de los zoroastéridos	99
3.6 Tafonomía de los restos de <i>Zoroaster marambioensis</i>	102
3.7 Discusión	110
Capítulo 4: Los equinoideos de las formaciones La Meseta y Submeseta	116
4.1 Introducción	117
4.2 Marco geológico	118
4.3 Materiales y métodos	120
4.4 Paleontología sistemática	122
4.5 Discusión	133
Capítulo 5: Los equinoideos del Mioceno de la provincia de Santa Cruz	136
5.1 Introducción	137
5.2 Marco geológico	139
5.3 Materiales y métodos	141
5.3.1 Trabajo de campo y gabinete	141
5.3.2 Análisis de distribución espacial y orientación preferencial en equinoideos	145
5.3.3 Análisis de discriminante lineal y morfometría de los ejemplares de <i>Brisaster</i> del Cenozoico de Patagonia	148
5.4 Resultados	152
5.5 Paleontología sistemática	161
5.6 Discusión	169
Capítulo 6: Catálogo actualizado del registro fósil del Phylum Echinodermata del Eoceno-Mioceno de Patagonia Argentina y Antártida	174
6.1 Introducción	175
6.2 Construcción de la base de datos	177
6.3 Resultados y base de datos integradora	185
6.4 Interpretaciones paleogeográficas y paleoecológicas.....	196
Capítulo 7: Conclusiones	201
Bibliografía.....	206

Anexos.....	264
Anexo 1	265
Anexo 2	268
Anexo 3	272
Anexo 4	273
Anexo 5	316
Anexo 6	325

Resumen

Esta tesis incluye una revisión y un compendio del registro eoceno a mioceno tardío del phylum Echinodermata en la República Argentina, incluyendo Antártida e Islas del Atlántico Sur.

Los equinodermos son organismos bilaterios, con simetría radial secundaria, tejido conectivo mutable, sistema vascular acuífero y endoesqueleto calcáreo multielemental de calcita con alto contenido de magnesio. Constituyen una parte importante de los ecosistemas marinos bentónicos, como parte de la cadena trófica. Poseen baja tolerancia a los cambios de temperatura y salinidad del agua, y al aporte de sedimento y materia orgánica, siendo buenos indicadores ambientales. Las condiciones ambientales que favorecen la preservación de los equinodermos son: poco o nulo transporte, enterramiento rápido o en vida, ausencia de retrabajo posterior, anoxia o disoxia y depósito de sedimentos finos a muy finos.

Los primeros estudios sobre equinodermos en Latinoamérica datan del siglo XIX y sentaron las bases para los estudios posteriores sobre el tema. En Argentina, las rocas del intervalo Eoceno-Mioceno que contienen equinodermos se asignan a las formaciones Man Aike (Eoceno medio-tardío), San Julián (Oligoceno tardío), El Chacay (Mioceno temprano), Río Foyel (Mioceno temprano), Monte León (Mioceno temprano), Estancia 25 de Mayo (Mioceno temprano), Chenque (Mioceno temprano), Gran Bajo del Gualicho (Mioceno temprano-medio) y Puerto Madryn (Mioceno tardío). Dichas formaciones representan varios pulsos transgresivo-regresivos dentro del territorio patagónico en las cuencas del Golfo San Jorge, Península Valdés y Austral-Magallanes. En la Península Antártica, los registros de equinodermos corresponden a las formaciones La Meseta (Eoceno medio), Submeseta (Eoceno tardío-Oligoceno temprano), Polonez Cove (Oligoceno medio-tardío) y Cape Melville (Mioceno temprano).

Mediante la utilización de toma de imágenes de alta resolución (MEB y microtomografía), se describió la especie *Zoroaster marambioensis* para la Formación La Meseta. Su preservación permitió identificar posturas de muerte y enterramiento, infiriendo sus posibles hábitos de vida. Se interpretó que las estrellas de mar colonizaron la parte

distal de un estuario, durante un período en el que la salinidad era normal, murieron por una descarga de agua dulce mediante un flujo hiperpícnico y fueron sepultadas inmediatamente en arena fina, sin posterior retrabajo.

En las formaciones La Meseta y Submeseta, aflorantes en la isla Vicecomodoro Marambio (Antártida), se identificaron los géneros *Abatus*, *Schizaster* y *Stigmatopygus*, utilizando imágenes de alto contraste y diagramas digitales. Estos géneros fueron registrados anteriormente en la Antártida (islas Vicecomodoro Marambio y 25 de Mayo) y la Patagonia Argentina (provincias de Santa Cruz y Chubut). Estos hallazgos permiten realizar inferencias sobre antiguas conexiones marinas entre Nueva Zelanda, Australia, Antártida y Patagonia.

En la Formación Monte León, se estudió una capa con equinoideos del género *Brisaster* preservados *in situ*, asociados a sus propias trazas y a otras que sugieren un ambiente marino somero. Se interpretó el ambiente depositacional como submareal afectado por migración de formas de lecho de gran escala, con importante participación piroclástica.

El compendio del registro de equinodermos del Eoceno-Mioceno de la Patagonia Argentina y Antártida incluye más de 1.200 ejemplares, alojados en 27 instituciones, 10 de ellas radicadas en Argentina. Se reconocieron 37 géneros agrupados en 13 órdenes, con representantes de todas las clases de equinodermos actuales a excepción de la clase Holothuroidea. La Clase Echinoidea es la mejor representada, con 19 géneros (9 de ellos endémicos de la Patagonia). Los equinoideos irregulares se registran en el Eoceno de Antártida, el Oligoceno del Sur de Santa Cruz, el Mioceno temprano del norte de Santa Cruz y sur de Chubut, y el Mioceno medio y tardío del norte de Chubut, Río Negro y Entre Ríos. Se reconoció un posible patrón de distribución, que va de sur a norte a lo largo del tiempo.

La diversidad de equinodermos cenozoicos a nivel global está marcada por un pico en el Eoceno y otro en el Mioceno. En Antártida, la mayor diversidad de géneros se presenta en el Eoceno medio, en capas de la Formación La Meseta, con 17 géneros (5 de crinoideos, 6 de asteroideos, 5 de equinoideos y 1 de ofiuroideos). Las comunidades

observadas son similares a aquellas del Mesozoico, indicando un ambiente somero y más cálido que el actual, con escasez de depredadores durófagos y abundante materia orgánica. En Patagonia, el pico de mayor diversidad se registró durante el Mioceno temprano al igual que en el resto del mundo y coincidió con la máxima inundación del segundo ciclo de la ingresión patagoniana (~20 Ma).

Palabras clave: Echinodermata, Echinoidea, Ophiuroidea, Asteroidea, sistemática, registro fósil, Santa Cruz, Chubut, isla Vicecomodoro Marambio, Antártida.

Abstract

This thesis includes a review and a compendium of the record of the phylum Echinodermata in Argentina, including Antarctica and the South Atlantic Islands, from Eocene to late Miocene.

Echinoderms are bilateral organisms, with secondary radial symmetry, mutable connective tissue, aquiferous vascular system and multielemental calcareous endoskeleton, composed by calcite with high magnesium content. They constitute an important part of the benthic marine ecosystems, as part of the trophic chain. They have low tolerance to changes in water temperature and salinity, and to the sediment and organic matter input, being good environmental indicators. The environmental conditions that improve the echinoderm preservation are: little to null transport, rapid burial or in life entombment, absence of subsequent reworking, anoxia or dysoxia, and deposit of fine to very fine sediments.

The first studies on echinoderms in Latin America date back to the 19th century and laid the foundations for the rest of the studies on the subject. In Argentina, rocks from the Eocene-Miocene interval yielding echinoderm remains are assigned to the Man Aike (Middle-Late Eocene), San Julián (Late Oligocene), El Chacay (Early Miocene), Río Foyel (Early Miocene), Monte León (Early Miocene), Estancia 25 de Mayo (early Miocene), Chenque (early Miocene), Gran Bajo del Gualicho (early-middle Miocene) and Puerto Madryn (late Miocene) formations. These formations represent several transgressive-regressive pulses within the Patagonian territory in the Golfo San Jorge, Peninsula Valdés

and Austral-Magallanes basins. In the Antarctic Peninsula, the echinoderm records come from the La Meseta (Middle Eocene), Submeseta (Late Eocene-Early Oligocene), Polonez Cove (Middle-Late Oligocene) and Cape Melville (Early Miocene) formations.

Using high resolution imaging (SEM and microtomography), the species *Zoroaster marambioensis* was described from La Meseta Formation. Its preservation allowed identifying death and burial positions, inferring their possible life habits. It was interpreted that starfishes colonized the distal part of an estuary during a period when salinity was normal, died from a freshwater discharge through a hyperpychnic flow, and were immediately buried in fine sand, without further rework.

In the La Meseta and Submeseta formations (Seymour Island, Antarctica), the genera *Abatus*, *Schizaster* and *Stigmatopygus* were identified, using high contrast images and digital diagrams. These genera were previously recorded in Antarctica (Seymour and King George islands) and Patagonia (Santa Cruz and Chubut provinces, Argentina). These findings enabled making inferences about ancient marine connections between New Zealand, Australia, Antarctica, and Patagonia.

In the Monte León Formation, a layer yielding spatangoid echinoids of the genus *Brisaster* preserved *in situ*, associated with their own traces and other ichnofossils that suggest a shallow marine environment. The depositional framework was interpreted as subtidal, affected by migration of large-scale bedforms, with important pyroclastic participation.

The compendium of the Eocene-Miocene record of echinoderms from Patagonia Argentina and Antarctica gathered more than 1,200 specimens, housed in 26 institutions, 9 of them located in Argentina. It includes 37 genera grouped into 13 orders, from all current classes, except the Class Holothuroidea. The Class Echinoidea is the best represented, with 19 genera (9 of them endemic from Patagonia). Irregular echinoids are recorded in the Eocene of Antarctica, the Oligocene of southern Santa Cruz, the early Miocene of northern Santa Cruz and southern Chubut, and the middle and late Miocene of northern Chubut, Río Negro, and Entre Ríos. A possible distribution pattern was proposed, running from south to north over time.

The Cenozoic echinoderm global diversity is marked by a peak in the Eocene and another in the Miocene. In Antarctica, generic greatest diversity occurs in the middle Eocene, in La Meseta Formation, with 17 genera (5 of crinoids, 6 of asteroids, 5 of echinoids and 1 of ophiuroids). The observed communities are similar to those of the Mesozoic, indicating a shallower and warmer environment than the current one in Antarctica, with a scarcity of durophagous predators and abundant organic matter content. In Patagonia, the echinoderm diversity peak was documented during the early Miocene as in the rest of the world, in coincidence with the maximum flood of the second cycle from the Patagonian transgression (~ 20 Ma).

Keywords: Echinodermata, Echinoidea, Ophiuroidea, Asteroidea, systematics, fossil record, Santa Cruz, Chubut, Seymour Island, Antarctica.

Capítulo 1

Introducción



El registro fósil de equinodermos en el Eoceno-Mioceno
de Patagonia Argentina y Antártida.
Lic. Evangelina Elizabeth Palópolo

Capítulo 1: Introducción

1.1: Sistemática de los equinodermos

Los equinodermos son organismos bilaterios con simetría radial secundaria, presentan diferentes adaptaciones a los ambientes marinos y una amplia distribución geográfica y batimétrica. Se trata de organismos muy diversos, de hábitat exclusivamente marino, conocidos en el registro fósil desde el Cámbrico.

Los equinodermos son organismos deuteróstomos, caracterizados por las siguientes sinapomorfías (Ruppert y Barnes, 1996; Brusca y Brusca, 2003):

- *Simetría radial secundaria* (Fig. 1A). Las larvas de los equinodermos poseen simetría bilateral, razón por la cual son ubicados dentro del clado Bilateria (Brusca y Brusca, 2003; Morris, 2007). Sin embargo, durante la metamorfosis, las larvas pasan por un período de asimetría y luego devienen en adultos con su característica simetría pentarradial (Peterson *et al.*, 2000). Estudios sobre el centro de gravedad, el comportamiento de escape y la expresión de genes Hox en estrellas de mar, demuestran que los equinodermos adultos retienen una bilateralidad remanente, probablemente presente en los primeros equinodermos del Cámbrico (Peterson *et al.*, 2000; Morris, 2007; Smith, 2008; Ji *et al.*, 2012; entre otros). A pesar de ser una sinapomorfía aceptada ampliamente, estudios recientes determinaron que varias especies de equinoideos espatangoideos y clipeastéridos presentan asimetría o simetría bilateral sobreimpuesta en sus testas (Lawrence *et al.*, 1998; Schultz, 2017 y trabajos allí mencionados). De la misma manera, los holoturoideos desarrollan evolutivamente un estiramiento anteroposterior y simetría bilateral en adultos de la mayoría de los grupos de esta clase (Kerr y Kim, 2002; Smirnov, 2014).
- *Presencia de tejido conectivo mutable* (Fig. 1B). Este tipo de tejido permite a los equinodermos modificar la viscosidad y elasticidad de su dermis ante distintas circunstancias (Ruppert y Barnes, 1996; Barbaglio *et al.*, 2013). El mecanismo parece estar controlado por células nerviosas, en respuesta a estimulación química o mecánica (Motokawa, 2011). Este tipo de tejido y los mecanismos de



cambio asociados están involucrados en la mayoría de las funciones y actividades de los equinodermos, tales como alimentación, autotomía, reproducción, adaptación al ambiente, locomoción y defensa, entre otras (Wilkie, 2005; Barbaglio *et al.*, 2013).

- *Desarrollo de Sistema Vascular Acuífero (SVA)*. El SVA es un conjunto de cavidades y canales rellenos de fluido (Fig. 1C), derivados principalmente como una modificación del mesocele izquierdo o hidrocele (Brusca y Brusca, 2003; Mooi y David, 2008). Se desarrolla en los estadios tempranos del desarrollo ontogenético, especializándose en madreporito, canal pétreo, canal anular, canales radiales, canales laterales y pies ambulacrales. En las diferentes clases, cumple diversas funciones. Interviene en la alimentación, el intercambio gaseoso, la locomoción y la fijación al sustrato (Ruppert y Barnes, 1996).
- *Presencia de endoesqueleto calcáreo multielemental, compuesto por osículos de calcita con bajo contenido de magnesio* (Fig. 1D). El endoesqueleto es de origen mesodérmico, característica que comparten con el phylum Chordata (Brusca y Brusca, 2003). Los osículos de los equinodermos se desarrollan como agregados policristalinos alineados, aunque se comportan ópticamente como un único cristal de calcita (Smith, 1990). Están formados por el estereoma, una malla tridimensional abierta de calcita inorgánica (Kroh y Nebelsick, 2010). Los intersticios están rellenos por el estroma, la parte orgánica compuesta por fagocitos, esclerocitos y abundante fluido extracelular (Killian y Wilt, 2008). Cada tipo de osículo presenta un grado de porosidad diferente, de acuerdo con la posición y función que cumplen (Kroh y Nebelsick, 2010). Inclusive pueden observarse varios tipos de organización del estereoma en ciertos grupos de equinodermos (Smith, 1990). La unión entre los osículos se da de manera más o menos rígida, mediante tejido conectivo, fibras musculares o de colágeno, desarrollo de carillas articulares, etc. (Brett *et al.*, 1997; Ruppert y Barnes, 1996).

El phylum Echinodermata Klein, 1778 se divide en 11 clases, incluidas en los Subphyla Blastozoa, Crinozoa, Asterozoa y Echinozoa, y 8 clases extintas de posición incierta dentro del phylum (Broadhead y Waters, 1980; Zamora *et al.*, 2012; Telford *et al.*,

2014; WoRMS, 2021). Posee más de 13.000 especies fósiles y 7.000 especies vivientes. Según Zamora *et al.* (2012) y Mogiardino Koch (2021), los equinodermos fueron mucho más diversos en el pasado, algo que se puede constatar en la cantidad de subphyla, clases y órdenes del Paleozoico y Mesozoico con respecto a la actualidad.

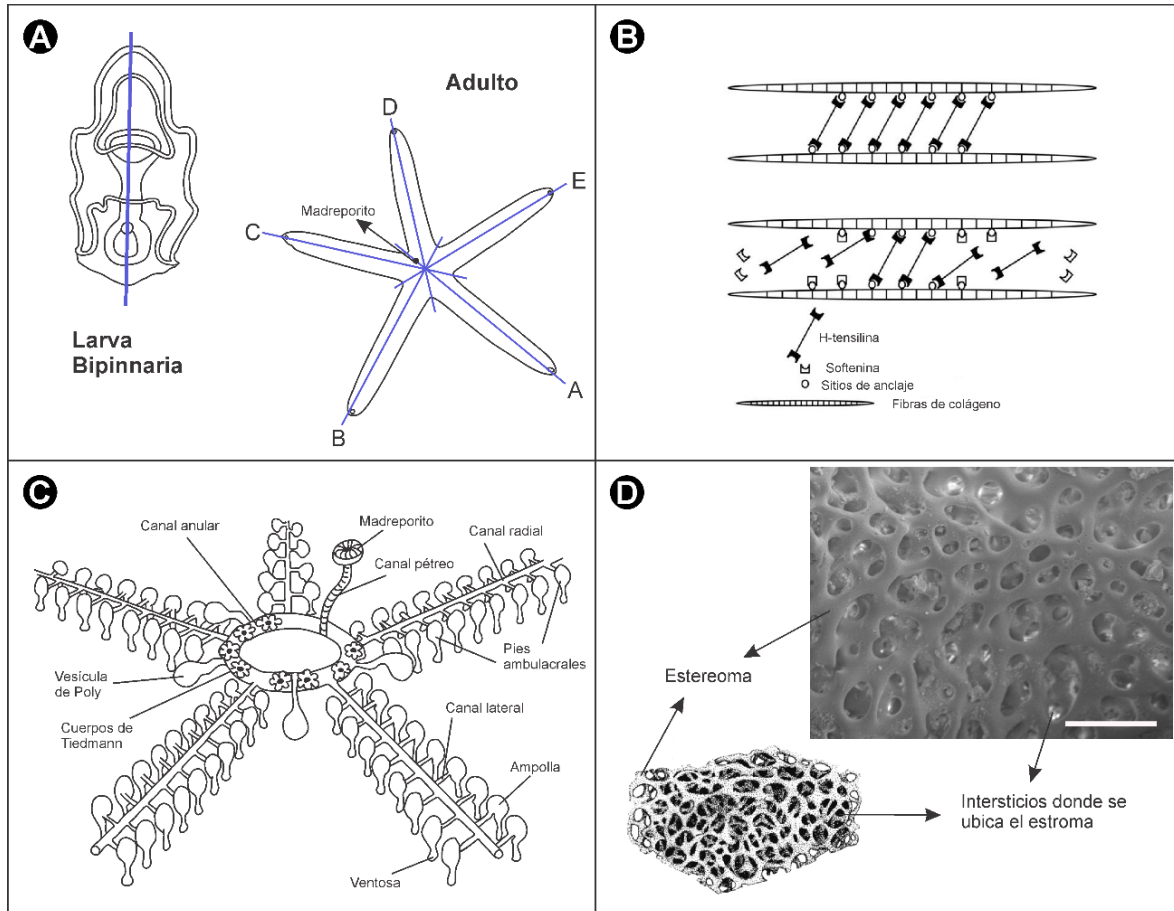


Fig. 1. Ilustración de los principales caracteres diagnósticos del phylum Echinodermata. A: Larva bipinnaria y adulto de la clase Asteroidea, con sus correspondientes ejes de simetría (azul). B: Estructura interna del tejido conectivo mutable en equinodermos. Las fibras de colágeno se conectan/desconectan mediante tensilina y softenina, generando rigidez o flaccidez de la pared del cuerpo. Modificado de Takehana *et al.* (2014). C: Estructura general del sistema vascular acuífero de un asteroideo (tomado de BIODIDAC© - Livingstone, 1995). D: Diagrama de la estructura 3D irregular del estereoma en un osículo de equinodermo (abajo izquierda, modificado de Gorzelak, 2021) y su correspondiente vista bajo MEB (arriba derecha).

Las cinco clases de equinodermos actuales se caracterizan de la siguiente manera (Fig. 2; Ruppert y Barnes, 1996; Brusca y Brusca 2003; Camacho, 2007; Kroh y Nebelsick, 2010):



- *Clase Crinoidea*: son organismos filtradores sésiles o de movilidad reducida (en comatúlidos). El cuerpo de los crinoideos se divide en pedúnculo (estructuras de fijación y tallo) y corona (cáliz y brazos). El tallo se compone de numerosas placas columnares de simetría pentarradial superpuestas y articuladas de manera más o menos flexible. El cáliz es un conjunto rígido de placas parcial o totalmente fusionadas, con forma de copa. La corona incluye a los brazos, ramificados o no, compuestos de osículos braquiales, pínulas y artejos, débilmente articulados. Las aperturas bucal y anal se dirigen hacia arriba y el sistema ambulacral es abierto. Actualmente sólo sobreviven los isocrínidos en aguas profundas y los comatúlidos en aguas someras.
- *Clase Asteroidea*: cuerpo aplanado oro-aboralmente, con forma de estrella y simetría pentámera bien marcada. Presentan un disco central continuo con los brazos, cavidad celómica amplia, surco ambulacral abierto en superficie actinal y pies ambulacrales con ampolla, utilizados para locomoción. Los osículos son pequeños y están débilmente conectados. La superficie en contacto con el sustrato se denomina superficie actinal (donde se encuentra el surco ambulacral) y la superficie opuesta, abactinal. La boca abre al centro de la superficie actinal del disco y puede o no presentar un anillo oral de osículos. En la superficie abactinal se encuentran las aberturas anal, gonadal y del madreporito, y las estructuras respiratorias o pápulas.
- *Clase Ophiuroidea*: reconocidos por la presencia de un disco central bien delimitado y cinco brazos (ramificados o no) largos y flexibles. La superficie oral del disco posee un borde oral robusto, con aparato mandibular desarrollado, 10 surcos genitales y numerosas placas poligonales. Los brazos poseen una estructura central de placas o vértebras, rodeadas de pequeños osículos de protección laterales, dorsales y ventrales, con espinas asociadas. El sistema ambulacral es cerrado y los podios carecen de ampollas, por lo tanto, la locomoción deja de ser a través de los pies ambulacrales y el desplazamiento recae sobre la punta de sus brazos. No poseen pápulas ni pedicelarios.
- *Clase Holothuridea*: poseen un cuerpo alargado oro-aboralmente, flexible, con osículos de diferentes formas y tamaños, no articulados, embebidos en la pared

del cuerpo. La boca está rodeada de tentáculos y podios orales. El ano da lugar internamente a la cloaca, donde llegan la parte distal del sistema digestivo y las estructuras respiratorias únicas en el phylum (los árboles respiratorios).

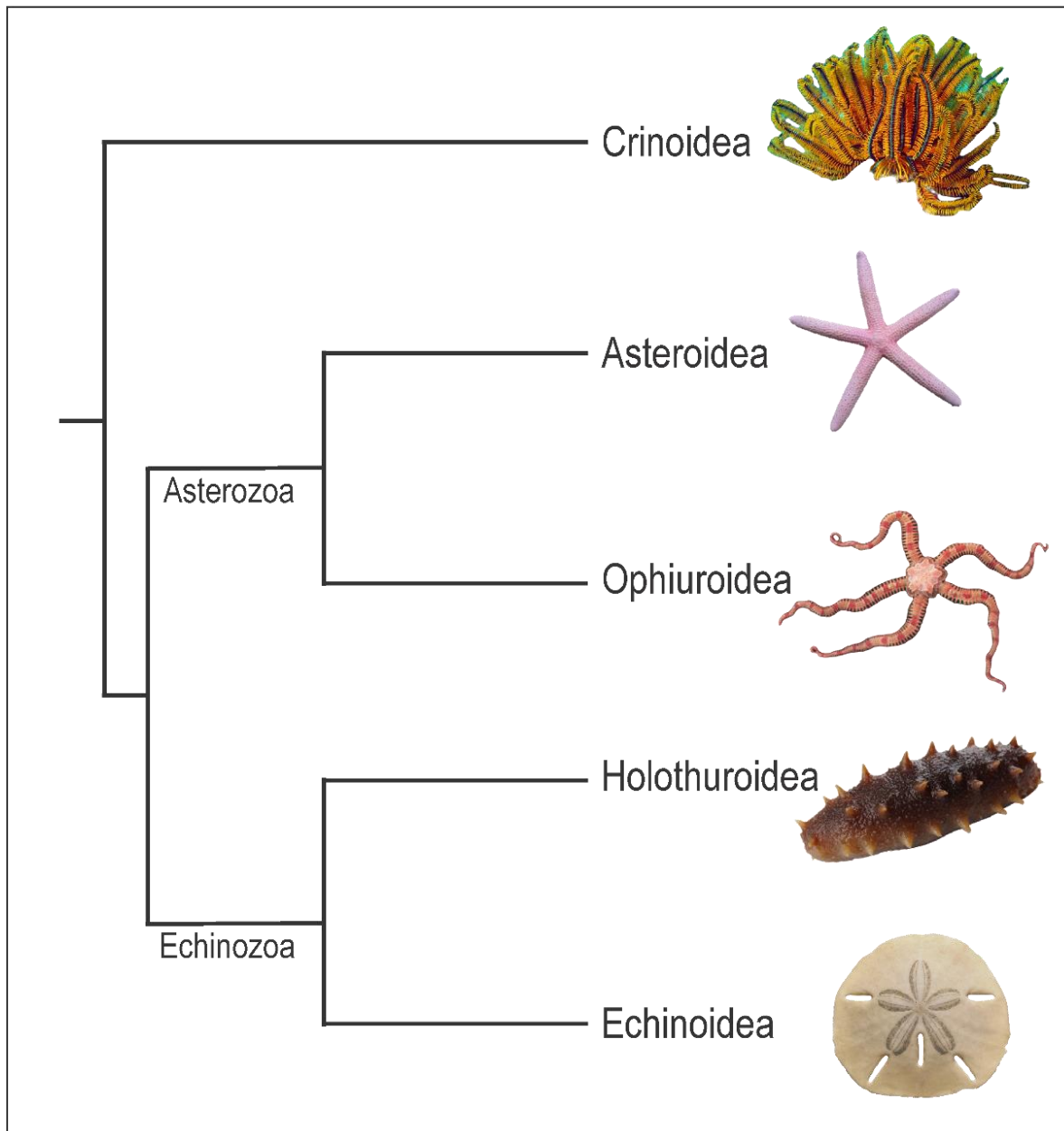


Fig. 2. Cladograma simplificado de las clases actuales del phylum Echinodermata, según Reich *et al.* (2015).

- *Clase Echinoidea*: poseen una corona rígida, globosa o aplanada, compuesta de 20 columnas de osículos, 10 perforadas (ambulacrales) y 10 no perforadas (interambulacrales), intercaladas de a pares. Cada grupo de placas presenta espinas

adheridas de diferente tamaño, forma y función y pedicelarios (estructuras de defensa). Existen dos grandes grupos: (i) los erizos regulares, con simetría radial y forma globosa y (ii) los erizos irregulares, con tendencia a la simetría bilateral y formas más aplanadas. Los erizos regulares poseen una estructura mandibular o linterna de Aristóteles, que les permite alimentarse de las películas algales y microbiales del sustrato (dejando marcas de “pastoreo” específicas). Se los identifica fácilmente entre sí por la morfología de las placas que integran la corona o testa y, en algunos casos, la morfología de las espinas es de importancia taxonómica (Smith, 1984).

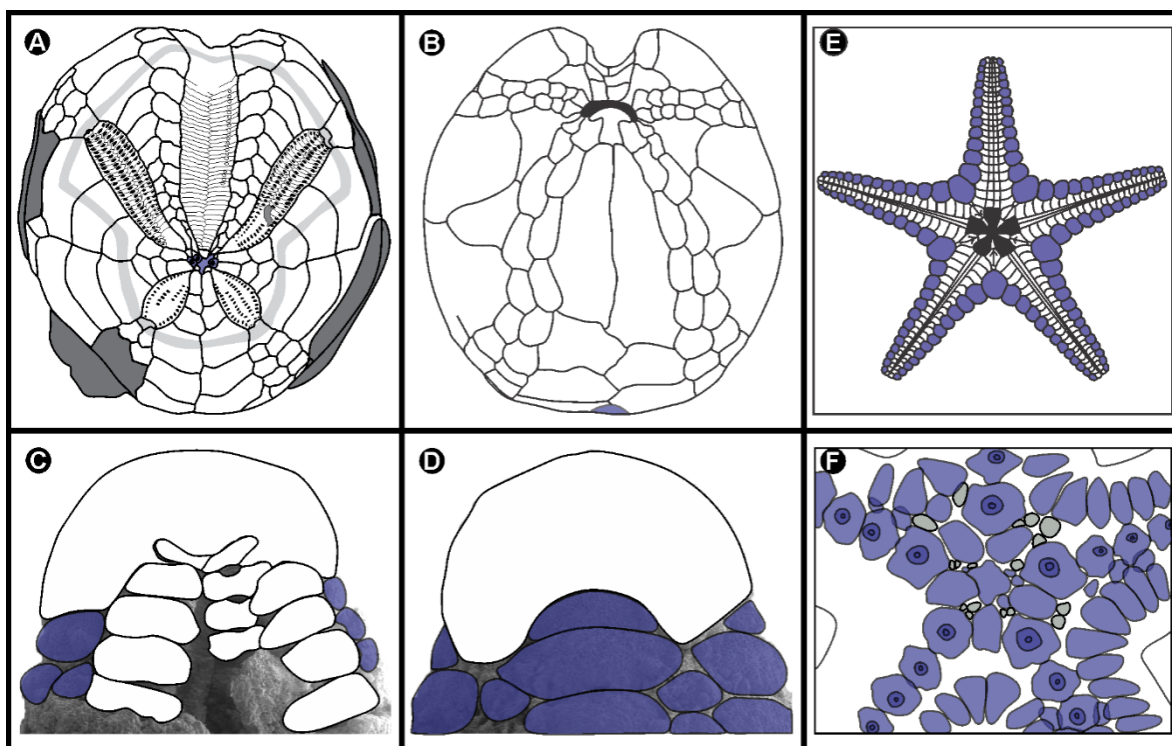


Fig. 3. Diagramas de placas de equinoideos y asteroideos mostrando la posición del esqueleto axial (blanco) y extraaxial (azul). Nótese la presencia de placas oculares en la punta de los brazos (asteroideos) o en los bordes del sistema apical (equinoideos) y la notable reducción del esqueleto extraaxial en los equinoideos, tanto regulares como irregulares. A: Vista aboral de equinoideo espatangoideo (modificado de Palópolo *et al.*, 2021a). B: Vista oral del equinoideo *Brisaster latiformis* (modificado de Smith y Kroh, 2011). C: Diagrama de la superficie oral de una estrella de mar (modificado de David y Mooi, 1999). D-E: Vistas actinal y abactinal de la porción distal de un zoroastérido (modificado de Palópolo *et al.*, 2021b). F: Vista abactinal detallada del disco de y un zoroastérido (modificado de Palópolo *et al.*, 2021b).

En el transcurso de la última década, los estudios filogenómicos y de biología molecular cobraron gran importancia para dilucidar las relaciones entre los grupos



taxonómicos de varios phyla. En el phylum Echinodermata, los estudios que combinan las variables morfológicas con caracteres moleculares y de genoma mitocondrial, han demostrado que la sistemática tradicional conduce en algunos niveles taxonómicos a la determinación de grupos parafiléticos o polifiléticos.

Para citar algunos ejemplos, Miller *et al.*, (2017), mediante un estudio filogenético utilizando secuencias genéticas, detectaron inconsistencias en la clasificación de la clase Holothuroidea, ya que tres de los cinco órdenes aceptados hasta el momento resultaron ser parafiléticos. Los autores propusieron un cambio sustancial en la sistemática de los holoturoideos, con siete órdenes. Por otro lado, se encontraron inconsistencias en la filogenia de los equinoideos, a nivel ordinal. Los estudios de Souto *et al.*, (2019), Mogiardino Koch *et al.*, (2018, 2022), y Mogiardino Koch y Thomson, (2021) combinan la morfología con los datos moleculares y paleontológicos de la clase, y determinan que los órdenes Cassiduloidea y Clypeasteroidea no son monofiléticos. Uno de los cambios más grandes en la sistemática de los erizos irregulares es la definición del orden Echinolampadacea, donde se encuentran los subórdenes Cassiduloidea, Echinolampadoidea y Scutelloidea. Por último, los estudios de mitogenómica y filogenia molecular también afectaron la recuperación de los clados de asteroideos a nivel de orden. Según Sun *et al.*, (2022), los órdenes Valvatida, Paxillosida y Forcipulatida serían polifiléticos, y la Familia Zoroasteridae sería el grupo hermano de los integrantes del orden Brisingida y del resto del orden Forcipulatida.

Los últimos trabajos publicados sobre la filogenia molecular de los equinodermos, las clases y los órdenes de equinodermos actuales coinciden en que se necesita una revisión exhaustiva del material fósil depositado en los museos, para actualizar las bases de datos utilizadas para el cálculo de los tiempos de divergencia de caracteres, calibración de relojes moleculares y determinación de patrones evolutivos dentro del phylum. La combinación de datos morfológicos del material fósil, sumado a las secuencias de ADN mitocondrial son herramientas de alto alcance para dilucidar relaciones entre los grupos y actualizar su clasificación.



El origen de los equinodermos se remonta al Cámbrico temprano. El registro más antiguo de equinodermos con simetría radial corresponde al género *Helicoplacus*, el cual se halla asociado con trilobites y arqueociátidos en la Formación Poleta (California, EEUU; Durham y Caster, 1963; Zamora y Rahman, 2015). Los helicoplacoideos evolucionaron a partir de un posible ancestro deuteróstomo con simetría bilateral.

A lo largo del registro fósil, se observa que los equinodermos han cambiado sus patrones de formación, disposición y ubicación de los osículos en el esqueleto, dando lugar a todas las formas que conocemos actualmente. Este proceso incluye principalmente cambios en la ontogenia y la metamorfosis, explicados por la teoría axial/extraxial (EAT, por sus siglas en inglés) de las homologías del esqueleto (Fig. 3). Los equinodermos del Paleozoico poseen un mayor desarrollo del sistema extraxial que del axial, indicando que la metamorfosis no era un proceso tan determinante como lo es en los equinodermos actuales (Mooi y David, 1998). En el Mesozoico y Cenozoico, los equinodermos registraron una serie de cambios en su desarrollo y el esqueleto axial tomó preponderancia en la formación de las distintas estructuras de la pared del cuerpo (Mooi y David, 1998, 2008; David y Mooi, 1999). Esto generó un quiebre tanto estructural como sistemático entre especies paleozoicas y post-paleozoicas dentro del phylum.

En cuanto a la preservación en el registro fósil, cada una de las clases posee distinto potencial de preservación de acuerdo con su plan corporal y el ambiente donde viven, lo cual influye en su abundancia y diversidad en las sucesiones que las contienen (Brett *et al.*, 1997; Nebelsick, 2004). La naturaleza del endoesqueleto, su composición, unión y rigidez, juega un papel muy importante en la preservación de individuos completos. Como fue mencionado, los equinodermos poseen esqueleto multielemental, extremadamente propenso a desintegrarse en cortos períodos de tiempo (horas a pocas semanas) después de la muerte. Por esta razón, es común encontrar artejos y osículos sueltos en *picking*, inclusive en rocas donde no existe evidencia macroscópica de su presencia.

Brett *et al.* (1997), observando las características esqueléticas de las distintas clases, dividió a los equinodermos en tres grupos, de acuerdo con el potencial de preservación de cada una de las clases. El tipo 1 incluye los organismos con articulación débil, propensos a



desintegrarse fácilmente en osículos aislados (holoturoideos, asteroideos y ofiuroideos). El tipo 2, integrado por los crinoideos y equinoideos regulares, presentan una gran variedad de tipos de preservación, desde testas y cálices completos hasta artejos, espinas y osículos aislados, según los distintos estadios de transporte, fragmentación y desarticulación por los que pasó el espécimen. El tipo 3 incluye aquellos equinodermos cuya estructura corporal y unión entre osículos es tan fuerte que se rompen en las zonas de sutura, encontrándose la mayoría de las veces como ejemplares completos o casi completos.

Existe un consenso en que la preservación excepcional de esqueletos fósiles de equinodermos está relacionada, en primer lugar, con el plan corporal de la especie, la amplitud de la cavidad celómica y la resistencia de las uniones entre los osículos (Ausich *et al.*, 2001; Brusca y Brusca, 2003).

Por ejemplo, el pedúnculo y el cáliz de los crinoideos poseen una estructura mucho más rígida y resistente que los brazos, conformados por pequeños osículos y artejos con articulación flexible. Es común encontrar fragmentos pedunculares y cálices articulados en el registro fósil, pero hallar restos de crinoideos completamente articulados es difícil, a menos que se den una serie de condiciones atípicas que favorezcan su preservación.

En los asteroideos, la cavidad celómica se extiende a lo largo de los brazos y es muy amplia (Fig. 4C; Ferguson, 1992; Brusca y Brusca, 2003). Sumado a esto, la unión de los osículos se da por estereoma entrelazado, fibras de colágeno, ligamentos, cemento parcial o totalmente calcificado, o una combinación de éstos (Ausich *et al.*, 2001). Estas características los hacen altamente propensos a colapsar en sentido oro-aboral debido a la descomposición de tejido blando (Sutton *et al.*, 2005), y promueven la rápida desarticulación de los osículos no imbricados (Brett *et al.*, 1997; Ausich *et al.*, 2001; Palópolo *et al.*, 2021b).

Los ofiuroideos poseen una cavidad celómica más limitada (Fig. 4E) y el surco ambulacral es cerrado en la mayoría de las especies (Brusca y Brusca, 2003). Los osículos de los brazos están articulados de manera rígida o fusionados, lo que aumenta relativamente su potencial de preservación. La desarticulación de los esqueletos en ofiuroideos se da principalmente entre los brazos y el disco (Martínez *et al.*, 2010; Reid, 2017; Reid *et al.*,

2019). De esta manera, es común encontrar en el registro fósil capas con varios ejemplares moderadamente articulados (conocidos en la literatura como “*brittlestar beds*” (Aronson, 1989; Martínez *et al.*, 2010). Aunque la desarticulación lleva a la pérdida de información en la mayoría de los casos, algunas veces este proceso tafonómico puede ayudar a la identificación de nuevas especies (Thuy *et al.*, 2020).

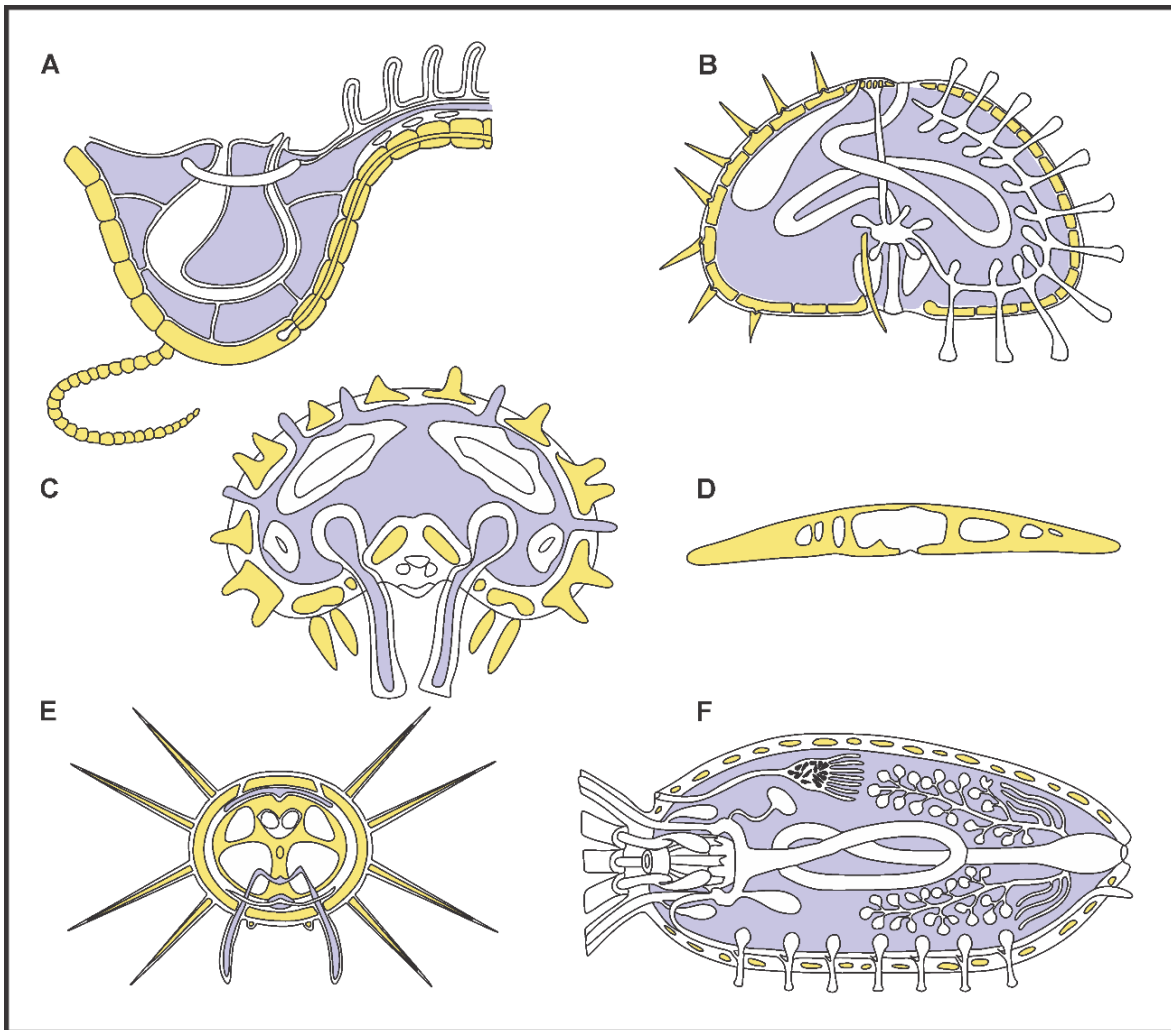


Fig. 4. Esquemas comparativos de la superficie ocupada por la cavidad celómica (celeste) y los osículos calcáreos en las distintas clases de equinodermos. A: Clase Crinoidea (modificado de Ferrario *et al.*, 2020). B: Clase Echinozoidea, orden Cidaroida (modificado de Ball y Lambert, 2011). C: Clase Asterozoidea (modificado de Galloway, 1915). D: Clase Echinozoidea, orden Clypeasteroida (modificado de Grun *et al.*, 2016). E: Clase Ophiurozoidea (modificado de Inouye, 2021). F: Clase Holothurozoidea (modificado de Inouye, 2021).

Los equinoideos poseen uniones mucho más rígidas que los integrantes del subphylum Asterozoa (Brett *et al.*, 1997; Parma, 2007). En estos organismos, las placas se encuentran fuertemente imbricadas y articuladas, formando una estructura rígida o testa



(Ruppert y Barnes, 1996). Sin embargo, no todos los equinoideos tienen la misma probabilidad de preservarse completos (Kidwell y Baumiller, 1990).

Los erizos regulares tienen forma semiesférica y globosa y su cavidad interna puede colapsar fácilmente si no son sepultados rápidamente y la descomposición del tejido blando avanza considerablemente (Fig. 4B; Kidwell y Baumiller, 1990; Greenstein, 1991). La desarticulación y fragmentación es muy común, encontrándose principalmente como concentraciones de espinas y fragmentos pequeños de testas (Greenstein, 1992). Kidwell y Baumiller (1990) realizaron un estudio detallado de los factores clave en la preservación de este grupo en los sedimentos marinos y determinaron que, si los organismos no son enterrados dentro de los 7 días después de su muerte, la fragmentación y desarticulación hacen que su potencial de preservación disminuya considerablemente. Por esta razón, es muy raro encontrar esqueletos completos de este grupo (Seilacher, 1976); sin embargo, poseen caracteres importantes que permiten la descripción e identificación de especies aún sin contar con parte de la testa (Greenstein, 1992, 1993).

Los erizos irregulares (espatangoideos, clipeastéridos, escutélidos, etc.) poseen forma discoidal y más aplanada (Fig. 4E; Brusca y Brusca, 2003; Parma, 2007). Viven en todas las profundidades, preferentemente en sustratos blandos y poseen tanto hábitos epifaunales como semiinfaunales e infaunales. Entre ellos, los clipeastéridos y escutélidos se hallan con mucha frecuencia en sedimentos arenosos marinos del Cenozoico (Kroh y Nebelsick, 2003; Mancosu, 2013). La mayoría de ellos forman concentraciones de cientos o miles de ejemplares de distintos tamaños en bancos que pueden seguirse por decenas de metros o kilómetros (Nebelsick, 1999; Beláustegui *et al.*, 2012; Mancosu, 2013; Mancosu *et al.*, 2015). El hecho de poseer un cuerpo muy aplanado, con fusión parcial de varias placas y presencia de estructuras de refuerzo del endoesqueleto impiden su desarticulación y facilitan su transporte y acumulación hidrodinámica, como sucede con ciertos bivalvos (Seilacher, 1979; Mancosu y Nebelsick, 2013, 2016, 2017).

Un caso particular entre los erizos irregulares es el de los erizos espatangoideos. Este grupo es muy común desde el Cretácico hasta el Mioceno tardío en sucesiones marinas a nivel mundial, aunque raramente forman concentraciones fósiles. Actualmente poseen



una diversidad alta, son cosmopolitas y habitan en todos los ambientes y profundidades. Su esqueleto es muy fino y delicado, al igual que sus espinas y pedicelarios. Estas características teóricamente los hace propensos a la desarticulación y la fragmentación. Sin embargo, sus hábitos infaunales permiten que, si no sufren transporte luego de su enterramiento final, se preserven *in situ* completos y con estructuras lábiles articuladas.

Por último, los holoturoideos poseen un esqueleto reducido compuesto de osículos no articulados, embebidos en la pared del cuerpo (Fig. 4F; Sprinkle y Kier, 1986; Ruppert y Barnes, 1996; Parma, 2007). Existen dos tipos de preservación de holoturoideos: (i) impresiones o moldes de la pared del cuerpo, denominados fósiles corpóreos y (ii) elementos calcáreos del esqueleto (osículos) aislados, con una gran variedad de formas (Croneis y Cormack, 1932). El registro de fósiles corpóreos de holoturoideos es escaso y está limitado a 15 localidades (Reich, 2013). Por lo general, el registro de organismos de esta clase se documenta por análisis de osículos aislados recuperados mediante *picking* (Reich 2013; Reich y Ansoerge, 2014). Si bien existen características que no pueden conocerse mediante este tipo de colecciones, es posible identificar, a partir de análisis de osículos aislados, familias o géneros (Reich, 2004; Reich y Ansoerge, 2014).

Algunas de las condiciones ambientales que favorecen la preservación de concentraciones de equinodermos completos son: poco o nulo transporte, enterramiento rápido o en vida, ausencia de retrabajo posterior, anoxia o disoxia, depósito de sedimentos finos a muy finos, etc. (Seilacher 1979; Nebelsick y Kroh, 2002; Baumiller *et al.*, 2008; Mancosu, 2013, entre otros). Por ello, los estudios multidisciplinarios son clave para comprender mejor el comportamiento, evolución y cambios a lo largo de la historia del phylum.



1.2: Antecedentes y estado actual del conocimiento

Los primeros estudios sobre representantes del phylum Echinodermata en Latinoamérica se dieron en el siglo XIX (Agassiz, 1836; d'Orbigny, 1842; Darwin, 1846; Desor, 1847, 1858; Lahille, 1896, 1898; Ihering, 1897; Lambert, 1910), los cuales sentaron las bases para estudios posteriores. Al inicio del siglo XX, se publicaron los primeros trabajos sobre equinodermos fósiles de Argentina (De Loriol, 1902; Ortmann, 1900, 1902; Ihering, 1914; Lambert, 1903, 1910; Ameghino, 1906, entre otros), casi todos ellos del Paleógeno y Neógeno ("Terciario"). Alvarado y Solís-Marín (2013) realizaron una recopilación de los trabajos publicados sobre equinodermos de América Latina durante este primer período de investigación.

Hacia la mitad del siglo XX, se inició el estudio de equinodermos de Antártida, y se profundizó el conocimiento de los equinoideos de Estados Unidos y Latinoamérica (Furque y Camacho, 1949; Feruglio, 1949; Bernasconi, 1959; Bertels, 1975; Blake y Zinsmeister, 1979, 1988; Jesionek-Szimanska, 1987; Radwanska, 1996; Blake y Aronson, 1998, entre otros). En los últimos años, en Argentina, se realizaron revisiones de las colecciones depositadas alrededor del mundo, descripción de hallazgos puntuales y algunos estudios de paleoecología y tafonomía (Parma, 1985, 1989, 1996a-b, 2012; Camacho *et al.*, 2000; Chiesa *et al.*, 1995; Parma y Casadío, 2005; Caviglia *et al.*, 2007; Pérez *et al.*, 2011, entre otros).

A pesar de los avances realizados en el conocimiento de equinodermos fósiles en Latinoamérica restan numerosos problemas por resolver. El registro cenozoico fue, en primera instancia, confuso y poco detallado en cuanto a las localidades, las formaciones y las edades. Muchas localidades fosilíferas fueron ubicadas incorrectamente, impidiendo retornar a las mismas en búsqueda de nuevos ejemplares. A esto se suma que muchos ejemplares se encuentran depositados en el extranjero, descripciones sin designación de material tipo y numerosos ejemplares extraviados. La falta de especialistas en la sistemática de los equinodermos fósiles en Latinoamérica y las dificultades encontradas al intentar organizar y actualizar el material disponible es un denominador común en la mayoría de los países, lo cual ha impedido un mayor desarrollo del conocimiento de los representantes

fósiles de grupo en Latinoamérica. Sin embargo, en los últimos años, comenzó un trabajo minucioso de revisión de los registros en varios países, abriendo el camino para futuras interpretaciones paleoecológicas, biogeográficas y evolutivas del grupo a nivel regional (Donovan, 2001; Donovan *et al.*, 2005; Alvarado, 2011; Alvarado y Solís-Marín, 2013).

México cuenta con la mayor diversidad de equinodermos fósiles de Latinoamérica, con aproximadamente 248 especies, incluyendo 6 especies de ofiuroides del Paleógeno – Neógeno y un total de 121 especies del Cenozoico en 17 estados del país. En América Central, los registros son aislados, escasos y con ubicaciones poco precisas. Un caso excepcional se da en Jamaica y Costa Rica, donde Donovan y Rowe (2000), Donovan *et al.* (2005) y Alvarado *et al.* (2006) han reportado numerosas especies en varias localidades (Fig. 5).

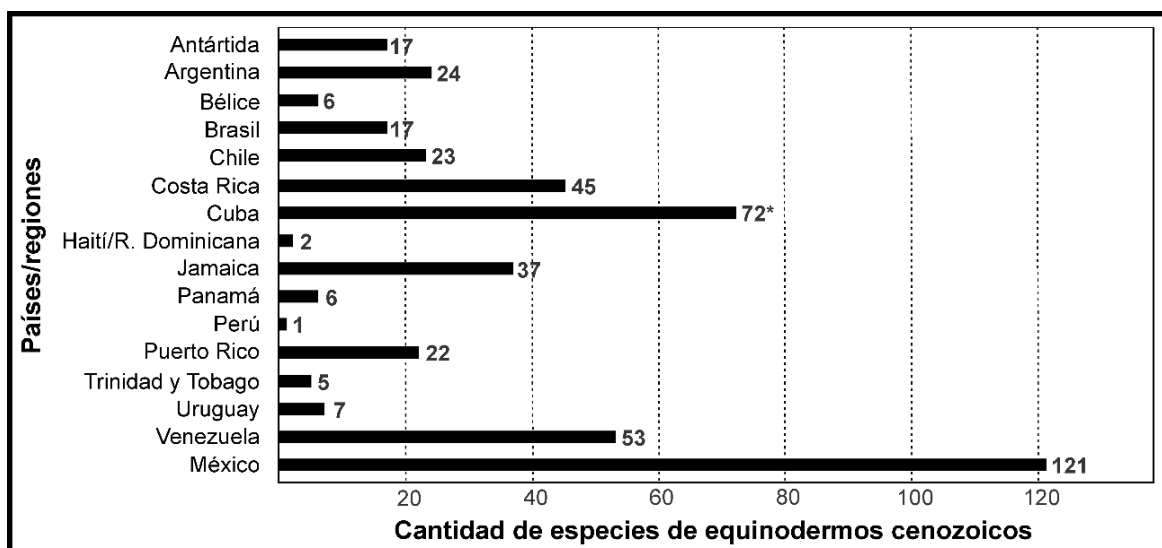


Fig. 5. Cantidad de especies de equinodermos cenozoicos en los distintos países de Latinoamérica. *: datos según Kier (1984), aún sin corroborar.

En América del Sur, Brasil y Argentina son los países que cuentan con el mayor número de especies fósiles de equinodermos (Martín-Medrano y García-Barreda, 2013) y los estudios están centrados en los equinoideos y ofiuroides del Cretácico tardío – Mioceno tardío. Brasil contaba hasta 2013 con 84 especies nominales, 10 de Crinoidea, dos de Stylophora, tres de Blastoidea, 63 de Echinoidea, tres de Asteroidea, una de Ophiuroidea y dos de Holothuroidea, cuyas edades van del Paleozoico tardío al Neógeno (Tommasi, 1999; Scheffler, 2007). Al igual que Argentina, Brasil cuenta con una fauna muy variada de



equinoideos irregulares del Mioceno, aunque más afín con las faunas del Caribe y el Indo Pacífico (Ventura *et al.*, 2013).

En Uruguay, el registro fósil de equinodermos del Cenozoico se restringe casi en su totalidad a especies de equinoideos irregulares del Mioceno, especialmente de la Familia Monophorasteridae (Mooi *et al.*, 2001; Martínez y Mooi, 2005; Martínez, 2008).

En Argentina hasta la fecha existen 42 especies cenozoicas válidas, de las cuales 28 son de equinoideos, cinco de crinoideos, cuatro de ofiuroideos y cinco de asteroideos. En el anexo 1 se puede encontrar el listado de especies nominales conocidas con anterioridad a esta tesis y los materiales identificados con nomenclatura abierta.

En Argentina, durante los últimos 150 años se han realizado publicaciones que pueden agruparse en cuatro períodos: conocimiento inicial (1836-1896), aspectos sistemáticos (1998-1914), menciones puntuales en trabajos de tipo geológico (1949-1969) y menciones y ampliaciones puntuales de índole sistemática y geográfica (1985-2016).

Durante el primer período, la información estratigráfica y geográfica no fue debidamente explicitada. Esto dio lugar a subsiguientes confusiones acerca de la edad de los ejemplares. El hecho de que todos los fósiles inicialmente fueran asignados al “Terciario de Patagonia” o a la “gran Formación Terciaria Patagónica” sin indicaciones precisas (d’Orbigny, 1842; Darwin, 1846), generó que, luego de estudios estratigráficos más detallados, algunos de los registros no se pudiesen asignar con certeza a las diferentes unidades litoestratigráficas identificadas con posterioridad. Además, varias de las localidades mencionadas por los naturalistas no se han podido identificar aún, por lo que varias especies continúan con una ubicación incierta. Esto genera serios problemas cuando se trata de incluir a dichas especies en marcos biogeográficos más regionales. A esto debe sumarse el hecho que algunos ejemplares tipo se hallan perdidos.

En cuanto a las publicaciones donde se mencionan hallazgos de equinodermos en sucesiones cenozoicas de la Patagonia, en muchos casos constituyen solo menciones acerca de la presencia del grupo o imágenes de material sin identificar taxonómicamente (Chiesa *et al.*, 1995; Camacho *et al.*, 2000; Chiesa y Camacho, 2001; del Río *et al.*, 2007;



Zinsmeister, 1981; Pérez *et al.*, 2013). Pocos trabajos toman como eje central a los equinodermos (Parma, 1985, 1989; Baumiller y Gaździcki, 1996; Caviglia *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2011; Kroh, 2014, entre otros). Muy pocos trabajos sobre equinodermos de Argentina se refieren a aspectos bioestratigráficos, paleoecológicos y biogeográficos (Parma, 1985, 1989; Parma y Casadio, 2005; Martínez *et al.*, 2010).

Durante el último período de desarrollo de los estudios (1985-2016), solo se han realizado descripciones puntuales, revisiones de material depositado con anterioridad en museos y reasignación de los materiales a nuevos géneros y especies (Rossi de García y Levy, 1989; Caviglia *et al.*, 2007; Kroh *et al.*, 2013; Martínez y del Río, 2008).

El registro de equinodermos del Paleógeno y Neógeno de Argentina necesita de una extensa revisión sistemática, estratigráfica y bioestratigráfica, ya que la mayoría de los registros se asignan a “estratos del Terciario”, un conjunto de depósitos sedimentarios marinos que pertenecen a diferentes formaciones, edades y ambientes (ver capítulo 2 y trabajos allí mencionados). Varios autores concluyeron que es necesario un estudio más profundo y detallado de la fauna de equinodermos en el país ya que contribuiría a mejorar el conocimiento de la filogenia y paleobiogeografía del grupo (Jesionek-Szymanska, 1987; Riccardi, 2005; del Río *et al.*, 2007).

1.2.1: El registro cenozoico de los equinodermos en la Patagonia

Paleoceno

Bertels (1965) describió placas aisladas de las clases Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea y Holothuroidea, en estratos de la Formación Roca, aflorante al norte de la ciudad de General Roca, Río Negro. La autora ilustró placas ambulacrales e interambulacrales de equinoideos, además de un gran número de espinas y púas pertenecientes a esa clase. De la clase Asteroidea se preservan placas adambulacrales, ambulacrales, superambulacrales, terminales, marginales y orales. Con respecto a los ofiuroideos, predominan las placas que componen los brazos (vértebras, laterales, aborales, y orales). Además, se preservan muy bien las placas genitales del disco. Si bien los holoturoideos no tienen un gran potencial de preservación, Bertels (1965) identificó placas



anales, madreporicas, escleritos y placas anclares perforadas de esta clase. Ninguno de los materiales pudo ser identificado a nivel de género o familia.

Por su parte, Parma y Casadío (2005) y Martínez *et al.* (2011) identificaron y describieron equinoideos provenientes de las formaciones Roca y El Fuerte, aflorantes en localidades del sur de La Pampa y el norte de Río Negro.

Parma y Casadío (2005) identificaron nueve especies de equinoideos del Maastrichtiano – Daniano del norte de Patagonia. Entre ellas, *Gomphechinus* sp. solo está presente en el Maastrichtiano de la Formación Roca y *Proraster atavus* Arnaud *in* Cotteau, 1883, descrita en base a materiales de Bajo del Gualicho (Mioceno medio) y Comodoro Rivadavia (Mioceno inferior) es incluida como sinónimo junior de *Brisaster iheringi* (de Loriol, 1902) por Martínez y del Río (2017) y Palópolo *et al.* (2021a). El resto de las especies (*Gauthieria menuthiae* Lambert and Savin *in* Lambert and Thiéry, 1911; *Micropsis desori* Cotteau *in* Leymerie and Cotteau, 1856; *Pygopistes parrasae* Parma y Casadío, 2005; *Nucleopygus pullatus* Stoliczka, 1873; *Diplodetus nutrix* Lambert *in* Boule, 1899; *Hemiaster hawkinsi* Lambert, 1933; y *Paraster joannisboehmi* Oppenheim *in* Böhm, 1903) proceden del Daniano de las formaciones Roca y El Fuerte, aflorantes en La Pampa y Río Negro respectivamente.

Posteriormente, Martínez *et al.* (2011) reconocieron cuatro especies del orden Spatangoida y una del orden Holasteroida en tres localidades ubicadas 10 km al norte de la ciudad de General Roca (Río Negro). Los autores señalaron que los especímenes identificados por Parma y Casadío (2005) como *Hemiaster hawkinsi* en realidad representan dos morfotipos o, posiblemente, dos especies diferentes, aunque la falta de caracteres diagnósticos impide su correcta identificación. Asimismo, determinaron que *Paraster joannisboehmi* en realidad pertenece a *Linthia* y los ejemplares corresponden a dos especies diferentes: *Linthia joannisboehmi* (Oppenheim *in* Böhm, 1903) y *Linthia parmae* (Martínez, del Río y Concheyro, 2001). Además, señalaron que los ejemplares identificados por Parma y Casadío (2005) como *Diplodetus nutrix* Lambert *in* Boule, 1899 deben asignarse a *Plesiaster*. Sin embargo, Martínez *et al.* (2011) optaron por dejar los



especímenes en nomenclatura abierta hasta tanto se definan nuevos caracteres diagnósticos para la identificación de especies dentro del género.

Algunos de los ejemplares estudiados por Parma y Casadio (2005) y por Martínez *et al.* (2011) se encuentran depositados en las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN-Pi) y la Cátedra de Paleontología de Invertebrados de la UBA (CPBA) y fueron estudiados en el marco de esta tesis doctoral. Se observó en varios casos la ausencia de caracteres diagnósticos e inconsistencias en las descripciones y, en otros, la interpretación incorrecta de la posición y fórmula de la fasciola peripetaloidea. No obstante, el estudio de las especies del Paleoceno del norte de Patagonia excede el trabajo de esta tesis y requiere de futuras revisiones.

Eoceno

El Eoceno de la Argentina con registro de equinodermos está representado por las formaciones Man Aike (cuenca Austral-Magallanes, sudoeste de la provincia de Santa Cruz) y Leticia (cuenca Austral-Magallanes, provincia de Tierra del Fuego). Ambas fueron en un primer momento asignadas al Cretácico Tardío, pero investigaciones posteriores las situaron en el Eoceno medio (Chiesa *et al.*, 1995; Chiesa y Camacho, 1997b; Camacho *et al.*, 2000).

Para la Formación Man Aike, existe un único registro de equinodermos, en la localidad de Cerro Dorotea, que fue asignado con dudas al género *Psammechinus* (Camacho *et al.*, 2000). Los ejemplares estudiados por los autores están muy fragmentados y deformados, preservando parte de las zonas ambulacrales e interambulacrales y del sistema apical, lo cual dificulta su identificación a nivel genérico y específico.

Por otra parte, la Formación Leticia, aflorante en las barrancas del este de la provincia de Tierra del Fuego, se caracteriza por el pobre estado de preservación de la fauna, a excepción de los restos de *Ophiura elegantoides* (Furque y Camacho, 1949). Parte de los antes llamados “estratos de Leticia” (“*Leticia beds*”) se incluyen en la formación que representa el Eoceno marino más austral de Argentina. Se trata de depósitos marinos someros, donde se hallan abundantes artejos de crinoideos que podrían pertenecer al clado Pentacrinidae, fragmentos y placas de espatangoideos (probablemente del género



Hemiaster), y rocas que afloran en Punta Torcida (Furque y Camacho, 1949) que presentan concentraciones de ofiuroides asignados a *Ophiura elegantoides* Furque y Camacho, 1949.

A estos registros se añaden los segmentos de crinoideos asignados a *Isselecrinus*, reportados por Malumián y Olivero (2005). Los columnales de estos crinoideos miden aproximadamente 10 cm de largo, presentan rizoides como estructuras de fijación, se encuentran en posición vertical y perpendicular a la estratificación (Malumián y Olivero, 2005). La preservación en posición de vida de estos ejemplares se puede deber a un evento de alta tasa de sedimentación, aunque, al no encontrarse otras estructuras de la corona ni el cáliz, no se pueden realizar mayores conjeturas sobre la historia tafonómica.

La fauna presente en las formaciones Man Aike y Leticia son muy particulares. La mayoría de los grupos presentan cierta similitud con la fauna del Eoceno de Antártida (formaciones La Meseta y Submeseta). Los crinoideos isocrínidos y los ofiuroides del género *Ophiura* apoyarían esta semejanza. Además, la gran abundancia y dominancia de grupos como los equinodermos en ambientes someros es muy particular en ambas regiones, con dominancia de grupos suspensívoros. Este tipo de comunidades, que Aronson *et al.* (1997) definieron como “retrógradas” o “anacrónicas”, refleja momentos puntuales donde la alta concentración de materia orgánica particulada y la baja presión de predación permitieron el desarrollo de concentraciones de equinodermos (principalmente crinoideos y ofiuroides), ausentes en el registro fósil desde el Jurásico Tardío – Cretácico Temprano. Las asociaciones fósiles de las formaciones La Meseta, Submeseta y Leticia muestran un cambio de comunidades típicamente cenozoicas (dominadas por bivalvos) a otras con estructura semejante a las del Paleozoico (dominadas por equinodermos), posiblemente debido a la baja presión de predación, la baja concentración de sedimento en suspensión y el aporte de materia orgánica particulada mediante corrientes de *upwelling* en el sector subantártico (Aronson *et al.*, 1997; Aronson y Blake, 2001; Malumián y Olivero, 2005).

Oligoceno

Los registros de equinodermos en el Oligoceno de la Patagonia pertenecen a la Formación San Julián (Bertels, 1970). Se han identificado más de una decena de especies



de equinodermos en afloramientos del Gran Bajo de San Julián, Punta Casamayor, alrededores de la localidad de Puerto San Julián y Cabo Curioso.

Los primeros equinodermos hallados en la Formación San Julián fueron colectados a mediados y finales del siglo XIX. Los trabajos con descripciones de equinodermos del Gran Bajo de San Julián y zonas aledañas sentaron las bases del estudio del phylum en la República Argentina (d'Orbigny, 1842; Sowerby, 1846; Desor, 1847; Lahille, 1896; Ihering, 1897; de Loriol, 1902; Ortmann, 1902; Lambert, 1903). Sin embargo, las descripciones, la estratigrafía y la ubicación geográfica de los restos no fue lo suficientemente detallada como para determinar la proveniencia de algunos de estos ejemplares. Por otro lado, el avance del conocimiento geológico del “Terciario de Patagonia” generó problemas mayores para la correcta ubicación estratigráfica de los fósiles.

del Río y Martínez (2021), en su revisión del registro de escutélidos del Cenozoico de la Argentina, determinaron que los ejemplares de las localidades Bajo de San Julián, Meseta Chica, Pan de Azúcar y Manantial Salado pertenecen a estratos del Miembro Gran Bajo; mientras que aquellos provenientes de Playa La Mina, Oven Point, Punta Cuevas y Playa Drake formarían parte de los depósitos del Miembro Meseta Chica. Los autores, asimismo, establecieron la presencia de tres especies para el Miembro Gran Bajo (*Iheringiella patagonensis* Desor, 1847, *Iheringiella* sp. A e *Iheringiella* sp. B), y dos especies en el Miembro Meseta Chica (*Iheringiella patagonensis* e *Iheringiella* sp. B).

Sobre la base de lo expuesto por del Río y Martínez (2021), se pueden asignar a la Formación San Julián las especies:

- *Isechinus praecursor* (Ortmann, 1902) y *Monophoraster darwini* (Desor, 1847) en Oven Point (Miembro Meseta Chica).
- *Cidaris antártica* Ortmann, 1900 en Pan de Azúcar, Punta Nodales y el norte del Río Seco (Miembro Gran Bajo).
- *Cidaris julianensis* de Loriol, 1902 y *Goniocidaris jorgensis* de Loriol, 1901 en Pan de Azúcar (Miembro Gran Bajo).



- *Platipygus posthumus* (Ortmann, 1902) al Sur de Puerto San Julián.
- *Schizaster iheringi* (de Loriol, 1902) en Manantial Salado y Pan de Azúcar (Miembro Gran Bajo).

Mioceno inferior - medio

El Mioceno inferior y medio marino de la Argentina con registro de equinodermos está integrado por las formaciones Río Foyel, Monte León, Chenque, Estancia 25 de Mayo, El Chacay y Gran Bajo del Gualicho (Parras *et al.*, 2008; Cuitiño, 2011). Estas formaciones recibieron diferentes denominaciones durante el siglo XIX y XX (Aceñolaza, 1976; Camacho, 1969; Parras *et al.*, 2008; Cuitiño, 2011; sección 2.1). La mayoría son parcialmente correlacionables entre sí y poseen una rica fauna de equinoideos, ofiuroides, bivalvos, braquiópodos y gasterópodos (Cuitiño, 2011).

En la Formación Río Foyel se registra *Brissopsis (Kleinia) ricardii* Parma 2012 y *Brissopsis (Brissopsis)* sp., asociados a *Brisaster iheringi* (de Loriol, 1902); además de la mención de *Schizaster?* sp., en la margen derecha del río homónimo, frente a la Estancia El Troncoso (Chiesa y Camacho, 2001). Los ejemplares del género *Brissopsis* están fragmentados o preservados como moldes internos. A pesar de eso, la descripción está bastante completa y los ejemplares fueron ilustrados de manera general en la publicación de Parma (2012). El ejemplar descrito por Chiesa y Camacho (2001) está preservado como molde interno, no fue ilustrado en la publicación ni se le asignó un número de colección y se discute su asignación al género *Schizaster* o *Brisaster* (teniendo en cuenta que la diferencia más importante entre *Schizaster* y *Brisaster* es la cantidad de poros genitales propios de cada género). *Brisaster iheringi* es mencionado por Parma (2012), y también identificado en la publicación de Martínez y del Río (2017), aunque Parma (2012) no indicó número de colección, ni ilustró el ejemplar mencionado para la Formación Río Foyel.

La Formación Monte León, del Mioceno inferior-medio (Cuitiño, 2011), aflora en la provincia de Santa Cruz, suprayaciendo a la Formación San Julián. Si bien los ejemplares estudiados en la costa atlántica de la provincia de Santa Cruz fueron en principio asignados al “Terciario”, estudios posteriores (Parras y Griffin, 2009; Mooi *et al.*, 2000, 2018;



Martínez y del Río, 2021) confirmaron su presencia en la Formación Monte León. Los hallazgos más importantes de equinodermos en esta formación se han dado en la desembocadura del Río Santa Cruz y a unos pocos kilómetros de la localidad de Punta Quilla y Monte Entrance, en cercanías del Parque Nacional Monte León. En estas localidades se hallaron numerosos individuos y concentraciones de equinoideos pertenecientes a las especies *Monophoraster darwini* (Desor, 1847), *Amplaster alatus* (Rossi de García y Levy, 1989) y *Lunulaster* sp., en buen estado de preservación, aunque con fracturas y deformación por compactación. Asimismo, existen varios trabajos que hacen referencia a la gran concentración de equinoideos irregulares y a restos de ofiuroides en la zona (Parras *et al.*, 2005; Crawford *et al.*, 2008; Parras *et al.*, 2008; Cuitiño, 2011; Palópolo *et al.*, 2021a).

Las especies *Isechinus praecursor* (Ortmann, 1900), *Platipygus posthumum* (Ortmann, 1902), *Brisaster* sp. e *Iheringiella patagonensis* (Desor, 1847) son descritas como integrantes de la macrofauna de la Formación El Chacay en las localidades de Río Tarde, Lago Posadas y Shell Gap (Chiesa *et al.*, 1995). Los ejemplares se encuentran en depósitos marinos someros afectados por tormentas. Estos registros fueron confirmados por del Río y Martínez (2021).

Para la Formación Estancia 25 de Mayo (ex Formación Centinela, ver Cuitiño y Scasso, 2010), Cuitiño (2011) y Parras *et al.* (2020) hicieron referencia a la presencia de equinodermos en bancos arenosos y en niveles piroclásticos, pero sin mayor detalle respecto a la sistemática de los registros.

La Formación Chenque (Mioceno inferior a medio) se caracteriza por la abundancia y diversidad de especies de equinodermos que posee, siendo la primera en diversidad en Argentina. Existen registros de equinoideos, ofiuroides, asteroideos y trazas fósiles de equinoideos excavadores (Carmona *et al.*, 2011). Los equinodermos se hayan tanto como especímenes aislados o en concentraciones mono-específicas en niveles que se pueden seguir por decenas de metros o inclusive kilómetros (Caviglia *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2010; Mooi *et al.*, 2016). Las especies descritas hasta el momento son:

- *Ophiocrossota kollebergorum* Caviglia *et al.*, 2007.



- *Monophoraster darwini* (Desor, 1847).
- *Monophoraster telfordi* (Mooiet *al.*, 2016).
- *Camachoaster maquedensis* (Mooiet *al.*, 2018).
- *Amplaster alatus* (Rossi de García y Levy, 1989).
- *Astropecten* sp.
- *Schizaster iheringi* de Loriol, 1902.
- *Brissopsis (Kleinia) ricardii* (Parma, 2012).
- *Brisaster iheringi* (de Loriol, 1902) (Parma, 2012; Martínez y del Río, 2017; Palópolo *et al.*, 2021a)
- *Scolicia* isp. Quatrefages, 1849 (Carmona *et al.*, 2011).

Esta formación se considera equivalente a la Formación Gran Bajo del Gualicho, aflorante más al norte, en la provincia de Río Negro, donde se han hallado concentraciones de *Abertella gualichensis* Martínez, Reichler y Mooi, 2005 y *Monophoraster darwini* (Desor, 1847).

Mioceno tardío

El Mioceno tardío marino de Argentina se encuentra representado principalmente por las formaciones Puerto Madryn y Paraná (antiguo “entrerriense”; ver Feruglio, 1949).

La Formación Puerto Madryn contiene una abundante asociación de equinodermos (Scasso y del Río, 1987). Asimismo, en esta unidad se registró la presencia del ofiuroido *Ophioderma bonaudoae* Martínez y del Río 2008.

La Formación Paraná posee un registro muy escaso de equinodermos (Pérez *et al.*, 2013), con la presencia de *Monophoraster duboisi* (Cotteau, 1884), *Abertella* sp. (Pérez *et al.*, 2011) y la icnoespecie *Gnatichnus pentax* Bromley, 1975, comúnmente asociada a equinoideos regulares. Recientemente, Martínez *et al.*, (2021) determinaron la presencia de ofiuroides pertenecientes a los géneros *Ophiocoma* y *Ophiotrhix*, en la localidad de Punta Gorda Sur. Además, confirmaron la presencia de *Amplaster alatus*, *Amplaster ellipticus*, *Abertella* sp. y *Monophoraster duboisi* en estratos de la formación, en los departamentos de Diamante y Paraná, provincia de Entre Ríos.

A todos estos registros se debe agregar la presencia de *Abertella miskellyi* Kroh *et al.*, 2013 en Punta Camarones pero sin ubicación estratigráfica precisa.

1.2.2: El registro cenozoico de los equinodermos en Antártida

Eoceno

En la Península Antártica, el Eoceno está representado únicamente por las formaciones La Meseta y Submeseta (Montes *et al.*, 2019) que afloran en la isla Vicecomodoro Marambio (en inglés, Seymour Island).

La Formación La Meseta es excepcionalmente fosilífera. En ella se hallaron abundantes concentraciones de equinodermos de las clases Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea y Crinoidea, en muy buen estado de preservación.

Los crinoideos son muy abundantes en el TELM-1, Eoceno temprano tardío, y TELM-5, Eoceno medio (Sadler, 1988), o alomiembros Valle de las Focas y *Cucullaea I* respectivamente (Marensi, 1998). Los especímenes se encuentran casi completos, incluso con sus brazos y cirros articulados, lo que permite inferir que pasaron muy poco tiempo en la interfase agua-sedimento. Varios autores coincidieron en que los organismos fueron sepultados inmediatamente después de su muerte o incluso en vida (Meyer y Oji, 1993; Baumiller y Gaździcki, 1996).

También son abundantes los niveles con asteroideos de distintas familias y equinoideos. Estos grupos están representados en varias localidades de la isla Vicecomodoro Marambio, por lo general en concentraciones de decenas a cientos de ejemplares, con una preservación muy buena de sus estructuras.

Hasta el momento se han identificado los siguientes taxones de equinodermos dentro de la formación:

- *Cyathidium holopus* Steenstrup *in* Michaelis y Scherk, 1847
- *Notocrinus seymourensis* Baumiller y Gazdzicki, 1996
- *Eometacrinus australis* Baumiller y Gazdzicki, 1996
- *Isselocrinus* sp.
- *Metacrinus* sp.
- *Tessellaster clarki* Blake y Aronson, 1998

- *Sclerasterias zinsmeisteri* Blake y Aronson, 1998
- *Paragonaster clarkae* Blake y Aronson, 1998
- *Ctenophoraster downeyae* Blake y Zinsmeister, 1979
- *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Blake y Zinsmeister, 1979
- *Ophiura hendleri* Blake y Aronson, 1998
- *Ophiura* sp.
- *Austrocidaris seymourensis* Radwanska, 1996
- *Stigmatopygus andersoni* (Lambert, 1910)
- *Abatus kieri* McKinney *et al.*, 1988
- *Schizaster* sp.

La clase Ophiuroidea está muy bien representada en el TELM-7 (Sadler, 1988), que Montes *et al.* (2013) incluyeron en la Formación Submeseta. En estratos de los almiembros Turritella y Submeseta, existen cinco concentraciones de aproximadamente 40 m² de superficie y 15-20 cm de espesor, donde se encuentran concentrados cientos de restos casi completos, con un excelente grado de preservación y sin evidencia de retrabajo ni exposición post-mortem (Aronson *et al.*, 1997). Además, son muy abundantes los crinoideos y equinoideos, que no presentan tanto detalle en su preservación como los de la Formación La Meseta. A continuación, se listan las especies presentes en esta formación:

- *Stigmatopygus andersoni* (Lambert, 1910)
- *Schizaster* sp.
- *Pentagonaster elegans* Blake, 1988
- *Sclerasterias zinsmeisteri* Blake y Aronson, 1998
- *Metacrinus fossilis* Rasmussen, 1979
- *Notocrinus rasmusseni* Meyer y Oji, 1993

Se aprecia una gran similitud y continuidad de las faunas de equinodermos entre las formaciones La Meseta y Submeseta, con una disminución en la diversidad en esta última. También pueden reconocerse ciertas similitudes con los equinodermos presentes para el mismo período en las formaciones Leticia y Punta Torcida (Malumián y Olivero, 2005).

Oligoceno

En la Formación Polonez Cove, aflorante en la isla 25 de Mayo (en inglés, King George Island), se hallan moldes externos e internos con partes de las placas preservadas de *Caenopedina aleksandrabitnerae* Kroh, 2014 y *Abatus?* sp. Kroh, 2014. También se describieron placas aisladas, espinas y fragmentos de testas de equinoideos identificadas con dudas como pertenecientes a los géneros *Sterechinus* y *Notocidaris* (Jesionek-Szymanska, 1984).

Los depósitos incluidos en la Formación Polonez Cove son glacimarininos y fueron depositados durante el Oligoceno temprano, momento en que se dio la primera glaciación en la Península Antártica. A pesar de no estar tan bien preservados como los fósiles de las formaciones eocenas, permiten reconocer los cambios faunísticos que se dieron en simultáneo con el enfriamiento de las aguas antárticas durante ese período (Kroh, 2014).

Mioceno

Provenientes de la Formación Cape Melville, aflorante en la isla 25 de Mayo, se describieron restos de equinoideos conservados como moldes internos y/o externos y placas aisladas, los cuales fueron asignados con dudas a los géneros *Notocidaris*, *Sterechinus* y *Schizaster* (Jesionek-Szymanska, 1987). De esta manera, se puede observar una continuidad de los géneros presentes en el Oligoceno durante el Mioceno y algunos llegando hasta la actualidad.

1.3: Objetivos e hipótesis

El objetivo general de esta tesis fue contribuir al conocimiento de la fauna de equinodermos del Eoceno-Mioceno de la Patagonia y Antártida, actualizando su sistemática y ampliando su registro.

Para llevar a cabo la investigación, se plantearon varios objetivos específicos, a saber:

1. Determinar la composición de la fauna de equinodermos del Eoceno-Mioceno de la Argentina y la Península Antártica.
2. Revisar la sistemática de los ejemplares de las distintas colecciones existentes.
3. Identificar, describir, ilustrar y comparar ejemplares coleccionados durante esta tesis
4. Para los ejemplares mencionados en 2, actualizar tanto su nomenclatura y ubicación sistemática y estratigráfica.
5. Realizar un catálogo del material disponible publicado y colectado durante el trabajo de tesis, para que se pueda acceder fácilmente a los datos de colección los cuales facilitarán trabajos futuros.
6. Conocer los aspectos tafonómicos que contribuyeron a la buena preservación del material colectado.

El desarrollo de la tesis doctoral busca poner a prueba las siguientes hipótesis:

1. El estudio sistemático del registro de equinodermos del Eoceno-Mioceno de la Argentina permite efectuar reconstrucciones paleobiogeográficas y dilucidar las similitudes faunísticas entre los depósitos de las cuencas del Colorado, Valdés, Golfo San Jorge y Austral-Magallanes.
2. Existen similitudes entre los géneros y especies de equinodermos presentes en las sucesiones paleógenas y neógenas de la Patagonia y la Península Antártica.
3. Los depósitos marinos someros del Cenozoico de la Patagonia y de la Península Antártica contienen *Lagerstätten* que permiten conocer los hábitos de vida y el



reconocimiento de los procesos tafonómicos que intervinieron en su conservación.

4. La utilización de tecnología de imágenes, como el microscopio electrónico de barrido, la fotografía digital de alto contraste, la microtomografía y el escaneo 3D de los materiales permite su estudio con mayor precisión, pudiendo observar estructuras hasta ahora no conocidas, sin necesidad de perder parte del material colectado en el proceso.

Capítulo 2

Marco Geológico



El registro fósil de equinodermos en el Eoceno-Mioceno
de Patagonia Argentina y Antártida.
Lic. Evangelina Elizabeth Palópolo



Capítulo 2: Marco geológico

En esta tesis se estudian los equinodermos hallados en las formaciones del Eoceno – Mioceno aflorantes en la Patagonia y la Península Antártica. El conocimiento de la geología y los ambientes de sedimentación es esencial para comprender la distribución espacial y temporal de los equinodermos, su paleoecología y potencial bioestratigráfico.

Las formaciones con contenido fosilífero del phylum Echinodermata para el período estudiado incluyen en la Patagonia a las formaciones Man Aike (Eoceno medio-tardío), San Julián (Oligoceno tardío), El Chacay (Mioceno temprano), Río Foyel (Mioceno temprano), Monte León (Mioceno temprano), Estancia 25 de Mayo (Mioceno temprano), Chenque (Mioceno temprano), Gran Bajo del Gualicho (Mioceno temprano-medio) y Puerto Madryn (Mioceno tardío). Las unidades aflorantes en la Península Antártica corresponden a las formaciones La Meseta (Eoceno medio), Submeseta (Eoceno tardío-Oligoceno temprano), Polonez Cove (Oligoceno medio-tardío) y Cape Melville (Mioceno temprano).

2.1: Formaciones del Eoceno-Mioceno de la Patagonia

2.1.1: Reseña histórica de los estudios del Paleógeno y Neógeno marino de la Patagonia

La nomenclatura litoestratigráfica y las edades de los depósitos del Paleógeno y Neógeno de la Patagonia fueron ampliamente discutidos desde mediados del siglo XIX, generando extensos debates y controversias.

Las primeras menciones de los estratos fosilíferos terciarios corresponden a los trabajos de d'Orbigny (1842), quien le adjudicó la denominación de “Terrain Tertiaire Patagonien”, más tarde Darwin (1846) los incluyó en su “Patagonian Tertiary Formation”. D'Orbigny (1842) estudió las sedimentitas aflorantes en la costa de Río Negro y Paraná, y concluyó que los sedimentos marinos presentes en Entre Ríos y la costa atlántica desde Buenos Aires hasta el Estrecho de Magallanes eran resultado de un único evento transgresivo sincrónico. Darwin (1846), basándose en observaciones de las dos localidades estudiadas por d'Orbigny y cuatro localidades ubicadas en las provincias de Chubut y Santa Cruz, infirió que los depósitos al norte del Río Negro no son sincrónicos con aquellos aflorantes más al sur en Patagonia (ver Casadío y Griffin, 2009).



		d'Orbigny (1842)	Darwin (1846)	Hatcher (1903)	Ameghino (1906)	Feruglio (1949)	Bertels (1977)	
EOCENO	Terraine Tertiaire Patagonien							
	Great Patagonian Tertiary Formation							
	Patagonian Beds	Formation patagonienne	Formation santacruziense	Suprapatagonian Beds	Patagoniense	Enterrriense	Fm. Monte León	Miembro Monte Observación
			étage santacruzéen			Santacrucense		Miembro Punta Entrada
		étage superpatagonéen			Superpatagoniense			Miembro Meseta Chica
		étage leonéen			Leonense			
		étage juliéen			Juliense	Fm. San Julián	Miembro Gran Bajo	

Fig. 6. Cuadro comparativo de los diferentes nombres y edades asignados a los depósitos marinos patagónicos. Modificado de Barreda (1989), Cuitiño (2011) y Parras y Cuitiño (2021).

Barreda (1989) realizó un resumen de la terminología surgida de estos primeros trabajos en la región (ver Fig. 6). La autora destacó entre las denominaciones surgidas en esa primera etapa de los estudios a:

- *Formation Tertiaire Supérieure* (Burmeister, 1876).
- Pisos Patagónico, que en conjunto con los pisos Mesopotámico y Paranense integrarían la Formación Patagónica (Doering, 1882).
- Pisos Juliense y Leonense, que formarían parte de la Formación Patagónica (Ameghino, 1898), y a los cuales se les agregaría el Piso Camaronense, aflorante en la localidad de Camarones, Chubut (Ameghino, 1906).



- *Formation Patagonienne* y *Etage Superpatagonienne* (equivalentes a la Formación Patagónica y el Piso Superpatagoniano de Ameghino, 1898; ver Ihering, 1907).

Debido a que los conceptos de unidades litoestratigráficas, geocronológicas y bioestratigráficas no habían sido definidos aún, la nomenclatura utilizada por los diferentes autores (Piso, Formación y Edad) no poseen las connotaciones actuales. Esto llevó a una gran confusión sobre la edad y la correlación de los depósitos marinos que se continuó más allá de la mitad del siglo XX (para información más detallada se pueden consultar los trabajos de Feruglio, 1938; Bertels, 1970; Caviglia, 1978; Camacho, 1979; Zinsmeister, 1981; Barreda, 1989; Malumián, 1999; Parras y Griffin, 2009; Parras y Cuitiño, 2021).

Actualmente, se reconocen varios pulsos transgresivo-regresivos cenozoicos en el territorio patagónico, cuyas edades oscilan entre el Oligoceno y el Mioceno tardío. Las transgresiones marinas del Paleógeno y Neógeno en la Patagonia se registran en las cuencas Neuquina, Ñirihuau, del Colorado, del Golfo San Jorge, Península Valdés y Austral-Magallanes (Asensio *et al.*, 2010; Genta Iturrería, 2014; Parras y Cuitiño, 2021).

2.1.2.: Formación Man Aike (Eoceno medio – tardío)

La Formación Man Aike forma parte del relleno sedimentario de la cuenca Austral-Magallanes y fue una de las sucesiones marinas más controversiales del Cenozoico de Patagonia. Fue confundida por varios autores con depósitos de otras formaciones, dando lugar a diferentes interpretaciones en cuanto a la edad y los ambientes de depositación (para más información consultar Malumián, 1990; Camacho *et al.*, 2000; Cuitiño, 2011, y trabajos allí mencionados).

La Formación Man Aike aflora en el sur de la provincia de Santa Cruz e incluye un conjunto de estratos marinos, compuestos principalmente por areniscas glauconíticas que en la literatura fueron mencionados como “horizonte de la Estancia Man Aike” o simplemente “Man Aike” por varios autores (Piátnitzky, 1938; Feruglio, 1938, 1949; Russo y Flores, 1972; Furque, 1973). Al sur de Lago Argentino, la Formación Man Aike constituye el relleno de un valle incidido en la Formación Calafate (Maastrichtiano) y es cubierta por la Formación



Río Leona (Oligoceno) también de forma discordante (Marensi *et al.*, 2002; Casadío *et al.*, 2009).

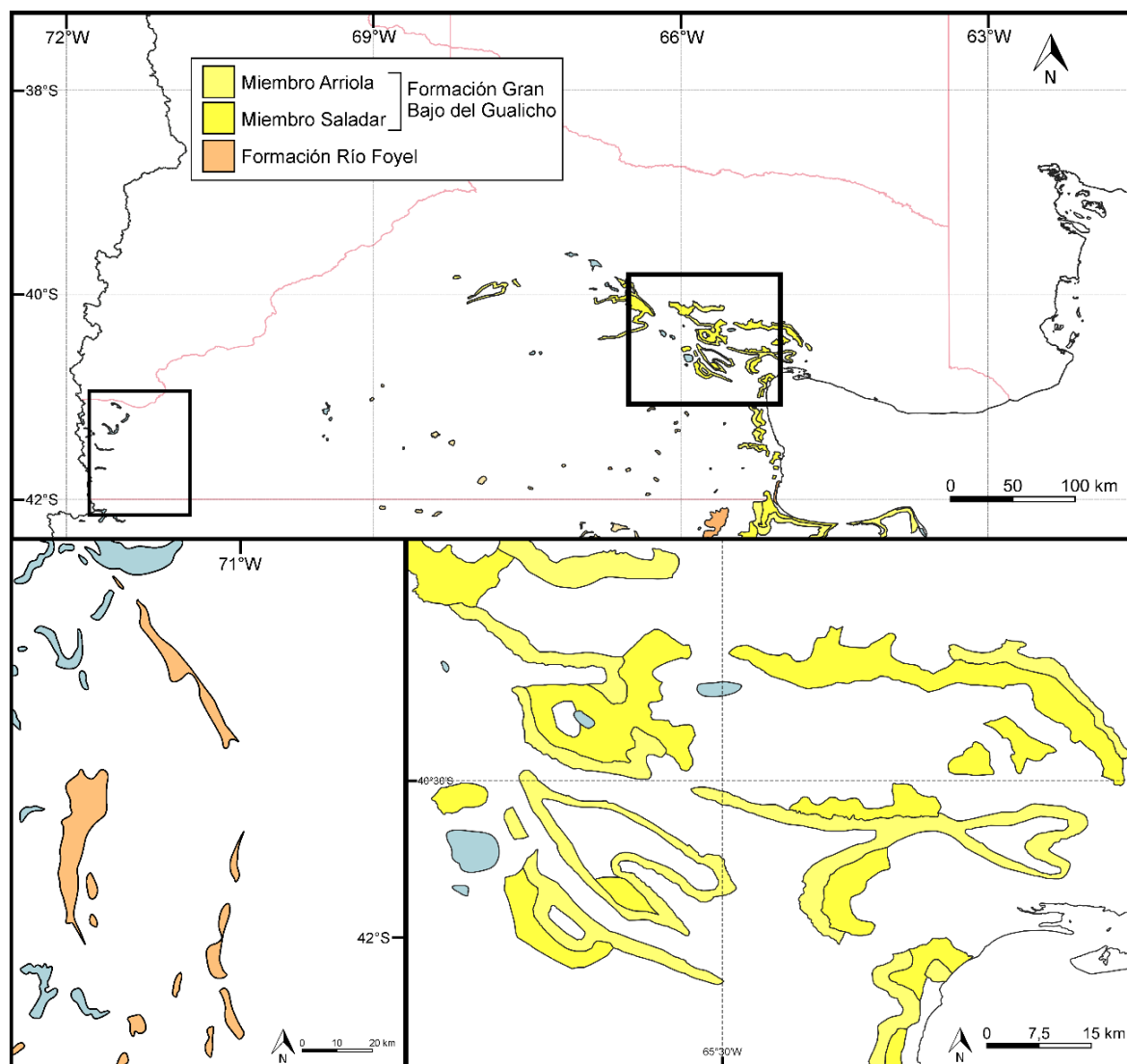


Fig. 7. Mapa de los afloramientos de la provincia de Río Negro. Arriba: mapa general de la provincia de Río Negro. Abajo, izquierda: afloramientos de la Formación Río Foyel, en el sudoeste de la provincia. Abajo, derecha: afloramientos de la Formación Gran Bajo del Gualicho, en la localidad homónima.

En cuanto a su litología, en sus ~115 metros de espesor, abundan los conglomerados finos y areniscas finas a gruesas (Marensi *et al.*, 2002), ordenadas en una sucesión granodecreciente. Los estratos más gruesos presentan fósiles pobremente preservados, mientras que los tramos más finos poseen abundante bioturbación y fósiles bien preservados, incluso en posición de vida (Marensi *et al.*, 2002; Casadío *et al.*, 2009). Camacho *et al.* (2000) describieron la fauna de invertebrados en la zona de Río Shehuén y Lago Argentino.



Determinaron un total de 28 especies, incluyendo braquiópodos, bivalvos, gastrópodos y equinodermos.

Según Marensi *et al.* (2002), existen dos tipos de depósitos bien diferenciados dentro de la formación. Los estratos de granulometría más gruesa, con escasa bioturbación y contenido fosilífero, representan el relleno de canales submareales. Los depósitos más finos, con abundante bioturbación y fósiles en posición de vida serían el resultado de la migración de megaóndulas 2D en un sustrato arenoso submareal.

Posteriormente, Casadío *et al.* (2009) describieron cinco asociaciones de facies en afloramiento ubicados al sur de Calafate. La asociación de facies 1 integrada por conglomerados y areniscas gruesas de geometría lenticular con escasos fósiles que se interpretan correspondientes al relleno de canales fluviales. La asociación de facies 2 compuesta por espesas capas de areniscas medias a finas, con estratificación entrecruzada planar, abundante bioturbación (*Thalassinoides* isp. y *Ophiomorpha* isp.), y ejemplares de ostras y colonias de briozoos. Esta asociación de facies podría corresponder al desarrollo de canales estuarinos y planicies de marea. La asociación de facies 3 se encuentra integrada por sabulitas y areniscas muy bioturbadas, con abundantes braquiópodos, bivalvos, briozoos y equinodermos en posición de vida. Casadío *et al.* (2009) interpretaron a estos depósitos como complejos arenosos de la parte distal de un estuario. La asociación de facies 4 que está integrada por areniscas medias a finas con estratificación entrecruzada planar y trazas asignables a *Planolites*, *Thalassinoides*, *Ophiomorpha* y *Skolitos*. De acuerdo con la litología, las estructuras sedimentarias y la bioturbación, a esta asociación de facies se la interpretó como el relleno de canales submareales y barras de marea. Finalmente, la asociación de facies 5 está compuesta por areniscas finas a gruesas, con bancos calcáreos. En ella se hallan dientes de tiburones y valvas de *Panopea* y *Atrina* en posición de vida. Se interpreta para esta asociación de facies un ambiente depositacional marino somero y abierto.

Sobre la base de su contenido fosilífero y su relación con otras formaciones, fue considerada erróneamente como parte del Senoniano (Feruglio, 1949), Cretácico Tardío (Malumián *et al.*, 1983), Maastrichtiano (Furque, 1973) y Paleoceno (Russo y Flores, 1972). Malumián (1990) realizó un estudio de los foraminíferos presentes en la Formación Man



Aike, reconociendo numerosas especies planctónicas y bentónicas similares a las encontradas en el Eoceno medio-tardío (Luteciano) de Nueva Zelanda. A su vez, indicó que la presencia de abundante materia orgánica, pirita, caolinita y material carbonoso podría ser señal de un ambiente marino restringido, de zonas húmedas y cálidas, con aporte fluvial. Concheyro (1991) estudió los nanofósiles de la Formación Man Aike y encontró similitudes con los registrados para el Eoceno medio-tardío de Australia y Nueva Zelanda. También sugirió que los nanofósiles evidencian un ambiente con salinidad menor a la normal.

Estudios de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ arrojaron edades de ~39-45 Ma (Casadío *et al.*, 2009). Si bien existen muestras que señalan edades mayores, se las consideró alteradas, los autores se inclinaron por una edad Eoceno medio para la Formación Man Aike, coincidiendo con lo afirmado por Camacho *et al.* (2000), Carrizo *et al.* (1990) y Marensi *et al.* (2002).

2.1.3: Formación San Julián (Oligoceno)

La Formación San Julián incluye las sedimentitas marinas aflorantes en el Bajo San Julián, Cabo Curioso, Oven Point y otras localidades cercanas a la provincia de Santa Cruz durante el primer pulso de ingresión marina del “Patagoniano”. Aflora en discordancia erosiva sobre el Grupo Bahía Laura y está compuesta por los miembros Gran Bajo y Meseta Chica (Bertels, 1977). Incluye depósitos silicoclásticos, calcáreos y bancos de ostras depositados en ambientes de plataforma somera con salinidad normal e incluye depósitos de cortejo transgresivo (TST) y cortejo de mar alto (HST) (Bellosi, 1995; Manassero *et al.*, 1997; Parras y Casadío, 2005; Dix y Parras, 2014). Por encima de esta unidad se encuentra la Formación Monte León, interpretada como parte de una secuencia depositacional diferente, mediando un hiato entre ambas (Erdmann *et al.*, 2008).

El Miembro Gran Bajo está compuesto por areniscas medias a finas, limolitas y pelitas de color blanquecino, pardo-amarillento o pardo-rojizo, interpretado como el comienzo de un cortejo transgresivo (Parras y Casadío, 2005; Parras *et al.*, 2008; Dix y Parras, 2014). La parte basal del miembro está formada por areniscas limosas calcáreas finas con abundantes troncos fósiles, briznas vegetales y palinomorfos, indicando un ambiente marino marginal. Barreda (1997a-d) reportó una flora dominada por árboles de las familias Myrtaceae, Palmae y Araucariaceae, con presencia de lianas, arbustos, helechos y plantas



acuáticas, que interpretó como de ambiente cálido y húmedo. Estudios posteriores confirmaron esta hipótesis, sumando la presencia de polen de Anacardiaceae, Malvaceae, Symplocaceae, Ephedraceae, Poaceae, Asteraceae y Chenopodiaceae a los registros reportados anteriormente (Náñez *et al.*, 2009; Quattrocchio *et al.*, 2012).

El Miembro Meseta Chica se compone de depósitos de plataforma distal somera, dominada por tormentas (Manassero *et al.*, 1997; Parras y Casadío, 2002). La secuencia es granocreciente y está interrumpida por bancos y concentraciones fosilíferas diversas. Incluye la parte final de un cortejo transgresivo y el inicio de uno de nivel alto (Parras y Casadío, 2005; Dix y Parras, 2014).

La Formación San Julián es muy fosilífera, especialmente en su miembro superior. Parras y Casadío (2005, 2006) destacaron la presencia de bancos de ostras asignadas a *Crassostrea*. Las concentraciones dentro de la formación pueden clasificarse en episódicas (generadas por eventos de gran aporte de sedimentos, valvas articuladas y orientación caótica de los restos) o multievento (baja tasa de sedimentación durante un período de tiempo relativamente largo, con valvas desarticuladas y orientadas hidrodinámicamente). También son abundantes otros bivalvos (Zinsmeister, 1981; del Río, 2002), gastrópodos (Erdmann y Morra, 1985), equinodermos (Zinsmeister, 1981; Parma, 1985), corales (Erdmann *et al.*, 2008), briozoos (Pérez *et al.*, 2015), cirripedios, microfósiles (Bertels, 1975; Náñez, 1989; Malumián, 1999) y nanofósiles (Náñez y Pérez Panera, 2017).

Los fósiles de la formación, en conjunto con los análisis sedimentológicos y de isótopos estables, permitieron inferir un clima cálido, con una temperatura del agua entre los 15 y 21°C (Casadío *et al.*, 2000, 2002).

La edad de la Formación San Julián fue en principio considerada Eocena (Camacho, 1974; Zinsmeister, 1981). Sin embargo, posteriores estudios en base a dataciones radimétricas la ubican en el Oligoceno tardío (Chattiano) (Casadío *et al.*, 2001) y entre 23.83 y 25.93 Ma (Parras *et al.*, 2008).



2.1.4. Formación El Chacay (Mioceno temprano)

La Formación El Chacay aflora en la región de Lago Posadas y Lago Cardiel (oeste de la provincia de Santa Cruz). Fue establecida por Chiesa y Camacho (1995), quienes definieron tres secciones dentro de la formación, teniendo en cuenta sus diferencias litológicas e icnológicas. Es la unidad equivalente a la Formación Estancia 25 de Mayo (ex Formación Centinela), la cual aflora en la zona de Lago Argentino. Se la considera como la continuación de la Formación Guadal (que aflora en Aysen, Chile) hacia el sudeste, en territorio argentino (Encinas *et al.*, 2018).

Está constituida por areniscas, limonitas y arcillitas, intercaladas con depósitos conglomerádicos (Cataldi, 2017), pero sin el abundante contenido piroclástico característico de las formaciones equivalentes (Cuitiño, 2011). Se dispone por encima del Basalto Posadas de edad eocena (Ramos, 1982) y posee una gran cantidad y diversidad de fósiles de invertebrados marinos, incluyendo braquiópodos, bivalvos, gasterópodos, equinodermos, etc. (Chiesa *et al.*, 1995).

Cuitiño *et al.* (2015a) describieron seis asociaciones de facies que representan ambientes marinos de aguas someras. La sucesión contiene fósiles de equinoideos, asociados con cirripedios, briozoos, ostras, turritélidos y crustáceos. La bioturbación está representada principalmente por *Ophiomorpha* isp., *Thalassinoides* isp., *Asterosoma* isp., *Paleophycus* isp., *Planolites* isp., *Skolithos* isp. y *Scolicia* isp., al igual que sucede en el resto de las unidades contemporáneas de la provincia de Santa Cruz (Cuitiño *et al.*, 2015b; Cataldi, 2017).

Originalmente, los depósitos pertenecientes a la Formación El Chacay fueron considerados de edad eocena media y equivalente a la Formación San Julián (Feruglio, 1949; Riggi, 1957). Años más tarde, Ramos (1982) le asignó una edad eocena tardía – oligocena temprana sobre la base de los foraminíferos estudiados por Malumián (1978). Esta edad se reportó en trabajos posteriores (Chiesa y Camacho, 1995; Chiesa, 1996; Camacho *et al.*, 1998).



Sin embargo, Parras *et al.* (2008) obtuvieron una edad $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en una muestra de la parte inferior de la Formación El Chacay que indicó ~25 Ma. Recientemente, Cuitiño *et al.* (2015b) obtuvo nuevas edades $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ que van entre 20,1 Ma y ~18 Ma para la base y el techo de la formación respectivamente, una edad similar a la obtenida para la Formación Estancia 25 de Mayo en la zona de Lago Argentino.

2.1.5: Formación Río Foyel (Mioceno temprano)

La Formación Río Foyel fue establecida por Pöthe de Baldis (1984) para incluir a las sedimentitas marinas de la cuenca Ñirihuau y que afloran en la zona cordillerana de Río Negro y Chubut. Consiste en una sucesión de areniscas muy finas y pelitas calcáreas oscuras, de aproximadamente 600 metros de espesor, que gradan a areniscas finas y medias hacia el techo (Asensio *et al.*, 2010; Bechis *et al.*, 2014). Las características litológicas y paleontológicas indican un ambiente de depositación de salinidad normal a baja, con aguas templado-cálidas y buena oxigenación que estaría asociada a ambientes estuarinos (Quattrocchio *et al.*, 2012). Por otra parte, Bechis *et al.* (2014) propusieron un ambiente relativamente profundo, de circulación restringida con influencia costera y fluvial.

Posee una gran cantidad de fósiles preservados como moldes piritizados o reemplazados por yeso, los cuales son difíciles de identificar. No obstante, posee concreciones calcáreas dentro de las cuales pueden hallarse restos fósiles con un excelente grado de preservación (Asensio *et al.*, 2010; Encinas *et al.*, 2018). Existen varias publicaciones sobre la fauna de la formación y su posible relación con otras halladas en depósitos de la misma edad en Patagonia (Bertels, 1980; Pöthe de Baldis, 1984; Rossi de García y Levi, 1984; Chiesa y Camacho, 2001; Barreda *et al.*, 2003; Casadío *et al.*, 2004; Malumián *et al.*, 2008; Asensio *et al.*, 2010). Entre ellos, Chiesa y Camacho (2001) describieron 15 especies, entre las que se cuentan gastrópodos, bivalvos, braquiópodos, decápodos y un equinoideo asignado a *Schizaster*.

La edad de la Formación Río Foyel han sido motivo de discusiones (ver Encinas *et al.*, 2018 y trabajos allí mencionados). Algunos autores propusieron que esta unidad se depositó a partir de una ingesión pacífica durante el Oligoceno y el Mioceno temprano (Ramos, 1982; Chiesa y Camacho, 2001; Malumián *et al.*, 2008; Feldmann *et al.*, 2011).

Otros, debido a las afinidades que presentarían los invertebrados con los presentes en las formaciones Chenque, Estancia 25 de Mayo y El Chacay, propusieron un origen atlántico (Camacho, 1967; Bertels, 1980; Griffin *et al.*, 2002; Barreda *et al.*, 2003). Algunos autores incluso refirieron la existencia de una conexión entre los océanos Atlántico y Pacífico durante este período (Griffin *et al.*, 2002; Barreda *et al.*, 2003; Casadío *et al.*, 2004; Nielsen, 2005).

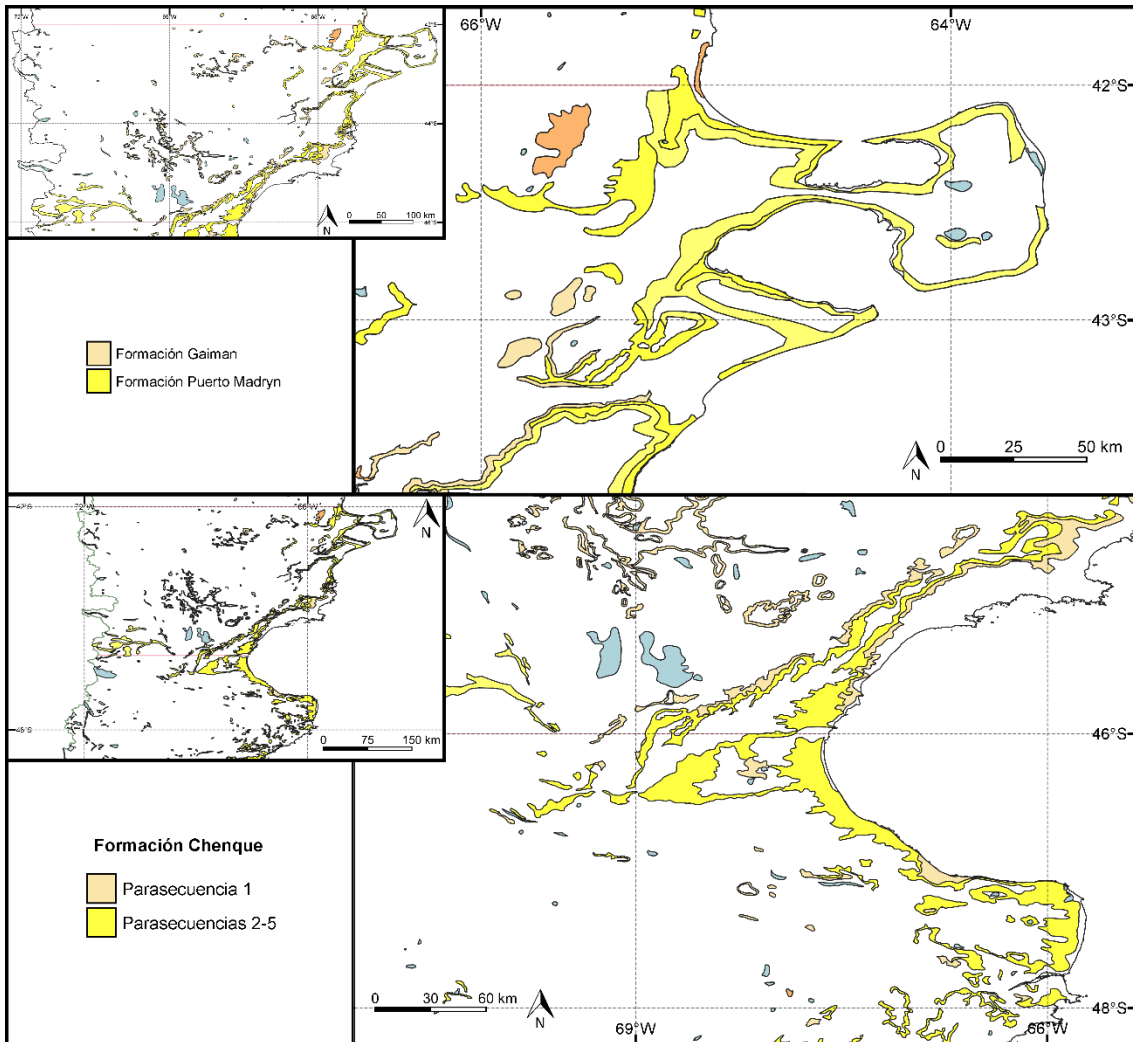


Fig. 8. Mapa de los afloramientos de la provincia de Chubut. Arriba: Formaciones Gaiman y Puerto Madryn en la Península Valdés. Abajo: Formación Chenque, en el Golfo San Jorge.

Trabajos más recientes señalan que la Formación Río Foyel se habría depositado durante una ingesión marina proveniente del Océano Pacífico en el Mioceno temprano (Bechis *et al.*, 2014; Encinas *et al.*, 2018).



Inicialmente, sobre la base de estudios paleontológicos se propuso para la Formación Río Foyel una edad eocena-oligocena (Bertels, 1980; Pöthe de Baldis, 1984; Rossi de García y Levi, 1984; Chiesa y Camacho, 2001). Griffin *et al.* (2004) obtuvieron una edad $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de 30,65 Ma (Oligoceno temprano) para una muestra procedente de afloramientos ubicados en el valle del Río Foyel. En concordancia con este dato, Giacosa y Heredia (2004) registraron una edad de ~31 Ma, mediante dataciones de K-Ar en un intrusivo de cercanías de El Bolsón, el cual intruye la Formación Mallín Ahogado y es considerado coetáneo con la finalización de la sedimentación de esta formación o cerca del inicio de la depositación de la Formación Río Foyel. Malumián *et al.* (2008) estudiaron los foraminíferos presentes en muestras de esta formación y determinaron una edad oligocena-miocena temprana. Asensio *et al.* (2010) establecieron una edad oligocena para la sección tipo, basados en la similitud de palinomorfos con otras unidades de la Patagonia. Bechis *et al.* (2014) delimitaron la edad de la formación entre el Aquitaniano y el Langhiano basándose en la presencia de nanofósiles calcáreos de la biozona NN2-NN4. Dichos resultados son coincidentes con estudios de U-Pb realizados en la misma publicación, que arrojaron edades entre 21,9 y 16,6 Ma, confirmando una edad miocena temprana para la formación. No obstante, Martínez *et al.* (2016), en su estudio sobre esporas de hongos, consideraron inapropiada esta edad, ya que el 71% de las especies halladas poseen un biocrón Eoceno tardío. En especial, la presencia de *Diporicellaesporites incurviusculus* (una especie hasta ese momento considerada de edad eocena) llevó a los autores a asignar a la formación una edad eocena-oligocena de acuerdo con los estudios de Asensio *et al.* (2005), Quattrocchio *et al.* (2012) y Cornou *et al.* (2012, 2014).

2.1.6: Formación Monte León (Mioceno temprano)

La Formación Monte León aflora en la provincia de Santa Cruz y yace de manera discordante sobre la Formación San Julián, pasando en forma transicional a los depósitos de la Formación Santa Cruz. Fue definida por Bertels (1970) como las capas equivalentes al Piso Leonense de Ameghino (1898) en las localidades de Monte León y desembocadura del Río Santa Cruz. Representa el registro de una de las mayores transgresiones marinas del Atlántico en la cuenca Austral-Magallanes (Malumián y Nañez, 2011; Córdoba, 2012; Cuitiño *et al.*, 2012, 2017; Encinas *et al.*, 2018).



Está compuesta por areniscas finas y pelitas blanco-amarillentas a pardo-amarillentas, con un gran contenido piroclástico y bancos fosilíferos intercalados (Crawford *et al.*, 2008; Córdoba, 2012). El material piroclástico se presenta tanto como parte de los depósitos silicoclásticos (areniscas tufáceas y limolitas tufáceas), como también mediante mantos tobáceos blanco-grisáceos de diferente espesor.

Aflora principalmente en la provincia de Santa Cruz, frente a la Isla Monte León, en la desembocadura de río Santa Cruz (Bertels, 1970), en varias localidades del Parque Nacional Monte León (Parras *et al.*, 2005) y en las barrancas a la vera de la Ruta Nacional N°3. También es posible identificarla en las barrancas costeras del sur de la provincia de Santa Cruz, a lo largo de varios kilómetros (Parras *et al.*, 2008). Las localidades fosilíferas más conocidas de la formación son Monte Entrance, Bajo de San Julián, desembocadura del río Santa Cruz y Cabo Curioso.

Crawford *et al.* (2008) estudiaron cuatro paleosuperficies contenidas dentro de la Formación Monte León, en el Parque Nacional. En este trabajo se dan a conocer aspectos sedimentológicos, paleoecológicos, tafonómicos y ambientales que incidieron en una preservación excepcional de organismos bentónicos. Se interpretó que los organismos murieron por asfixia debido al aporte de material piroclástico y fueron enterrados rápidamente, dando como resultado la preservación excepcional de, principalmente, decápodos, bivalvos y gasterópodos (Crawford *et al.*, 2008).

Parras *et al.* (2008), mediante dataciones radimétricas, establecieron una edad Oligoceno tardío-Mioceno temprano para la Formación Monte León. La parte superior de la Formación San Julián fue datada en 23.83-24.12 Ma (Parras *et al.*, 2008) y la parte inferior de la Formación Santa Cruz, en 19.33 Ma (Fleagle *et al.*, 1995). Posteriormente, nuevas dataciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ señalan edades de 22.12 ± 0.54 Ma y 18.81 ± 0.36 Ma para la base y el techo de la formación respectivamente (Parras *et al.*, 2012).

2.1.7: Formación Estancia 25 de Mayo (Mioceno temprano)

La Formación Estancia 25 de Mayo está conformada por depósitos marinos del Mioceno inferior, con unos 180 metros de espesor, aflorantes en el sudoeste de la provincia



de Santa Cruz. Fue inicialmente denominada “Formación Centinela” por Furque y Camacho (1972), un nombre que ya había sido utilizado por Harrington y Leanza (1957) para identificar sedimentitas del Ordovícico del noroeste argentino. Por ello, Cuitiño y Scasso (2010) propusieron el nombre Formación Estancia 25 de Mayo. Se dispone entre la subyacente Formación Río Leona (Eoceno) y la Formación Santa Cruz (Mioceno medio), ambas constituidas, principalmente, por depósitos fluviales (Marensi *et al.*, 2005; Cuitiño y Scasso, 2010; Cuitiño, 2011). Está unidad es correlacionable con la Formación Monte León, con extensos afloramientos en la costa Atlántica de Santa Cruz (Parras *et al.*, 2008).

Las rocas de la Formación Estancia 25 de Mayo contienen un alto porcentaje de material volcániclastico, como así también intercalaciones de tobas a lo largo de la sucesión, indicando una fuerte influencia del vulcanismo andino contemporáneo a su depositación (Cuitiño, 2011). Los eventos piroclásticos registrados en la sucesión habrían sido clave para el registro de preservaciones excepcionales (Maguire *et al.*, 2018).

Los depósitos de la Formación Estancia 25 de Mayo contienen corales, braquiópodos, moluscos, artrópodos, crustáceos, equinodermos y peces (Cuitiño, 2011; Bostelmann *et al.*, 2015; Maguire *et al.*, 2018). También la bioturbación es abundante y diversa, sugiriendo (en conjunto con las evidencias sedimentológicas y paleontológicas) aguas cálidas y bien oxigenadas, con salinidad normal (Cuitiño y Scasso, 2010).

Casadío *et al.* (2001) basados en dataciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ determinaron una edad oligocena tardía – miocena temprana para la Formación Estancia 25 de Mayo. Parras *et al.*, (2008) le asignaron una edad similar (Chattiano-Aquitano), sobre la base de datos de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (22,86-21,24 Ma) en valvas de *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann) y $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ (20.48 \pm 0.27 Ma) en roca total, una edad similar a los depósitos de la Formación Monte León.

Por su parte, Cuitiño (2011) determinó mediante dataciones $^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$ la edad de dos niveles piroclásticos pertenecientes a los miembros Quién Sabe (inferior) y Bandurrias (superior), obteniendo 19,14 \pm 0,5 Ma y 18,85 \pm 0,3 Ma, respectivamente. También calculó las edades promedio de ambos miembros, utilizando el método $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, los cuales resultan en 19,57 Ma para el Miembro Quién Sabe y 19,15 Ma para el Miembro Bandurrias (Cuitiño,



2011). Finalmente, Cuitiño *et al.* (2012) confirmaron, mediante datación $^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$, una edad de 19,12 Ma para la parte inferior de la formación, coincidiendo con los datos previos.

2.1.8: Formación Chenque (Mioceno inferior)

La Formación Chenque fue definida por Bellosi (1987) y comprende las sedimentitas depositadas durante la ingresión patagoniana del Mioceno inferior, en la cuenca del Golfo San Jorge. La cuenca ocupa sectores entre el sur de la provincia de Chubut, el norte de la provincia de Santa Cruz y la Cordillera de los Andes al oeste (Sciutto *et al.*, 2001). Los depósitos de la Formación Chenque yacen sobre aquellos pertenecientes a la Formación Sarmiento (Eoceno medio-Mioceno temprano; Ré *et al.*, 2010), excepto en la zona sur de la cuenca, donde se encuentran en discordancia erosiva sobre la Formación Río Chico (Paleoceno tardío; Foix *et al.*, 2013) (Bellosi, 1995; Carmona, 2006). Hacia el techo, la Formación Chenque da lugar transicionalmente a la Formación Santa Cruz (de edad Langhiana en esta zona; Cuitiño *et al.*, 2015a).

Está representada principalmente por areniscas finas a medias, grises a verdosas, pelitas e intervalos con niveles bioclásticos concentrados. Bellosi (1987) dividió a la formación en cinco secuencias depositacionales. Paredes (2002) realizó un estudio sedimentológico de la Formación Chenque y dividió a la unidad en cuatro secuencias depositacionales en las que están representados los cortejos transgresivos y de nivel alto. Barreda y Bellosi (2003) indicaron que las dos primeras secuencias depositacionales serían correspondientes a la transgresión Leonense, y las tres superiores, a la Superpatagoniense (Fig. 6). Las secuencias inferiores difieren de las superiores por contener niveles piroclásticos (Sciutto *et al.*, 2001).

Los ambientes de depositación de la Formación Chenque varían desde submareales a intermareales. Se los considera depósitos de plataforma somera afectada por eventos de tormenta y migración submareal de dunas 3D, similar a lo que se observa en la Formación Monte León (Paredes, 2002; Palópolo *et al.*, 2021a). En algunas localidades la formación incluye depósitos marino-marginales a deltaicos (Carmona *et al.*, 2008; 2010).



Los invertebrados marinos fósiles registrados en la Formación Chenque fueron motivo de numerosos trabajos desde finales del siglo XIX hasta mediados del siglo XX (D'Orbigny, 1842; Darwin, 1846; Hatcher, 1900; Ortmann, 1902; Ameghino, 1906; Ihering, 1907; Frenguelli, 1929; Feruglio, 1949, entre otros). Se destacan entre los grupos más estudiados los bivalvos, gastrópodos, equinodermos, briozoos, cirripedios (Sciutto *et al.*, 2001; Paredes, 2002; del Río, 2004; Griffin y Pastorino, 2005; Mooi *et al.*, 2016; Martínez *et al.*, 2017; Pérez *et al.*, 2017; López-Gappa y Pérez, 2019; Santelli y del Río, 2019). También se registran foraminíferos, dinoflagelados y palinomorfos a lo largo de la sucesión (Bertels y Ganduglia, 1977; Palamarczuk y Barreda, 1992; Bellosi y Barreda, 1993; Barreda 1996a, 1996b, 1996c, 1997; Palamarczuk y Barreda, 1998).

Carmona (2006) realizó un análisis icnológico de la formación. Los icnogéneros más abundantes en la Formación Chenque son *Bichordites*, *Chondrites*, *Gastrochaenolites*, *Ophiomorpha*, *Planolites*, *Scolicia*, *Skolithos* y *Thalassinoides*. La mayoría de las trazas descritas por Carmona (2006) se desarrollaron en sustratos blandos, de grano medio a fino, en ambientes marinos someros de salinidad normal. En algunos niveles de la formación también se pueden observar trazas asignables a *Scolicia* asociadas a erizos irregulares del género *Brisaster* considerados sus productores (Carmona, 2006; Carmona *et al.*, 2020).

Los estudios palinológicos señalan una edad oligocena tardía – miocena temprana para la Formación Chenque (Palamarczuk y Barreda, 1992; Barreda, 1996; Palazzesi y Barreda, 2007; Barreda *et al.*, 2008). Las dataciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en el área de Comodoro Rivadavia arrojaron una edad de 19.69 a 15.37 Ma (Cuitiño *et al.*, 2015b).

2.1.9: Formación Gran Bajo del Gualicho (Mioceno inferior a Mioceno medio)

Esta unidad fue definida por Lizuain y Sepúlveda (1978), como una sucesión de sedimentitas marinas subhorizontales, compuestas por areniscas y arcillitas con intercalaciones de niveles tobáceos, principalmente en su base (Martínez *et al.*, 2001) y techo (Kokot y Chomnalez, 2012), donde también se registran niveles de yeso (Fucks *et al.*, 2012).

Los ambientes de depositación de la Formación Gran Bajo del Gualicho van desde la plataforma somera a intermareales (Bogan y Agnolin, 2011; Scarabino *et al.*, 2004).



La Formación Gran Bajo del Gualicho aflora en la depresión homónima y en los acantilados costeros cercanos al Balneario de Las Grutas (Martínez *et al.*, 2001, 2005; Reichler, 2010).

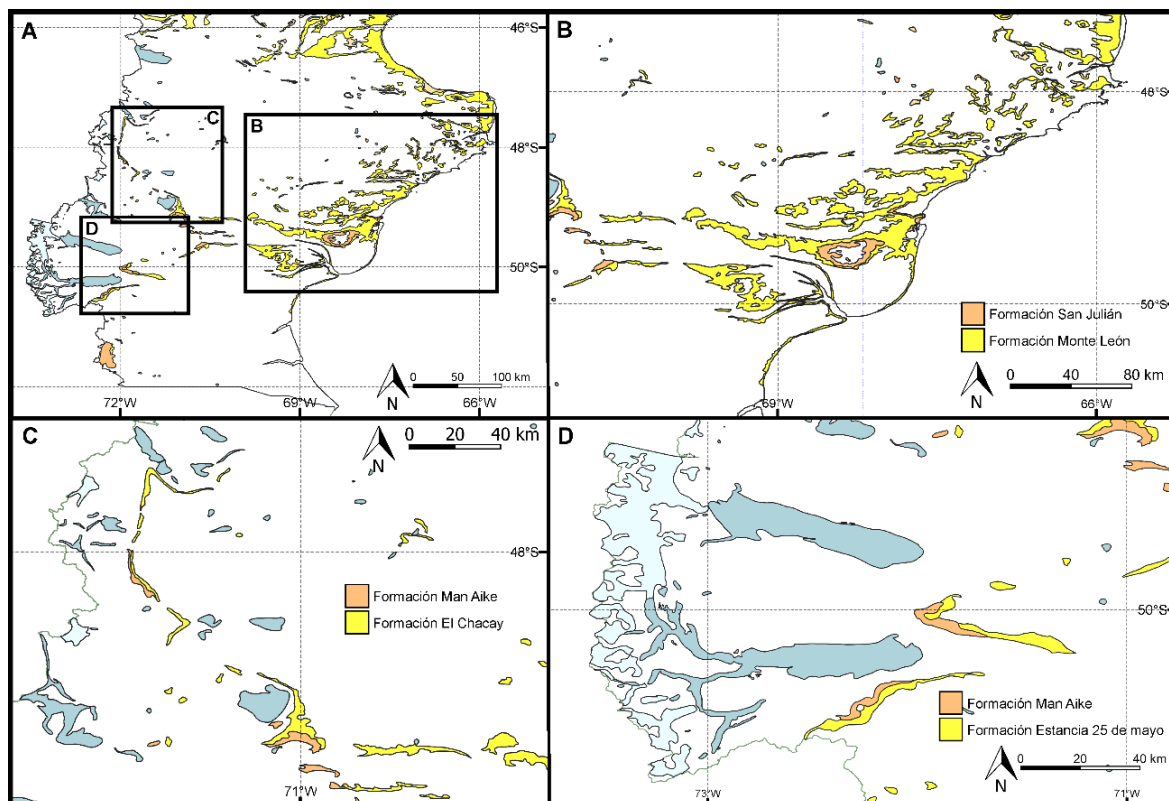


Fig. 9. Mapa de los afloramientos de la provincia de Santa Cruz. A: mapa general de la provincia. B: afloramientos de las formaciones San Julián y Monte León. C: afloramientos de la Formación El Chacay, en la zona de los lagos Cardiel y Buenos Aires. D: afloramientos de las formaciones Man Aike y Estancia 25 de Mayo, en las cercanías de Lago Argentino.

En base a los estudios paleontológicos, la edad de la unidad iría desde el Mioceno temprano hasta el Mioceno medio (Reichler, 2010; Bogan y Agnolín, 2011). Se divide en los miembros Saladar y Arriola cuyo contacto sería paraconcordante (Reichler, 2010). El Miembro Saladar se compone de areniscas bioclásticas, grainstones bioclásticos, pelitas y yeso. Se observa una sucesión granocreciente, con intercalaciones de areniscas limosas y finas en la base, areniscas medias con bioclastos en la parte media y areniscas gruesas separadas por superficies erosivas en la parte superior. Se considera que la sucesión fue depositada en un ambiente somero durante un evento transgresivo y una posterior regresión hacia el techo con depósitos de *shoreface* (Reichler, 2010). El Miembro Arriola, está formado principalmente de areniscas tobáceas, cineritas y pelitas. El alto contenido piroclástico, lo



diferencia de forma marcada del miembro subyacente. Se considera que su ambiente de depositación fue marino somero, cercano a la costa, afectado periódicamente por depositación de mantos de ceniza volcánica (Martínez *et al.*, 2001; Reichler, 2010).

En cuanto a su contenido fósil, está compuesto principalmente por gastrópodos (Scarabino *et al.*, 2004), bivalvos (del Río, 2006), equinoideos (Martínez *et al.*, 2005; del Río *et al.*, 2013), briozoos (Gelós *et al.*, 1992), decápodos (Parras *et al.*, 2008) y foraminíferos. También existen registros de peces silluriformes (Bogan y Agnolin, 2011) y odontocetos (Fernández Begazo, 2018; Piazza *et al.*, 2018).

La parte inferior del Miembro Saladar posee restos de moluscos y equinodermos transportados (Reichler, 2010). En su parte media, se identifican gastrópodos, bivalvos y esporádicamente equinoideos del género *Monophoraster* y *Abertella*. En la parte superior, la diversidad de moluscos disminuye y aumenta la cantidad de ejemplares de equinodermos muy bien preservados, los cuales muestran signos de recristalización y formación de cemento sintaxial externo (Mooi *et al.*, 2000; Martínez *et al.*, 2005). El Miembro Arriola contiene principalmente bancos de ostras y algunos equinoideos dispersos. Su contenido fosilífero es menor que el registrado en el miembro inferior, en algunos casos se encuentran silicificados.

La parte inferior de la Formación Gran Bajo del Gualicho posee un contenido fosilífero muy similar al determinado por Bellosi (1990) en la sección media y superior de la Formación Chenque (Martínez *et al.*, 2001). El tramo inferior de la Formación Gran Bajo del Gualicho también fue tentativamente correlacionada con las formaciones Estancia 25 de Mayo, Gaiman y Monte León, por la presencia del foraminífero *Transversigerina* (Malumián y Nañez, 1998) y, por tanto, fueron consideradas de edad oligocena tardía - miocena temprana. El Miembro Arriola, sería correlacionable con la base de la Formación Puerto Madryn en Península Valdés (del Río, 1990; del Río *et al.*, 2013) y con el techo de la Formación Chenque en el Golfo San Jorge (Bogan y Agnolín, 2011). De esta manera, sobre la base de los estudios paleontológicos la edad del techo de la Formación Gran Bajo del Gualicho sería miocena media - tardía (Aguirre-Urreta y Farinati, 1997).



2.1.10: Formación Puerto Madryn (Mioceno medio - tardío)

La ingresión “Enterriense” en Sudamérica fue una de las más extensas, inundando áreas de Argentina, Brasil, Uruguay y Paraguay (Casadío *et al.*, 2005; Hernández *et al.*, 2005). El registro de esta ingresión, en su mayoría consiste en depósitos marinos someros de edad miocena media a tardía (Scasso y Cuitiño, 2016). En la Península Valdés, esta sucesión es asignada a la Formación Puerto Madryn (Haller, 1978). Esta unidad se halla en discordancia por encima de la Formación Gaiman (Oligoceno tardío) y es cubierta por la Formación Caleta Valdés y los “rodados patagónicos” del plio-Pleistoceno (Haller *et al.*, 2000; Romero *et al.*, 2018).

La Formación Puerto Madryn posee un espesor aproximado de 200 metros, se compone de areniscas y pelitas que se intercalan con arrecifes de ostras y concentraciones parautoctonas de conchillas (Scasso y del Río, 1987; Scasso *et al.*, 2001; Romero *et al.*, 2018), hacia el techo se registran tufitas y un aumento de vidrio volcánico (Scasso y Castro, 1999).

Los estudios sedimentológicos señalan que la Formación Puerto Madryn fue depositada durante un ciclo transgresivo-regresivo (del Río *et al.*, 2001; Scasso *et al.*, 2001; Scasso y Cuitiño, 2016; Fuentes *et al.*, 2019). La fauna registrada presenta un predominio de especies de aguas cálidas y templadas (del Río, 2000; Romero *et al.*, 2018), típicas del óptimo climático del Mioceno tardío (Zachos *et al.*, 2001).

Los fósiles de invertebrados de la formación están representados principalmente por moluscos, los cuales fueron estudiados por del Río (1990, 2000), del Río *et al.* (2001), Martínez y del Río (2002, 2008), Griffin y Pastorino (2006), Romero *et al.* (2018). También se describieron crustáceos decápodos (Casadío *et al.*, 2005; Maguire *et al.*, 2016), equinoideos (Mooi *et al.*, 2000, 2016), ofiuroides (Martínez y del Río, 2008; Brogger y Signorelli, 2018) y briozoos (Pérez *et al.*, 2018). Los microfósiles incluyen foraminíferos (Malumián y Masiuk, 1973; Caramés *et al.*, 2004; Marengo, 2015), palinomorfos (Palazzesi y Barreda, 2004; Palazzesi *et al.*, 2014; Fuentes *et al.*, 2016). Entre los vertebrados, se han registrado pinnípedos (Cozzuol, 2001), cetáceos (Cione *et al.*, 2011; Buono *et al.*, 2016; Cuitiño *et al.*, 2017) y pingüinos (Acosta-Hospitaleche *et al.*, 2007). del Río (2000) reconoció



la biozona de “*Aequipecten*” *paranensis* (d’Orbigny) para el Mioceno tardío de las formaciones Puerto Madryn y Paraná, la cual representa una fauna de aguas tropicales, con temperaturas semejantes a las de zonas caribeñas actuales. Esta biozona se caracteriza por la abundancia y diversidad de pectínidos de zonas tropicales que habitaron en la costa atlántica antes del enfriamiento de las aguas a fines del Mioceno (del Río, 2000).

La edad miocena tardía (Tortonense) de la Formación Puerto Madryn fue determinada mediante estudios paleontológicos (Martínez y del Río, 2002; Palazzesi y Barrreda, 2004, Fuentes *et al.*, 2016, 2019). Las dataciones radimétricas mediante el método $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$ señalaron una edad de 9,41 Ma (Zinsmeister *et al.*, 1981), mientras que las obtenida por dataciones de valvas de pectínidos y ostras mediante el método $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ indicaron una edad de 10 ± 0.3 Ma (Scasso *et al.*, 2001).

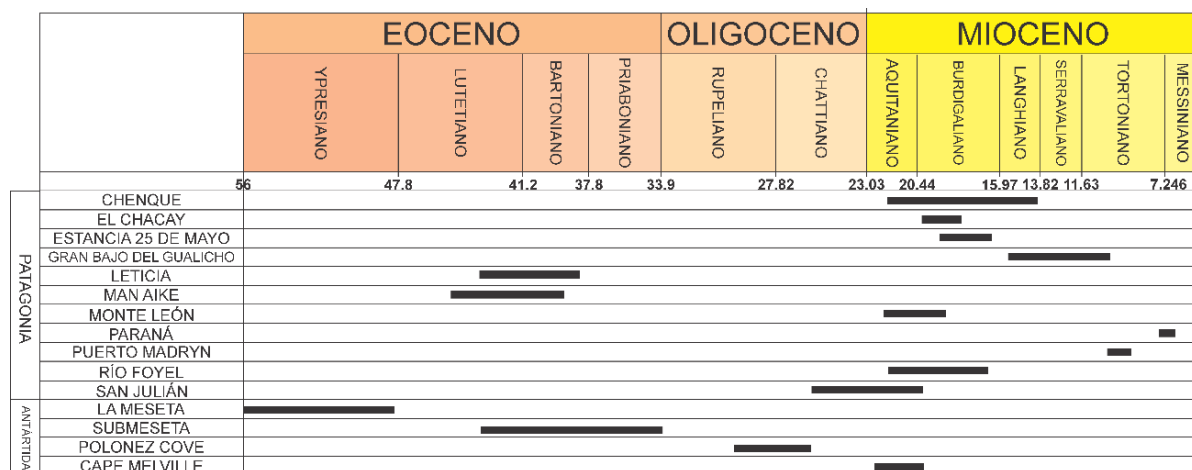


Fig. 10. Tabla comparativa de las edades de las formaciones que contienen los fósiles estudiados en esta tesis.



2.2: Formaciones del Eoceno-Mioceno de Antártida

2.2.1: Formación La Meseta (Eoceno medio)

La Formación La Meseta fue definida por Rinaldi *et al.* (1978), como una sucesión silicoclástica de brechas, areniscas y lutitas con abundante contenido fosilífero. Está compuesta de sedimentos poco consolidados de tamaño fino, intercalados por bancos de coquinas que representan el relleno de un valle inciso de edad eocena (Marenssi *et al.*, 1998a-b; Reguero *et al.*, 2013; Montes *et al.*, 2019).

Sadler (1988) dividió la formación en siete unidades o TELM de acuerdo con su litología. Posteriormente, Marenssi (1995, 1998) reconoció seis unidades separados por contactos erosivos, a saber: Valle de las Focas (VF), Acantilados (AC), Campamento (CA), Cucullaea I (CU1), Cucullaea II (CU2) y Submeseta (SM). Montes *et al.*, (2019) elevaron al rango de formación al Alomiembro Submeseta mientras que el Alomiembro Acantilados fue dividido en dos por sus diferencias en la litología.

La Formación La Meseta aflora en el sector norte de la isla Vicecomodoro Marambio y representa el relleno final de la cuenca James Ross (Montes *et al.*, 2013, 2019). Su espesor es aproximadamente 250 metros (Marenssi, 2006), intercalando brechas, areniscas y pelitas fosilíferas y bancos de conchas de variado espesor (Montes *et al.*, 2013). El ambiente de depositación fue interpretado como deltaico, estuarino y marino proximal o somero dominado por mareas (Marenssi *et al.*, 1998b).

La Formación La Meseta posee una gran abundancia de fósiles marinos bien preservados, entre los que se destacan los gastrópodos, bivalvos, briozoos y equinodermos (Feldmann y Zinsmeister, 1984; Blake y Zinsmeister, 1979; Bitner, 1996; Blake y Aronson, 1998; Hara, 2005; Álvarez *et al.*, 2014, entre otros). También se han documentado vertebrados marinos y terrestres, incluidos marsupiales, edentados y ungulados (Reguero *et al.*, 1998, 2012; Jadwiszczak, 2010; Bueno *et al.*, 2016, entre otros). Los microfósiles e icnofósiles son igualmente abundantes a lo largo de la formación (Szczuchura, 2001; Gaździcki y Majewski, 2012; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2011; Brezina *et al.*, 2016; Cech *et al.*, 2017). La presencia de troncos, hojas, flores y briznas vegetales a lo largo de la formación

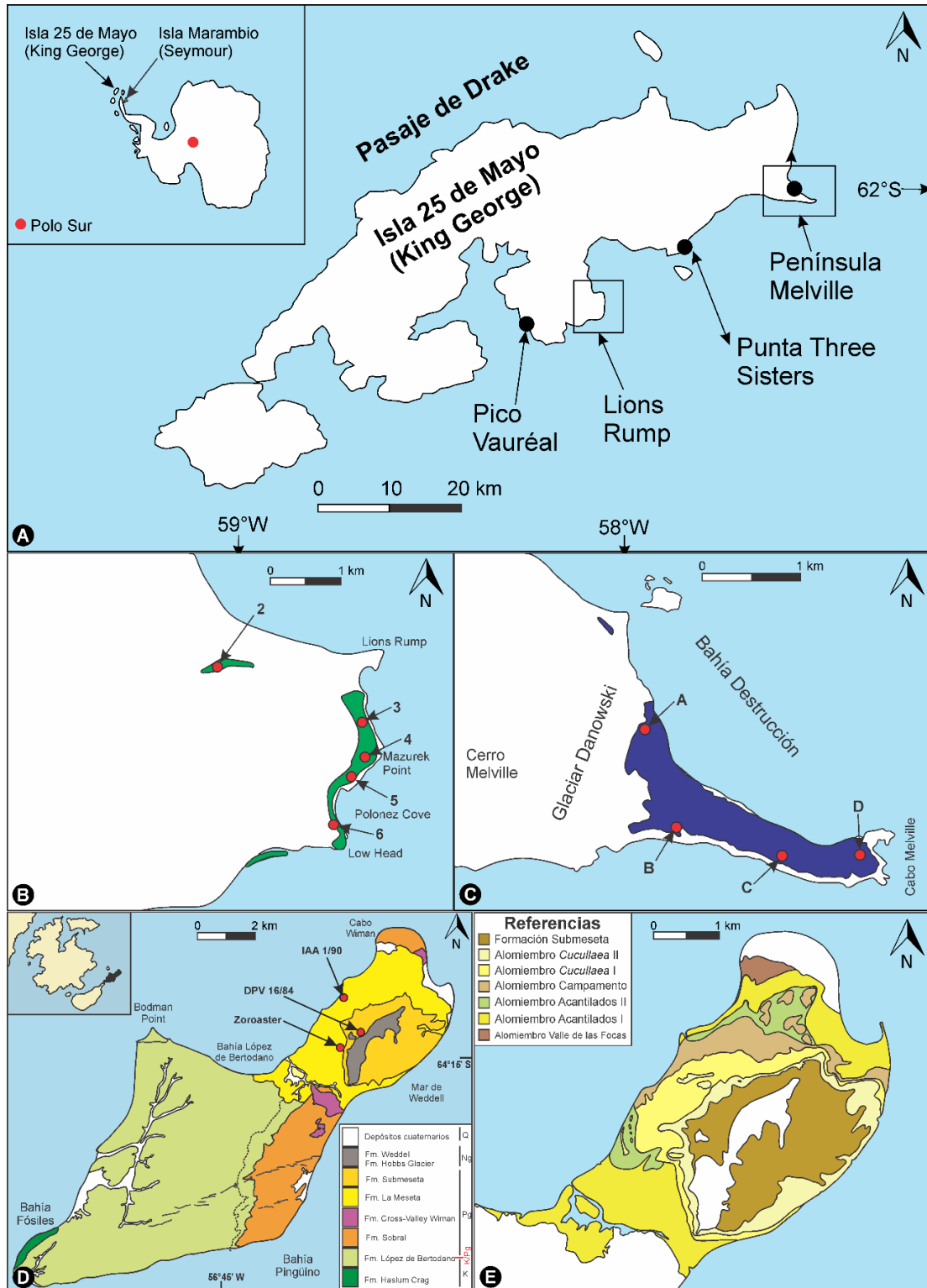


Fig. 11. Mapas de los afloramientos y localidades con equinodermos en Isla 25 de Mayo (formaciones Polonez Cove y Cape Melville) e Isla Marambio (formaciones La Meseta y Submeseta). A: Mapa general de Antártida, con detalle en Isla 25 de Mayo (King George). B: afloramientos de la Formación Polonez Cove. C: Afloramientos de la Formación Cape Melville. D: Mapa geológico simplificado de la isla Vicecomodoro Marambio. E: Detalle de los alomiebros de la Formación La Meseta y Formación Submeseta.



evidencia un ambiente de bosque templado y húmedo en las zonas elevadas de la región (Doktor *et al.*, 1996; Gandolfo *et al.*, 1998; Reguero *et al.*, 2013; Pujana *et al.*, 2014). Su variado contenido fosilífero y la excelente preservación de los restos han sido motivo de numerosos trabajos (Feldmann y Woodburne, 1988; Stilwell y Zinsmeister, 1992; Bitner, 1996; Goin *et al.*, 1999; Hara, 2001).

Actualmente, la edad de la Formación La Meseta está en discusión. Montes *et al.* (2019) la consideraron Thanetiense terminal-Luteciense inferior basándose en dataciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (~56,2-~48,8 Ma). Por su parte, Amenábar *et al.* (2020) sugirieron una edad Luteciense tardío a Priaboniense basada en el contenido de dinoflagelados.

2.2.2: Formación Submeseta (Eoceno medio - Oligoceno?)

La Formación Submeseta fue considerada como el alomiembro superior de la Formación La Meseta (Marensi, 1995), integrada por parte del TELM 6 y el TELM 7 de Sadler (1988). Sin embargo, varios estudios pusieron en evidencia diferencias litológicas y relaciones erosivas con los estratos inferiores (Ivany *et al.*, 2008; Montes *et al.*, 2013, 2019; y trabajos allí mencionados), siendo elevada al rango de formación por Montes *et al.* (2013). Posee tres alomiembros: Laminado (LA), Turritella (TU) y Superior (SU) (Montes *et al.*, 2019).

Consiste en una sucesión de pelitas, areniscas y conglomerados de aproximadamente 160 metros de espesor, que aflora en la parte más alta de los flancos de la meseta en la isla Vicecomodoro Marambio. Yace en contacto erosivo sobre los alomiembros Cucullaea I y Cucullaea II de la Formación La Meseta; presenta mayor contenido de materia orgánica que estos últimos y abundantes fósiles marinos muy bien preservados.

El Alomiembro Laminado se compone de pelitas grisáceas y verdosas, y areniscas finas rojizas, relacionadas a una planicie mareal en la zona más distal de un estuario, con escasa bioturbación (Montes *et al.*, 2019).

El Alomiembro Turritella se caracteriza por contener bancos y lentes de areniscas rojizas, moderadamente consolidadas a masivas, con abundantes gasterópodos. También se observan bancos de pelitas, conglomerados y concentraciones bioclásticas. En el techo del



alomiembro se observa un banco de areniscas de 5 metros de espesor, con abundante bioturbación, valvas de *Panopea* sp. y *Lingula* sp., veneroideos en posición de vida, turritélidos y restos de vertebrados (Tambussi *et al.*, 2006; Acosta Hospitaleche, 2014).

El Alomiembro Superior aflora en la parte más alta de la meseta y está conformado por areniscas finas y lutitas intercaladas con conglomerados finos. Se lo interpreta como una plataforma marina somera afectada por tormentas y contiene abundantes restos de Gaviiformes, Gruiformes, Procellariiformes y Spheniciformes (Acosta-Hospitaleche y Gelfo, 2017, y trabajos allí mencionados). En estos niveles se registra la presencia de equinoideos típicos de plataforma somera (ver capítulo 4).

La edad de la formación es Luteciense tardío-Oligoceno temprano? (~43,4~33,8 Ma), y su sección basal sugiere un período de no depositación y erosión de estratos infrayacentes que duró aproximadamente 2 Ma (Ivany *et al.*, 2008; Beamud *et al.*, 2015). Sin embargo, al igual que sucede con la Formación La Meseta, los estudios de las biozonas de dinoflagelados arrojaron edades más modernas que las convencionalmente aceptadas (~36 Ma; Amenábar *et al.*, 2019).

2.2.3: Formación Polonez Cove (Oligoceno medio - tardío)

La Formación Polonez Cove aflora en el sector sudeste de la Isla 25 de Mayo (King George), en la región norte de la Península Antártica (Troedson y Smellie, 2002; Quaglio *et al.*, 2008). Consiste en una sucesión de diamictitas, rocas sedimentarias, volcánicas y volcánicas de aproximadamente 60 metros de espesor (Birkenmajer, 1982; Porebski y Gradzinski, 1990; Santos *et al.*, 1990), caracterizada por la presencia de conglomerados y bloques erráticos de composición volcánica, con facetamiento y estriación de origen glacial. Yace en discordancia por encima de la Formación Mazurek Point, compuesta por andesitas de edad eocena.

Troedson y Smellie (2002) definieron seis miembros para la formación, los cuales yacen en discordancia. El *Miembro Krakowiak Glacier (KGM)* consiste en conglomerados y diamictitas con abundante material andesítico, lítico y metamórfico. Se divide en tres unidades menores: (i) K1 (conglomerados y diamictitas silicoclásticas con fósiles



fragmentarios); (ii) K2 (diamictitas y areniscas de tamaño medio, bancos de conglomerados y bloques erráticos, de geometría lenticular); y (iii) K3 (diamictitas, areniscas y gravas poco consolidadas, con escasos fósiles muy deformados). Los fósiles son poco comunes en esta unidad, excepto en las localidades de Godwin Cliffs y Mazurek Point, donde se hallan corales, pectínidos, braquiópodos y foraminíferos pertenecientes a la unidad K1. La mayoría de los fósiles están muy retrabajados, transportados y deformados, y están asociados a un ambiente marino desarrollado por debajo de una capa de hielo o en cercanías de un glaciar. La presencia de pectínidos y briozoos incrustantes permiten inferir un ambiente de salinidad normal aunque con la presencia de glaciares.

El *Miembro Bayview (BM)* consiste en areniscas medianas a finas y limolitas oscuras, de estratificación planar. Se lo interpreta como depósitos episódicos en un ambiente marino somero. Los fósiles hallados permiten inferir un ambiente de salinidad normal, disódico o poco oxigenado. El *Miembro Low Head (LHM)* está conformado por depósitos de areniscas con gran contenido de fragmentos líticos basálticos y brechas volcánicas, intercaladas con rocas de origen ígneo. Se lo divide en cuatro unidades menores, denominadas L1 a L4, mostrando un incremento en la componente sedimentaria por encima de la componente ígnea. Presenta asociaciones de invertebrados marinos (principalmente bivalvos, braquiópodos y equinodermos) depositados *in situ* o fragmentados en capas lenticulares (Speyer y Brett, 1991). Se lo interpreta como un ambiente marino marginal, por debajo del nivel de olas de buen tiempo, con poca energía y afectado por episodios de tormentas. Los depósitos denominados “*pecten conglomerate*” se componen de areniscas finas a medias muy fosilíferas de la parte media de este miembro. Allí se han registrado distintos grupos de microfósiles marinos del Oligoceno (Anelli *et al.*, 2006), tales como braquiópodos (Bitner y Thomson, 1999), bivalvos (Gazdzicki y Pugaczewska, 1984), equinoideos (Jesionek-Szymanska, 1987; Kroh, 2014) y gastrópodos (Karczewski, 1987). Los microfósiles son igualmente abundantes, hallándose ostrácodos (Blaszyk, 1987), foraminíferos (Majewski y Gaździcki, 2014), coccolitofóridos y diatomeas (Quaglio *et al.*, 2008, y trabajos allí mencionados). Se los considera depósitos de la zona exterior de un delta dominado por corrientes marinas, durante un período de retroceso glacial y transgresión marina (Santos *et al.*, 1990). El *Miembro Siklawa (SM)* incluye capas de sedimentitas subhorizontales



superpuestas, constituidas principalmente por erosión de los basaltos del LHM. Se considera como depósitos de ambiente marino somero debido a la presencia de concentraciones de braquiópodos, bivalvos y corales solitarios, bancos bien consolidados de areniscas medias laminadas y fragmentos de troncos fosilizados (Troedson y Smellie, 2002). El *Miembro Oberek Cliff (OCM)* se compone de brechas volcánicas polimícticas (OC1), coladas de lava (OC2) y gravas volcanoclásticas (OC3), aflorantes en las localidades Low Head, Godwin Cliffs y Magda Nunatak. Por último, el *Miembro Chlamys Ledge (CLM)* está dividido en dos unidades: CL1 (conglomerados y areniscas gruesas de color oscuro) y LC2 (areniscas pardoverdosas, con estratos de gravas y limos subordinados). Las secciones mejor expuestas de este miembro se encuentran en las localidades de Godwin Cliffs y Mazurek Point. Se lo interpreta como depósitos de ambiente marino somero y flujos de detritos. En su parte superior presenta una gran cantidad de macrofósiles con poco transporte o *in situ*. En este miembro se han descrito varios restos de equinoideos fósiles, algunos de ellos en buen estado de preservación.

La Formación Polonez Cove cuenta con dataciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ que van de 28,3 a 30,6 Ma para el Miembro Low Head y un promedio de $29,8 \pm 0,62$ Ma para el Miembro Krakowiak Glacier (Dingle *et al.*, 1997; Dingle y Lavelle, 1998). Las edades $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ en basaltos intercalados en los distintos miembros de la misma van de $26,4 \pm 1,2$ Ma a $27,2 \pm 0,7$ Ma (Smellie *et al.*, 1998; Troedson y Smellie, 2002). Sin embargo, Birkenmajer y Gazdzicki (1986) y Quaglio *et al.* (2008) consideraron que la base de la formación podría ser Rupeliano tardío, en el límite entre el Oligoceno temprano y medio. La presencia de coladas de basaltos y rocas sedimentarias de ambiente glacial y glacimarino distal permiten comprender los cambios que se dieron durante el primer evento glacial en la Península Antártica y su posterior retroceso y recuperación hacia un período interglacial (Troedson y Smellie, 2002; Quaglio *et al.*, 2008).

2.2.4: Formación Cape Melville (Mioceno temprano)

Aflorante en la isla 25 de Mayo, una de las islas del archipiélago Shetland del Sur, la Formación Cape Melville registra un evento de glaciación ocurrido en el Mioceno temprano en el Oeste de la Antártida.



Su contenido fosilífero y sus características litológicas glacimarinas la hacen única para entender los eventos de cambio climático y faunístico ocurridos durante el final del Paleógeno e inicios del Neógeno (Whittle *et al.*, 2014). En esta unidad se registra la glaciación del Mioceno temprano en la parte septentrional de la Península Antártica, probablemente correlacionable con el evento glacial Mi-I (Miller *et al.*, 1991; Hara y Crame, 2004).

Se compone de depósitos de origen glacial, gravitacionales, piroclásticos y marinos de plataforma externa. Las litologías más abundantes son areniscas finas y limolitas, con diamictitas en niveles basales y tufitas en la parte superior (Birkenmajer *et al.*, 1983; Birkenmajer, 1987; Troedson y Riding, 2002).

Posee un espesor aproximado de 115-200 metros (Birkenmajer, 1984, 1987; Gaździcki y Wrona, 1986; Hara y Crame, 2004) y se separa de la infrayacente Formación Destruction Bay por un conglomerado basal mal seleccionado. Troedson y Riding (2002) dividieron la Formación Cape Melville en cuatro sucesiones sedimentarias con litologías y asociaciones de facies características, a saber:

- Unidad litológica A: compuesta por diamictitas y areniscas, con presencia de glauconita y bloques erráticos de más de dos metros de diámetro. Se observan también foraminíferos glauconitizados, fragmentos de diatomeas y microfósiles fragmentados. Se interpretan como depósitos glacimarinos que combinan corrientes de turbidez, transporte por arrastre y suspensión, y procesos hemipelágicos.
- Unidad litológica B: son depósitos de grano fino a muy fino, con facies gradadas y escasos bloques erráticos. Se observan algunos restos de invertebrados y trazas en los estratos de limolitas. Son resultado de flujos gravitacionales, flujos de detritos y corrientes de turbidez.
- Unidad litológica C: se caracteriza por el contenido piroclástico, que da lugar a estratos de areniscas tufáceas y mantos de tufitas con matriz arenosa. Los bloques erráticos vuelven a ser abundantes en esta secuencia, mostrando una amplia influencia glacial en la sedimentación. Las facies muestran una combinación de procesos de transporte y depositación en la génesis de los depósitos, como arrastre



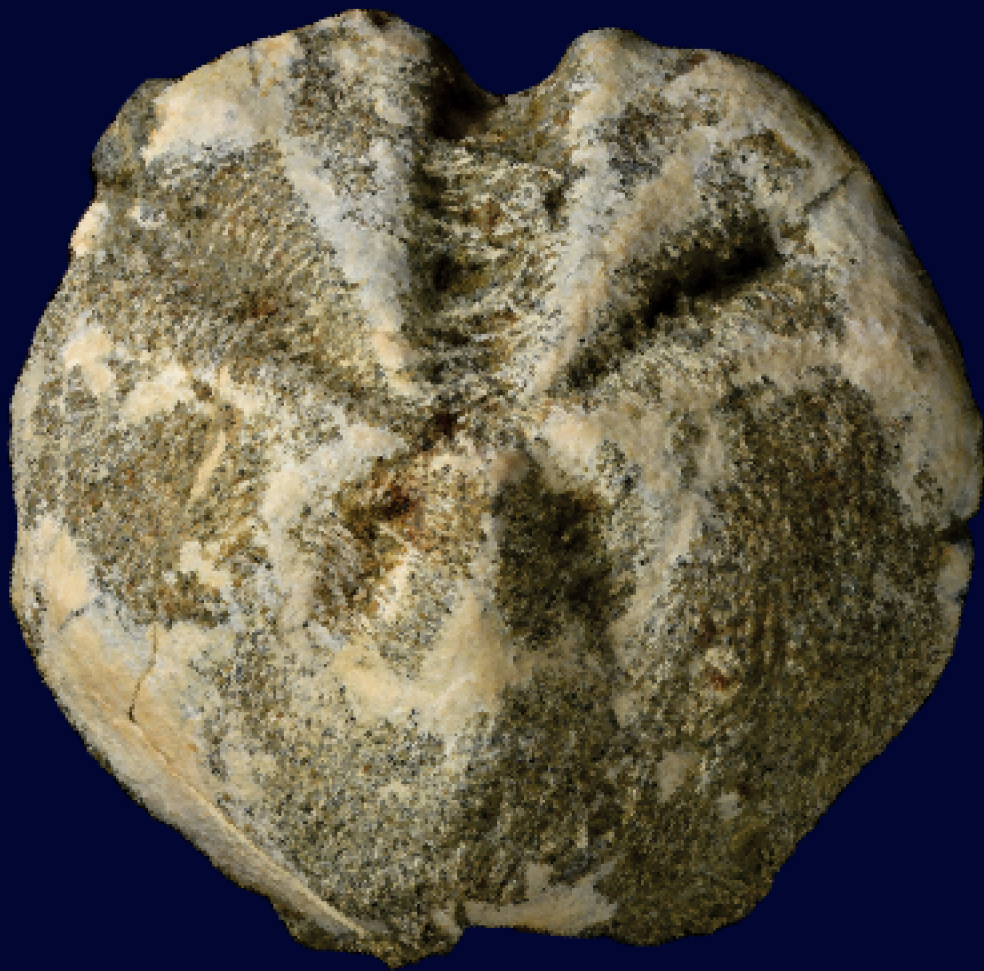
de bloques en el fondo, depósitos hemipelágicos, decantación subaérea y subácuea de plumas eruptivas y turbiditas.

- Unidad litológica D: en esta sucesión abundan las limolitas y tufitas, con bloques erráticos prácticamente ausentes. El contenido fosilífero es abundante y diverso, con buen estado de preservación. Se lo interpreta como depósitos de plataforma externa de baja pendiente, por debajo del nivel de olas de tormenta, o como un ambiente de refugio de moderada profundidad.

El contenido fosilífero de la formación ha sido estudiado por varios autores. Entre los macrofósiles se destacan los corales solitarios (Roniewicz y Morycowa, 1987), bivalvos infaunales y semiinfaunales (Anelli *et al.*, 2003, 2006), gastrópodos (Karczewski, 1987), cangrejos (Förster *et al.*, 1987), braquiópodos (Bitner y Crame, 2002), equinoideos (Jesionek-Szymńska, 1987), poliquetos (Szaniawski y Wrona, 1987), langostas (Feldmann y Crame, 1998), briozoos (Hara y Crame, 2004) y peces (Förster *et al.*, 1987). La microfauna está compuesta por cocolitofóridos, diatomeas, silicoflagelados, foraminíferos y palinomorfos (Dudziak, 1984; Birkenmajer y Luczkowska, 1987; Gaździcki y Wrona, 1986; Troedson y Riding, 2002). Los autores coinciden en que la fauna tiene una fuerte afinidad con las comunidades del Mioceno temprano de la Patagonia y Australia, y que su preservación muestra ambientes con baja energía, intercalando episodios de gran energía, que preservan tafocenosis originadas por remoción de organismos y su rápido enterramiento en un flujo caótico (Whittle *et al.*, 2014).

La edad de la Formación Cape Melville es miocena temprana, lo cual fue corroborado con dataciones radimétricas de diques que cortan a los estratos que señalaron edades $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$ de 20 Ma (Birkenmajer *et al.*, 1985). Las dataciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en bivalvos cercanos al techo de la formación indicaron una edad de $22,6 \pm 0,4$ Ma (Dingle y Lavelle, 1998). Las edades obtenidas mediante métodos radimétricos coinciden con aquellas obtenidas en los estudios paleontológicos (Troedson y Riding, 2002; Whittle *et al.*, 2014).

Resultados



El registro fósil de equinodermos en el Eoceno-Mioceno
de Patagonia Argentina y Antártida.
Lic. Evangelina Elizabeth Palópolo

Capítulo 3

Los asteroideos del Eoceno de la isla Vicecomodoro Marambio



El registro fósil de equinodermos en el Eoceno-Mioceno de Patagonia Argentina y Antártida.

Lic. Evangelina Elizabeth Palópolo

Capítulo 3: Los asteroideos del Eoceno de la isla Vicecomodoro Marambio

En este apartado se estudia el registro de estrellas de mar asignadas a *Zoroaster*, colectadas durante las CAV 2017 y 2018 en la isla Vicecomodoro Marambio. Los ejemplares se encuentran en un excelente estado de preservación y provienen de una capa del Alomiembro Cucullaea I (Formación La Meseta), interpretados como depósitos de la zona distal de un estuario influenciado por mareas y flujos hiperpícnicos. La buena preservación combinada con el uso de microtomografía computarizada permitió la visualización de caracteres diagnósticos. De esta manera, se definió la especie *Zoroaster marambioensis* Palópolo *et al.* 2021, sobre la base de los siguientes caracteres:

- 1) Placa central del disco (centrodorsal) grande, aplanada y lobada.
- 2) Osículos radiales grandes e hinchados, e interradales más pequeños y planos formando el anillo central del disco.
- 3) Espinas primarias del disco solo presentes en los osículos radiales.
- 4) Armadura oral de los brazos compuesta por 1 a 3 espinas primarias, y 1 a 2 espinas secundarias por cada adambulacral carinado.

El sedimento y la preservación de los fósiles indican que las estrellas colonizaron la parte distal de un estuario, en un período en que la salinidad era normal, murieron por un episodio de ingreso masivo de agua dulce al sistema (flujo hiperpícnico), e inmediatamente fueron sepultadas en arena fina.

Aunque las especies actuales del género *Zoroaster* hoy habitan sólo en aguas profundas de las zonas tropicales, *Zoroaster marambioensis* habitó en ambientes someros. Posiblemente, en el Eoceno, este género estuviera adaptado a vivir en ambientes de mayor temperatura y energía que las especies actuales, sugiriendo un cambio en la ecología del género después del Eoceno.

3.1: Introducción

Dentro de la clase Asteroidea, la familia Zoroasteridae está integrada por las estrellas de mar con (i) disco pequeño y bien diferenciado formado por placas más grandes que las del resto del cuerpo, (ii) cinco brazos largos que se estrechan progresivamente en su parte distal,

(iii) placas esqueléticas de los brazos ordenadas en filas longitudinales y transversales, (iv) espinas primarias en series determinadas, y (v) espinas secundarias recubiertas por epidermis cubriendo todo el cuerpo (McKnight, 2006). Las especies incluidas en esta familia también presentan las siguientes características (Blake, 1987; Mah 2000, 2007; Mah y Foltz, 2011; Mah y Blake, 2012; Fau y Villier, 2018):

- una sola hilera de placas marginales,
- orificios papulares dispuestos en filas longitudinales y transversales,
- organización reticulada (primitiva) o imbricada (derivada) de las placas del disco y los brazos,
- espinas primarias actinolaterales más largas y puntiagudas que el resto de las espinas primarias, adpresas u orientadas hacia la superficie abactinal,
- pedicelarios rectos (excepto en el género *Pholidaster*),
- placas adambulacrales alternantes carinadas y no carinadas,
- cuatro hileras de poros para la salida de los pies ambulacrales, que se reducen a dos series en la parte distal de los brazos.

Como se planteó en el capítulo introductorio, el registro de estrellas de mar está muy sesgado por el plan corporal de las mismas (ver capítulo 1). Esto se hace muy evidente en esta familia por la presencia de disco pequeño, brazos largos y conexiones interosiculares débiles, que favorecen su desarticulación y fragmentación en un corto período de tiempo. No obstante, los osículos dentro de la familia Zoroasteridae están articulados de manera más o menos firme (principalmente en las especies con osículos imbricados), lo que podría aumentar en cierta forma su potencial de preservación.

Por las razones mencionadas, se considera que la preservación de decenas de ejemplares de estrellas de mar dentro de un mismo estrato, completos o moderadamente desarticulados y en posición de vida, representa un depósito que reviste categoría de yacimiento excepcional (Brett *et al.*, 1997), aunque las estructuras interosiculares sean más fuertes que en otros grupos de la clase Asteroidea. Este tipo de preservación provee información de importancia para evaluar hipótesis de tipo paleobiológico, paleoecológico, tafonómico y sedimentológico (Brett, 2013).

La familia Zoroasteridae fue definida por Sladen (1889) y actualmente incluye ocho géneros (uno de ellos sin representantes actuales) y 35 especies nominales (WoRMS, 2021). Las especies actuales del grupo habitan en ambientes batiales o abisales en los océanos Pacífico, Atlántico e Índico (Mah, 2007).

El registro fósil de la familia Zoroasteridae es relativamente escaso, con un pequeño número de especies conocidas. Entre ellas pueden citarse *Terminaster cancriformis* Quenstedt, 1876, del Jurásico de Francia (Hess, 1974; Villier *et al.*, 2009); *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* del Eoceno de Antártida (Blake y Zinsmeister, 1979, 1988; Blake y Aronson, 1998); *Zoroaster marambioensis* Palópolo *et al.*, 2021 del Eoceno de la isla Vicecomodoro Marambio; *Zoroaster whangareiensis* Eagle, 2006 del Eoceno de Nueva Zelanda; y *Doraster mizunoi* Kato y Oji, 2013 del Mioceno de Japón.

La sistemática del grupo fue estudiada basándose principalmente en especies recientes. Sin embargo, aún existe cierta incertidumbre con respecto a su origen y evolución, debido al escaso registro fósil disponible. En publicaciones recientes, diferentes autores han discutido el origen de los zoroastéridos en la denominada “Provincia Wedelliana”, y su posterior dispersión (Blake, 1987, 1990; Gale, 2011; Mah, 2007, Mah y Foltz, 2011; Mah y Blake, 2012; Villier *et al.*, 2009).

Por otra parte, los estudios filogenéticos de la clase Asteroidea ubican a la familia Zoroasteridae como un clado basal dentro del orden Forcipulatida, principalmente debido a la presencia de caracteres intermedios entre las formas Paleozoicas y Post-Paleozoicas de la clase. Los representantes de la familia poseen una sola fila de osículos marginales y la orientación y disposición de los osículos y espinas son similares a las formas paleozoicas (Blake, 1987, 1990; Mah, 2000, 2007; Mah y Foltz, 2011; Mah y Blake, 2012). *Zoroaster* es el género de la familia que muestra caracteres más derivados. A diferencia de los géneros *Myxoderma* y *Sagenaster*, que poseen esqueletos más abiertos y, en cierta forma reticulados, las especies del género *Zoroaster* poseen endoesqueleto muy imbricado, moderadamente rígido y con una armadura oral muy bien desarrollada (Mah, 2007).

En la clasificación y sistemática de las estrellas de mar, es muy común el uso de

caracteres con bajo potencial de preservación, como las espinas primarias y secundarias, la forma y estructura de los pedicelarios, y las características de los tejidos blandos. Se considera que la forma, el tamaño y la disposición de estas estructuras brinda mucha información para la identificación de las especies dentro de los zoroastéridos (Downey, 1970; Blake, 1987; Clark y Downey, 1992, entre otros). Sin embargo, a pesar de contar con todos estos datos para organismos actuales, aún existen especies difíciles de identificar y definir, ya que cuentan con varios morfotipos y un amplio rango de distribución (i.e.: *Zoroaster fulgens*, ver Howell *et al.*, 2004).

Los ejemplares estudiados en esta tesis están preservados con gran detalle, no están compactados, las espinas y los pedicelarios están generalmente en posición de vida, y los caracteres de la cara abactinal y actinal pueden ser rápidamente identificados. El uso de herramientas tecnológicas avanzadas, junto con preservación de los ejemplares permitió la identificación de caracteres diagnósticos y la definición de la especie *Zoroaster marambioensis* Palópolo *et al.*, 2021.

3.2: Marco geológico

Los ejemplares aquí estudiados provienen de la Formación La Meseta, aflorante en la isla Vicecomodoro Marambio, en el sector más septentrional de la Península Antártica (Fig. 12). Se considera que la Formación La Meseta comprende depósitos de estuario influenciados por mareas y oleaje (Marensi *et al.*, 1998a; Porębski, 2000).

La Formación La Meseta alberga gran diversidad de fósiles de invertebrados y vertebrados, con concentraciones de conchillas de bivalvos y gastrópodos, y niveles con presencia de equinodermos fósiles como grupo dominante. Si bien los vertebrados marinos (teleósteos, pingüinos, mamíferos) están presentes en la formación, su abundancia y diversidad relativa es limitada con respecto a los invertebrados. Las asociaciones fósiles del Eoceno de Antártida fueron motivo de estudios sistemáticos y paleoecológicos (Feldmann y Woodburne, 1988; Stilwell y Zinsmeister, 1992; Bitner, 1996; Goin *et al.*, 1999; Hara, 2001, entre otros) y son particularmente interesantes por la presencia de comunidades fósiles con características particulares, similares a aquellas presentes en ambiente somero con anterioridad a la Revolución Marina Mesozoica.

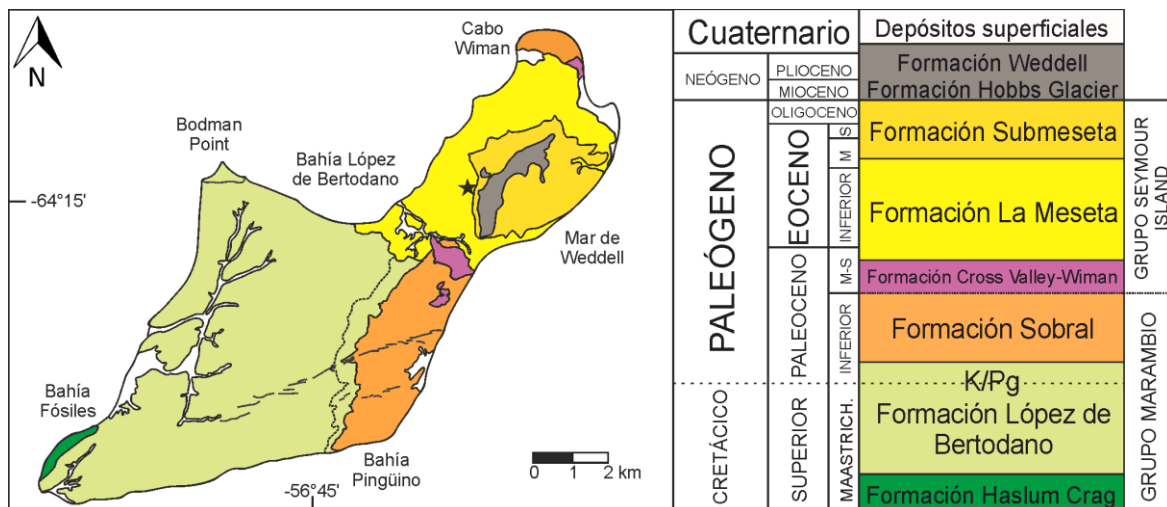


Fig. 12. Mapa geológico (A) y columna estratigráfica (B) de la isla Vicecomodoro Marambio, Antártida (modificado de Montes *et al.*, 2013). La estrella negra muestra el lugar del hallazgo. Abreviaturas: M: medio; S, superior.

Dentro de la división en seis alomiembros que establecieron Marensi *et al.* (1998a, b) para la Formación La Meseta, los ejemplares colectados provienen del alomiembro Cucullaea I. La base del alomiembro está caracterizada por areniscas y conglomerados poco cementados que contienen concentraciones de conchillas de bivalvos (principalmente las correspondientes a *Cucullaea* Lamarck) y gastrópodos, pobremente seleccionadas. Estas concentraciones suelen darse en bancos continuos, que pueden seguirse lateralmente por varios metros o como lentes de 0,5 a 1,5 metros de espesor con estratificación entrecruzada. Estos estratos se interpretan como parte del relleno de canales de marea en la parte distal de un estuario (Taylor *et al.*, 2008), con influencia de oleaje. En términos de estratigrafía secuencial, estas concentraciones también podrían interpretarse como una superficie de *ravinement* (Porebski, 2000). La edad del Alomiembro Cucullaea I es Ypresiense tardío (52,8-49,4 Ma, según dataciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en valvas de *Cucullaea* sp.; ver Ivany *et al.*, 2008). Esta edad es coincidente con estudios paleomagnéticos (Montes *et al.*, 2010), pero discrepa de las presentadas en publicaciones recientes basadas en el contenido de dinoflagelados que indicarían una edad Bartonense tardío-Priabonense (Amenábar *et al.*, 2018, 2019, 2020).

Los depósitos suprayacentes, pertenecientes a la parte media y superior del alomiembro, están dominados por facies de pelitas y areniscas finas laminadas, areniscas finas y pelitas con restos vegetales (troncos, tallos, briznas vegetales), y areniscas finas con laminación ondulítica y masivas. Este tipo de depósitos es típico de la parte distal de un

estuario dominado por procesos marinos y episodios de descarga de agua dulce y flujos hiperpícnicos (Zavala y Pan, 2018).

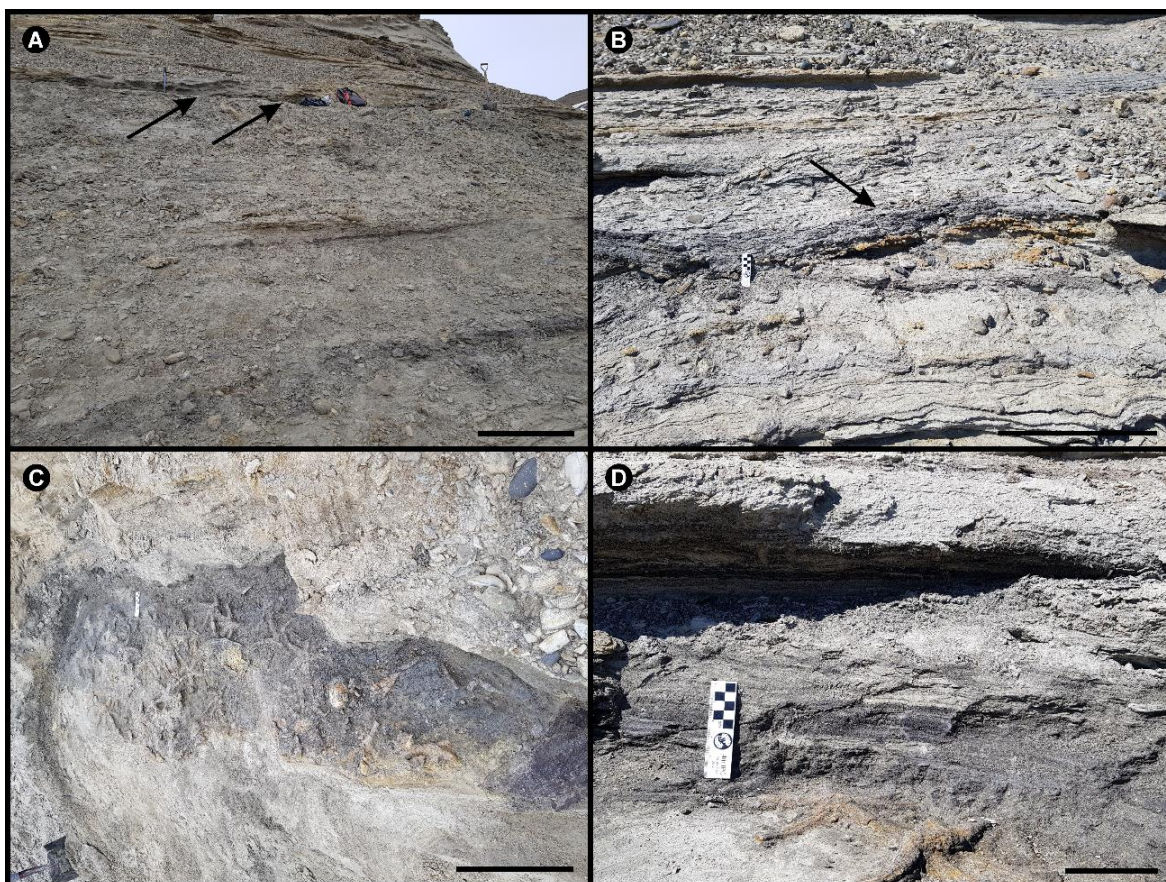


Fig. 13. Afloramiento de ejemplares de *Zoroaster* (GPS POI: S 64°14'24", W 56°40'02"). A: posición del estrato en el Alomibro Cucullaea I. B: Detalle de las estructuras sedimentarias por debajo y encima de los ejemplares hallados. C: Vista general de la paleosuperficie estudiada, con decenas de ejemplares en excelente estado de preservación. D: Vista de detalle. Obsérvese la gran proporción de material orgánico en el sedimento que se encuentra por encima de los asteroideos.

Los flujos hiperpícnicos son procesos ocasionados por corrientes de agua dulce originadas por crecidas extraordinarias de ríos que poseen una densidad mayor al cuerpo de agua donde desembocan (lacustre o marino). Suelen ser originados por sistemas fluviales con mucho sedimento en suspensión o de marcada pendiente (Varela, 2011). Los depósitos de flujos hiperpícnicos difieren de las turbiditas en que pueden durar semanas o hasta meses, dependiendo de las condiciones de drenaje del sistema fluvial involucrado, mientras que las turbiditas son eventos episódicos de horas de duración (Zavala y Arcuri, 2006; Zavala *et al.*, 2006). Existen varias características que pueden definir un ambiente afectado por descargas de flujos hiperpícnicos (Zavala y Pan, 2018), entre ellos:

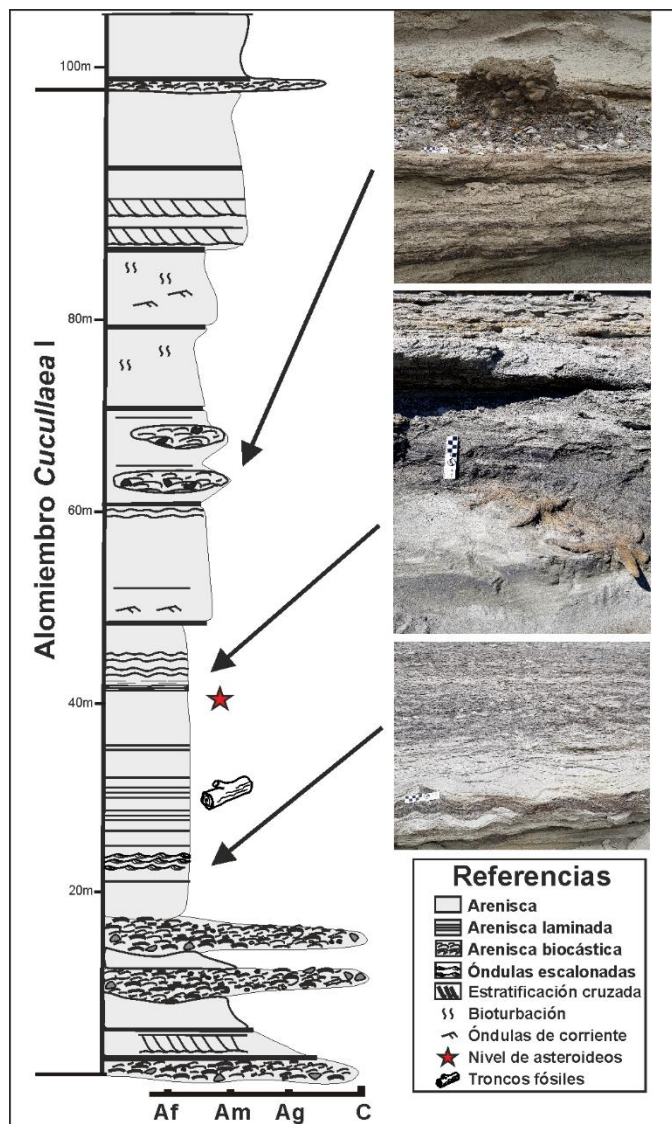


Fig. 14. Columna estratigráfica del Alomiembro *Cucullaea* I (Formación La Meseta). Abreviaturas: C, conglomerado; Af, arenisca fina; Ag, arenisca gruesa; Am, arenisca media. Escalas: 100 mm.

- El origen de los depósitos debe estar asociado directamente a una descarga fluvial, caracterizada generalmente por cambios de velocidad y concentración de sedimento en suspensión.
- Transporte de sedimento en suspensión asociado comúnmente a procesos de transporte de carga de sedimento en el fondo marino.
- Flujo turbulento de un fluido intersticial ligero (como el agua dulce), que lleva, en conjunto, material liviano en suspensión (briznas vegetales, fragmentos de hojas, tallos y troncos, etc.).

En la localidad del hallazgo (GPS POI: S 64°14'24", W 56°40'02", isla Vicecomodoro Marambio, Península Antártica), afloran niveles correspondientes a la parte superior del TELM 4 (Sadler, 1988). Corresponde a una paleosuperficie de alrededor de 20 m², que se ubica en el techo de un nivel de areniscas finas masivas con restos de asteroideos y está cubierta por areniscas finas laminadas. La laminación es paralela y milimétrica, y en su parte superior contiene abundante materia orgánica y niveles carbonosos (Fig. 14). Las observaciones realizadas concuerdan con las facies L del modelo propuesto por Zavala *et al.* (2011) para depósitos de flujos hiperpícnicos. Este tipo de ritmitas de *lofting*, que cubren el depósito con las estrellas de mar, se consideran como formados por procesos de decantación de material fino a partir de la pluma hiperpícnica en su porción más distal (Zavala *et al.*, 2012).

Probablemente las estrellas de mar hayan colonizado la porción más distal del estuario en un momento donde la salinidad era marina normal sin mayores aportes de agua dulce al sistema. En este tipo de ambiente, un aporte importante de agua dulce produce una reducción brusca de la salinidad provocando la muerte de organismos estenohalinos (como los equinodermos). El flujo hiperpícnico, entonces, primero dio lugar a un evento de mortalidad masiva de la población de estrellas de mar, seguido por el depósito de arena fina sin estructuras tractivas. La ausencia de estas estructuras sugiere acumulación a partir de la decantación del material que formaba la pluma hiperpícnica en su porción más distal.

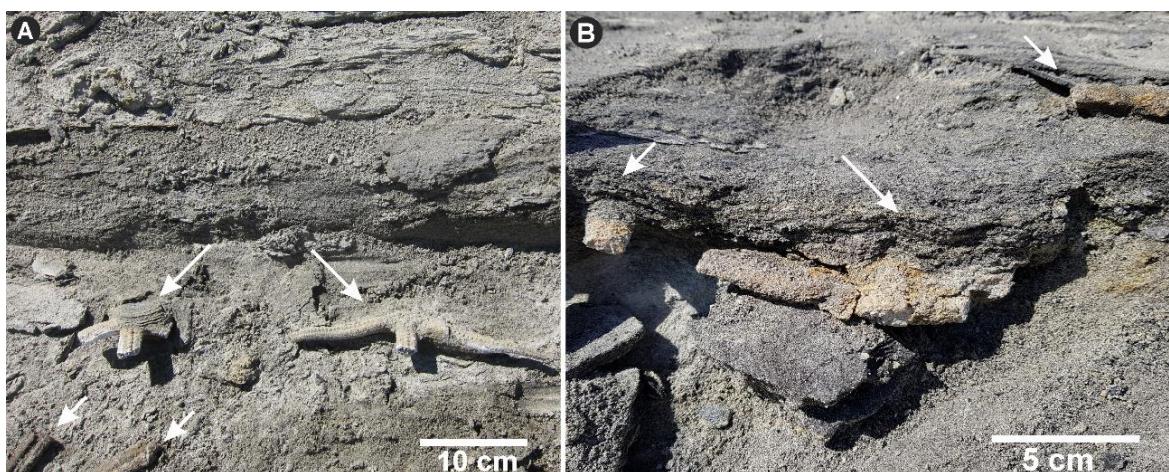


Fig. 15. Vista general del estrato que contiene los fósiles de asteroideos en su localidad tipo (GPS POI 64°14'24" S, 56°40'02" W), Alomiembro Cucullaea I, Formación La Meseta (Eoceno), en la isla Vicecomodoro Marambio, Antártida.

3.3: Materiales y métodos

Las estrellas de mar estaban parcial o casi totalmente completas en el afloramiento (Fig. 15), pero al retirarlas y transportarlas, se rompieron en fragmentos o se desarticularon parcialmente debido a la fragilidad de sus estructuras esqueléticas. Se analizaron aproximadamente 250 fragmentos, de los cuales aproximadamente unos 40 fueron utilizados para la descripción e ilustración. Los materiales fueron lavados con agua y solución jabonosa, cepillados y secados a temperatura ambiente, sin requerir ningún otro método de preparación para remover el sedimento circundante. Se intentaron remover los granos de sedimento de los surcos de la placa madreporica mediante ultrasonido, sin éxito.

3.3.1: Fotografía, microscopía óptica e ilustración digital

Los asteroideos de la Formación La Meseta (IAA-Pi-373 A-R) fueron fotografiados en su cara oral y aboral con ayuda de un soporte vertical, utilizando una cámara marca Nikon® D40X, sin tratamiento previo. Aquellos ejemplares que necesitaban de una mayor precisión fueron observados y fotografiados bajo lupa binocular Nikon® SMZ800 con cámara Zeiss® AxioCam105 Color integrada, y Celestron® Handheld Digital Microscope PRO (imágenes procesadas con el software Celestron® MicroCapture Pro, v. 2.4.1; Celestron LLC, 2021). De esta manera se consiguió fotografiar estructuras como la forma y disposición de los osículos del disco y los brazos, el madreporito y las espinas primarias.

Adicionalmente, los fragmentos IAA-Pi-373-G, IAA-Pi-373-M e IAA-Pi-373-N fueron observados con Microscopio Electrónico de Barrido marca Zeiss®, modelo Evo MA 15, bajo presión variable. Mediante esta técnica se pudieron analizar y observar la disposición de espinas primarias y secundarias en los canales ambulacrales, la forma y estructura del osículo terminal de los brazos, la disposición de los osículos más distales de los brazos y la distribución de los poros papulares y pedicelarios.

Las imágenes obtenidas mediante los métodos mencionados, fueron procesadas con Corel Draw X8. Utilizando las herramientas de ilustración digital del programa, se realizaron los siguientes diagramas para facilitar la interpretación de las estructuras:

- IAA-Pi-373 B: ilustración de la superficie actinal del disco.

- IAA-Pi-373-H e IAA-373-Q1: diagrama de la sección transversal del brazo en su tercio proximal.
- IAA-Pi-373-E: proyección en el plano de la forma y distribución de los osículos en la porción media de un brazo.

3.3.2: Microtomografía computarizada (MicroCT) y visualización 3D

Con los materiales correspondientes a los ejemplares IAA-Pi-373-D, IAA-Pi-373-E e IAA-Pi-373-G, se procedió al estudio mediante microtomografía computarizada, segmentación digital y renderización 3D de las estructuras.

La microtomografía computarizada es una técnica no destructiva de obtención de imágenes mediante rayos X, que permite generar un modelo 3D computarizado de un objeto (Abel *et al.*, 2012). Este tipo de análisis, que permite preparación y visualización digital de los fósiles, permite el estudio con gran detalle de las estructuras frágiles internas y externas de un fósil, aunque sea imposible separarlo totalmente de la roca.

Esta técnica fue utilizada por varios autores para el estudio detallado de estructuras 3D en equinodermos actuales y fósiles que, de otra manera, sería imposible de realizar sin dañar el material (Dominguez *et al.*, 2002; Rahman y Clausen, 2009; Rahman y Zamora, 2009; Zamora *et al.*, 2012; Ziegler *et al.*, 2012). Ziegler (2012) señaló la importancia del uso de microtomografías para el estudio de estructuras frágiles en crinoideos, asteroideos y ofiuroides, ya que la sistemática de estas clases se basa sobre caracteres esqueléticos y, mediante esta técnica, se pueden agregar muchos caracteres a las matrices morfológicas ya existentes. En algunos casos, la microtomografía y la segmentación digital permiten estudiar tejidos blandos preservados en organismos fósiles, siempre y cuando estén total o parcialmente preservados en 3D, como es el caso del sistema vascular acuífero de los ofiuroides estudiados por Clark *et al.* (2017).

Sutton *et al.* (2014) introdujeron el término “paleontología virtual” (‘virtual paleontology’) para referirse al estudio de los fósiles mediante su reconstrucción y visualización virtual en 3D. La paleontología virtual no sólo incluye el uso de microtomografías para la realización de modelos 3D, sino también fotogrametría, escaneos láser de superficie, resonancia magnética, nanotomografía con sincrotrón y microtomografía por haz de electrones (Sutton *et al.*, 2017). La elección de cada método depende del tamaño

y la naturaleza del material, así como de las preguntas de investigación a resolver (Abel *et al.*, 2012; Sutton *et al.*, 2017).

La microtomografía permite obtener información detallada de los tejidos duros preservados en los fósiles, principalmente cuando estas estructuras tienen distinta composición que el sedimento que lo rodea (Abel *et al.*, 2012; Ziegler, 2012; Clark *et al.*, 2017). Para ello se necesita acceso a un tomógrafo de uso clínico (en el caso de los restos de mayor tamaño) o microtomógrafo (para fósiles pequeños o que necesiten mayor resolución), y una computadora para procesar las imágenes.

En el caso de los asteroideos de la Formación La Meseta, se eligió el uso de microtomografía computarizada, dado que los osículos de los ejemplares escaneados no presentaban recristalización ni reemplazo, y mostraban una composición totalmente diferente al sedimento silicoclástico circundante. Los análisis fueron realizados en el Laboratorio de Química Analítica de YPF Tecnología.

Se utilizó el microtomógrafo marca MicroCT Bruker SkyScan 1173, que cuenta con tres componentes:

- (i) una fuente de rayos X (Hamamatsu 130/300), que genera un cono de rayos que bombardean al fósil.
- (ii) una plataforma giratoria donde se colocan los ejemplares a analizar (Tamaño máximo 15 cm de alto por 12 cm de ancho).
- (iii) un panel de detección de 2000x2000 píxeles, que recolecta la información de los rayos X que atravesaron el fósil, mediante proyecciones 2D (imágenes radiográficas en distintos ángulos de rotación del fósil).

Para la correcta obtención de la información, se calibró el microtomógrafo con los siguientes parámetros: voltaje: 110 kV; intensidad de corriente: 72 μ A; filtro: Al (1.0 mm); tamaño de píxel: 50 μ m; espaciado entre cortes: 50 μ m; ángulo de rotación entre radiogramas: 0,4°; exposición (ms): 350.

La reconstrucción de las imágenes y obtención de los tomogramas se realizó con el software Nrecon®, v. 1.6.9.8 (Filtros: Haming, corrección de endurecimiento de haz de rayos

X o ‘*Beam Hardening*’: 10%, corrección del efecto de haz cónico o ‘*Cone-beam Angle*’: 17.544950°). Se recuperaron un total de 1.086, 1.098 y 1.111 cortes de los ejemplares IAA-Pi-373-E, IAA-Pi-373-D e IAA-Pi-373-G, respectivamente. Estas imágenes fueron almacenadas en formato TIFF y posteriormente transformadas en archivos de mapa de bits (.bmp) en escala de grises de 16 bits con el software Image J versión 1.52a (Schneider *et al.*, 2012).

La segmentación digital de las imágenes y renderización 3D de los materiales analizados se llevó a cabo con los programas 3D Slicer 4.8.1 (Fedorov *et al.*, 2012) y Drishti 2.6.3 (Limaye, 2012), obteniéndose tres videos y varias imágenes de la reconstrucción digital de los fósiles en las que se pueden observar estructuras internas de la zona de la cavidad oral.

Todo el proceso de segmentación digital y obtención de modelos 3D se realizó en una computadora portátil con Procesador Intel® Core i5-7200 2.70GHz, de 8GB de memoria RAM y tarjeta gráfica NVIDIA® GeForce MX110, de 2GB de memoria RAM dedicada.

3.3.3: PAUP y análisis filogenético

Luego de la lectura de las descripciones originales de las especies de la familia (Alcock, 1893; Ludwig, 1905; Fisher, 1905, 1906, 1916, 1919, 1928; Clark, 1913, 1916, 1920; Clark y Downey, 1992; Esteban-Vasquez, 2018), y utilizando la matriz de Palópolo *et al.*, (2021b), que agregaron nueve caracteres importantes para la identificación a nivel específico y para definir a *Zoroaster marambioensis* se realizó un análisis filogenético.

El análisis filogenético de la familia Zoroasteridae se realizó para poder determinar la posición de la nueva especie del género *Zoroaster* descrita por Palópolo *et al.* (2021b). Para ello se recurrió al análisis previo de la matriz utilizada por Mah (2007) para determinar la filogenia y evolución de la familia que cuenta con 24 taxones y 70 caracteres.

Se encontraron ciertas inconsistencias en la matriz de datos, las cuales son mencionadas y discutidas en la publicación de Palópolo *et al.* (2021b). Sin embargo, se consideró que cambiar la configuración de los caracteres requeriría una revisión exhaustiva de todos los materiales existentes de la familia a nivel mundial, lo cual escapa al objetivo de esta tesis. En consecuencia, se decidió incluir la nueva especie, *Zoroaster marambioensis*, a la matriz preexistente, dejando como caracteres no definidos (?) aquellos asociados al tejido

blando o no observable en el material estudiado. También se agregaron nueve caracteres que se consideran importantes para la diferenciación de especies dentro de *Zoroaster*. La matriz analizada en este trabajo cuenta, entonces, con 25 taxones y 79 caracteres. Los estados de los nuevos caracteres se establecieron de acuerdo con las descripciones originales de las especies y las subsecuentes modificaciones a las mismas.

Los datos fueron ingresados a la matriz manualmente utilizando el software Mesquite versión 3.61 (Maddison y Maddison, 2019). La matriz se exportó a TNT versión 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016) y PAUP versión de prueba 4.0a167 (Swofford, 2003).

Se procedió a la búsqueda heurística en ambos programas, siguiendo los mismos parámetros que describió Mah (2007). Se obtuvieron siete árboles más parsimoniosos en ambos softwares. Se calculó el árbol de consenso estricto y se estimó el soporte de las ramas por índices de Bootstrap y Jackknife, sin definir raíz de los árboles, con caracteres no ordenados. Se realizaron 1.000 réplicas en ambos casos, los caracteres no definidos (?) se trataron como perdidos y los caracteres multiestado se trataron como “inciertos”. Además, con el programa TNT se calculó el soporte de Bremer para los siete árboles más parsimoniosos y el de consenso.

En cada caso, se obtuvieron los índices de retención, consistencia y homoplasia para cada árbol más parsimonioso, el árbol de consenso y los árboles retenidos del análisis de Jackknife y Bootstrap.

La terminología para la descripción de los caracteres morfológicos fue tomada de Hayashi (1943, 1961); Blake y Zinsmeister (1979, 1988); Blake y Aronson (1998); Blake (1987); Blake y Hotchkiss (2004); Mah (2007); Mooi y David (2000); Sumida *et al.* (2001); Howell *et al.* (2004); Mah y Blake (2012); y Fau y Villier (2018). La clasificación sistemática dentro de la familia sigue el esquema de Spencer y Wright (1966); Blake (1987); y Mah (2007).

3.4: Paleontología sistemática

Clase Asteroidea de Blainville, 1830
Superorden Forcipulatacea Blake, 1987
Orden Forcipulatida Perrier, 1884
Familia Zoroasteridae Sladen, 1889
Género *Zoroaster* Thomson, 1873

Especie tipo: *Zoroaster fulgens* Wyville Thomson, 1873

Biocrón: Eoceno – Reciente

Distribución geográfica: océanos Pacífico, Atlántico e Índico.

Zoroaster marambioensis Palópolo *et al.*, 2021

Figs. 26-31

1979 *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson, 1873; Blake y Zinsmeister 1979: 1151-1152, pl. 2:1-11.

1988 *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson, 1873; Blake y Zinsmeister, 1988: 495, figs. 3:7-10, 4:1-4.

1998 *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson, 1873; Blake y Aronson, 1998: 345.

Etimología: en referencia al sitio de descubrimiento, la isla Vicecomodoro Marambio, en la Península Antártica.

Holotipo: IAA-P-373-A. Un ejemplar completo compuesto por cinco fragmentos.

Paratipos: IAA-P-373-B a K. Diez ejemplares incompletos, entre ellos, cuatro con discos y brazos incompletos, tres con disco completo y brazos preservados en parte, y tres brazos casi completos, sin disco preservado.

Localidad tipo: GPS POI: S 64°14'24", W 56°40'02", isla Vicecomodoro Marambio, Antártida.

Rango estratigráfico y geográfico: isla Vicecomodoro Marambio, Antártida (GPS POI: S 64°14'24"; W 56°40'02"). Eoceno Medio, Alomiembro Cucullaea I, Formación La Meseta.

Materiales utilizados en la descripción: ocho especímenes incompletos (IAA-Pi-373-A a IAA-Pi-373-H), uno con disco completo y brazos fragmentados en el último tramo distal, y siete con brazos y disco parcialmente preservados. Además, se utilizaron otros 20 fragmentos

para la descripción e ilustración de caracteres diagnósticos. Todos ellos preservan la morfología de los osículos en detalle y las espinas primarias y secundarias. Pedicelarios frecuentemente preservados. Existen otros fragmentos más pequeños y moderadamente bien preservados, con etiqueta IAA-Pi-373, sin otra identificación específica.

Diagnosis: Placa central del disco (centrodorsal) grande, lobulada, aplanada en sentido abactinal o suavemente deprimida. Anillo central primario compuesto por radiales agrandados, lobulados y globosos, intercalando con interradales poligonales y aplanados (Fig. 17B; 19A; 21C, F, G). Placas abactinales pequeñas y aplanadas entre los osículos radiales del disco y la placa central, y entre el anillo central primario y los osículos marginales (Fig. 16A, C, K; 17B, H). Las espinas primarias sólo están presentes en los osículos radiales del disco. Los interradales, centrales y marginales no presentan espinas primarias ni estructuras asociadas. Marginales hexagonales, con una espina primaria cada dos osículos marginales en la zona proximal de cada brazo, pero sin espinas primarias en el tercio distal de los mismos (Fig. 16A). Cuatro a cinco hileras de osículos actinolaterales en la zona de los brazos más cercana al disco. La primera fila de actinolaterales (la que está en contacto con los marginales) con forma poligonal, sin espinas primarias. Esta fila se extiende distalmente hasta el área entre los dos marginales más distales, cercanos al osículo terminal de los brazos (Figs. 17F; 18B-D; 20A-B). Armadura oral conspicua (Fig. 20E) con una a tres espinas primarias y una o dos espinas secundarias por cada adambulacral carinado. Uno o dos pedicelarios grandes y dos a tres pedicelarios pequeños asociados a cada adambulacral carinado (Fig. 18K-L). Surco bien desarrollado, largo y curvado en cada osículo ambulacral, observable en vista actinal (Figs. 16B, O; 18H).

Osículos terminales grandes, con forma de medialuna, más anchos que largos, con una gran muesca en la cara actinal (Fig. 20A-B). Espinas primarias en osículos carinales cortas y romas, en osículos actinolaterales largas y puntiagudas. Espinas secundarias romas en superficie abactinal y agudas en superficie actinal. Los caracteres que se utilizan para la distinción de especies dentro de los zoroastéridos se resumen en la Tabla 2, incorporando también los datos diagnósticos para *Zoroaster marambioensis*.

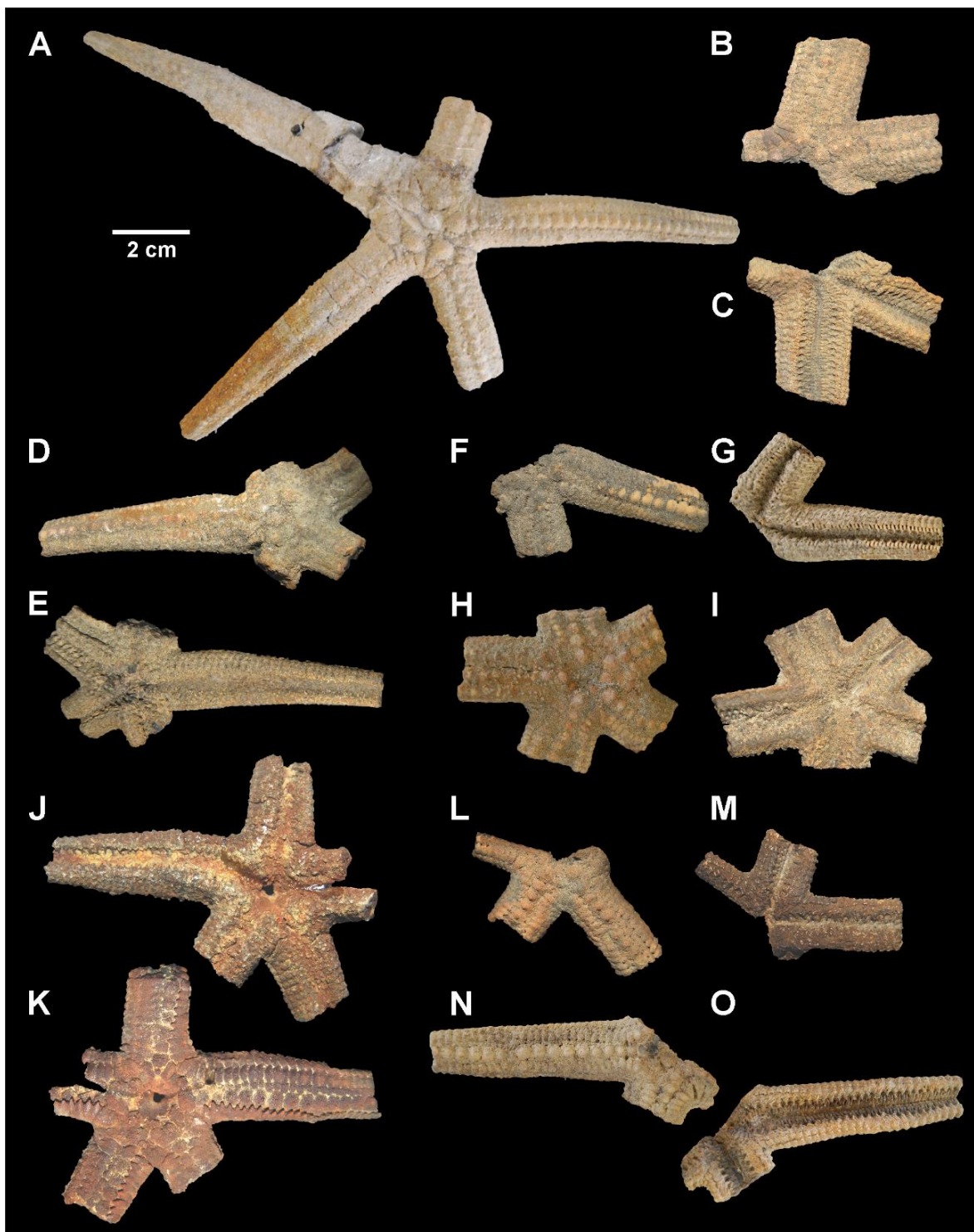


Fig. 16. *Zoroaster marambioensis*, Formación La Meseta, Eoceno de la isla Vicecomodoro Marambio. A. IAA-Pi-373-A, imagen general de la superficie abactinal. B-H. Vista general de los fragmentos estudiados en superficie abactinal y actinal. B-C: IAAPi-373-B; D-E: IAA-Pi-373-C; F-G: IAA-Pi-373-D; H-I: IAA-Pi-373-E; J-K: IAA-Pi-373-F; L-M: IAA-Pi-373-G; N-O: IAA-Pi-373-H.

Descripción: Cinco rayos, radio mayor (R): 103-150 mm, radio menor (r): 15-18 mm, relación entre radios (R/r): 6,87-8,33, ancho de la base de cada brazo: 13 mm. Las dieciocho primeras placas marginales se corresponden con 10 placas marginales en la zona más cercana al disco (Figs. 16K, L, N; 21F). Brazos largos, angostos, que se estrechan en su zona distal (Fig. 16A, D). Sección transversal de los brazos subcilíndrica. (Figs. 18D; 19B-C). La totalidad del cuerpo cubierto principalmente de espinas secundarias (Fig. 16).

Disco pequeño, suavemente elevado, ángulos interbraquiales agudos. Superficie abactinal del disco conformada por un osículo central (centrodorsal) rodeado de un anillo primario (cinco placas radiales y cinco placas interradales), una placa madreporica (madreporito), osículos marginales levemente modificados y un número variable de osículos abactinales pequeños (Figs. 17B; 19A; 21F). Osículo central (centrodorsal), si está preservado *in situ*, aplanado o suavemente deprimido (este último carácter podría ser a causa de procesos tafonómicos). Radiales agrandados, globosos, poco lobulados, con una única espina primaria central. Interradales de forma poligonal, más pequeños y aplanados, cubiertos de espinas secundarias, intercalando con los radiales (Figs. 17B; 19A). Los osículos radiales se sobrepone a los interradales (Fig. 21C, G). Placa madreporica relativamente pequeña, aproximadamente de la mitad del tamaño de los interradales, circular, un tanto elevada, con múltiples canales y poros radiando desde el centro de la misma (Figs. 16C; 17I-J), nunca fusionada al osículo interradales adyacente (Fig. 19A), rodeada de espinas secundarias y placas basales de pedicelarios (con forma de copa). Placas marginales en los ángulos interbraquiales elevadas, de mayor tamaño y forma triangular, separadas de los radiales por osículos adradiales modificados, pequeños, irregulares, que se visualizan por debajo de las otras estructuras (Figs. 16A, C, K; 17B, H). Estructuras del disco articuladas de manera que dejan grandes espacios para la salida de estructuras papulares. Brazos fragmentados o casi completos, articulados al disco en la mayoría de los casos.

Placas del brazo con lóbulos proximales y distales como superficies de articulación entre ellas, en la mayoría de los casos. Poros papulares entre límites de placas, relativamente grandes en la zona proximal del brazo, achicándose hacia la zona distal (Fig. 17D, G). Osículos organizados tanto en filas longitudinales como transversales, siempre bien definidas (Figs. 17D-E; 21).

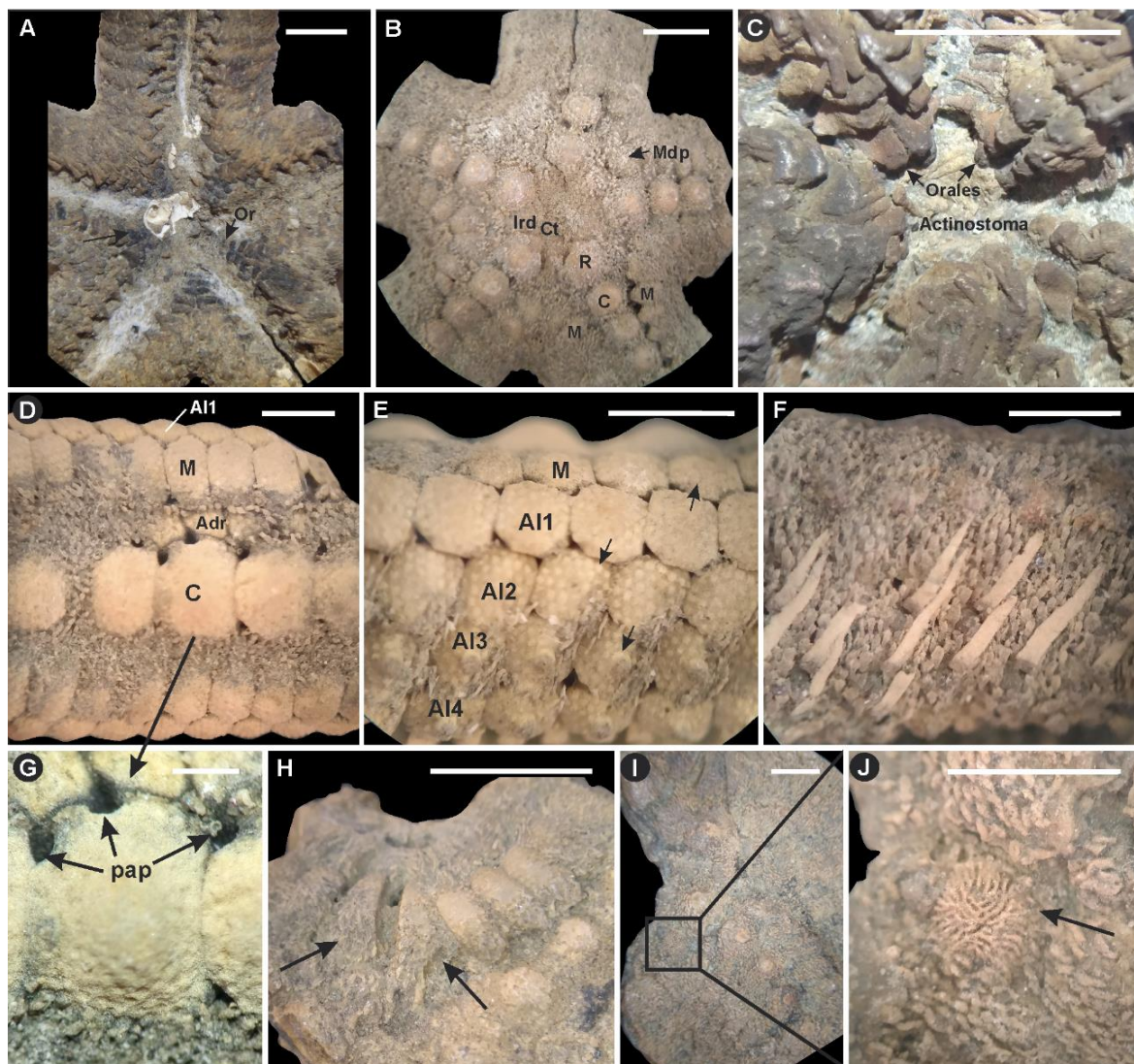


Fig. 17. *Zoroaster marambioensis*, Formación La Meseta, Eoceno de la isla Vicecomodoro Marambio. A-B: IAA-Pi-373-B, en vistas actinal (A) y abactinal (B), la flecha señala una conchilla de gasterópodo en una posición cercana al peristoma, parcialmente adherido a los oscúlos orales en vista actinal. C: IAA-Pi-373-M en vista actinal, se observa la depresión oral (mediante la cual se puede inferir la posición del actinostoma), y los oscúlos orales. D-G: IAA-Pi-373-E, detalle de las estructuras de los brazos. D: vista abactinal, donde se aprecian las distintas hileras de oscúlos. E: vista lateral de una parte desnuda de un brazo (las flechas indican las marcas de inserción de las espinas primarias y secundarias en los oscúlos marginales y actinolaterales). F: vista lateral de la parte proximal de un brazo, mostrando el número y la disposición de las espinas primarias y secundarias. G: vista de detalle de un oscúlo carinal, forma, estructura y posición de los orificios papulares. H: IAA-Pi-373-I, zona interbraquial del disco en vista abactinal, las flechas muestran los oscúlos marginales modificados, de forma subtriangular. I-J: IAA-Pi-373-C. I: Posición de la placa madreporica en un fragmento del disco. J: imagen detallada del madreporite y sus estructuras asociadas (flecha). Referencias: Adr, adradial; Al, actinolateral; C, carinal; Ct, central; Ird, interrredial; M, marginal; R, radial.



Fig. 18. *Zoroaster marambioensis*, Formación La Meseta, Eoceno de la isla Vicecomodoro Marambio. A-B: IAA-Pi-373-K, vistas abactinal (A) y actinal (B) de la zona distal de un brazo en regeneración, nótese la diferencia de tamaño en los osículos, y la placa terminal pequeña e inconspicua. C-D: IAA-Pi-373-N, vistas abactinal (C) y actinal (D) de la punta de un brazo. E-F: IAA-Pi-373-L, punta de un brazo en proceso de regeneración, en vistas abactinal (E) y actinal (F), mostrando osículos pequeños con organización caótica en la superficie abactinal. G: IAA-Pi-373-Q1, sección transversal de un brazo parcialmente deformado por cuestiones tafonómicas. H: IAA-Pi373-Q4, vista actinal de la parte media-distal de un brazo, donde se puede apreciar cómo la tercera fila de actinolaterales se reduce hacia la zona distal del mismo (flechas). I: IAA-Pi-373-E, poro popular en vista de detalle, con una placa basal de un pedicelario pequeño asociada (flecha). J: IAA-Pi-373-E, valvas de pedicelarios pequeños (flecha) asociadas a un osículo adambulcral no carinado. K-L: IAA-Pi-373-R, vistas inclinadas de brazos, mostrando estructuras lábiles en posición de vida; las flechas muestran el surco ambulacral con un pedicelario grande y tres pequeños (K) y tres pedicelarios grandes asociados a adambulacrales (L).

Carinales grandes, subcirculares a hexagonales, levemente lobulados (Fig. 17G), elongados transversalmente en la parte proximal, equidimensionales o longitudinalmente alargados en la zona distal. Cada osículo carinal solapa a los adradiales adyacentes y al carinal más proximal (Figs. 17D; 21C, F). Una única espina corta y roma en el centro de cada osículo carinal, ubicada en una protuberancia central del mismo (Figs. 16A; 18G; 19C).

Adradiales bien desarrollados, conspicuos, en una única serie, a ambos lados de los carinales, moderadamente deprimidos, cubiertos por espinas secundarias. Osículos adradiales hexagonales, equidimensionales o, algunas veces, elongados transversalmente,

parcialmente solapados por marginales y carinales (Figs. 17D; 19B-D; 21C, F-G).

Una única serie de osículos marginales (Figs. 16; 21), hexagonales, dos veces más anchos que largos. Poseen una espina primaria cada dos osículos marginales en la zona proximal, pero carecen de ellas en la zona distal del brazo (Fig. 16A). La serie de osículos marginales se superpone a los adradiales, pero no a los actinolaterales, como ocurre en otras especies (Figs. 17E; 19B-D; 21C, F-G).

Actinolaterales poligonales o subtriangulares, organizados proximalmente en cuatro o cinco hileras, que se reducen a tres series en la primera mitad del brazo y a una única fila en la zona más cercana a la punta del brazo (Figs. 17E-F; 19B-D; 21A-B). La hilera superior (más abactinal) de actinolaterales, es diferente a las demás, estando integrada por osículos poligonales a equidimensionales, sin espinas, de menor tamaño que los marginales, articuladas de manera alternada con la fila de marginales (Figs. 17E-F; 21C). Esta fila de osículos no articula con el osículo terminal (por eso no es considerada como una segunda hilera marginal), aunque el osículo actinolateral más distal está articulado con el último marginal en la punta del brazo (Fig. 20B). Las siguientes tres series de osículos actinolaterales, hacia la superficie actinal, son poligonales a cuadrangulares y llevan una espina central larga, puntiaguda y aplanada en sentido adradial, direccionada hacia arriba y hacia la zona proximal del brazo, por lo general están adpresas y articulan con una protuberancia central en cada placa (Fig. 17E-F).

Placas adambulacrales alternando formas carinadas y no carinadas (Figs. 16B, G; 18H, J; 21I). Las placas adambulacrales carinadas poseen una serie transversal de espinas cilíndricas robustas (Fig. 21B, E). Las placas adambulacrales no carinadas se oponen a placas carinadas a ambos lados del canal ambulacral (Fig. 21A, E). Una a tres espinas presentes en cada placa adambulacral carinada, preservadas en posición de vida o desarticuladas, pero cerca de su posición en vida. Uno o dos pedicelarios grandes ($>0,75$ mm), dos o tres pedicelarios pequeños ($<0,75$ mm), o sus placas basales en forma de copa, y una o dos espinas secundarias asociadas a cada adambulacral carinado (Figs. 18K-L; 21E).

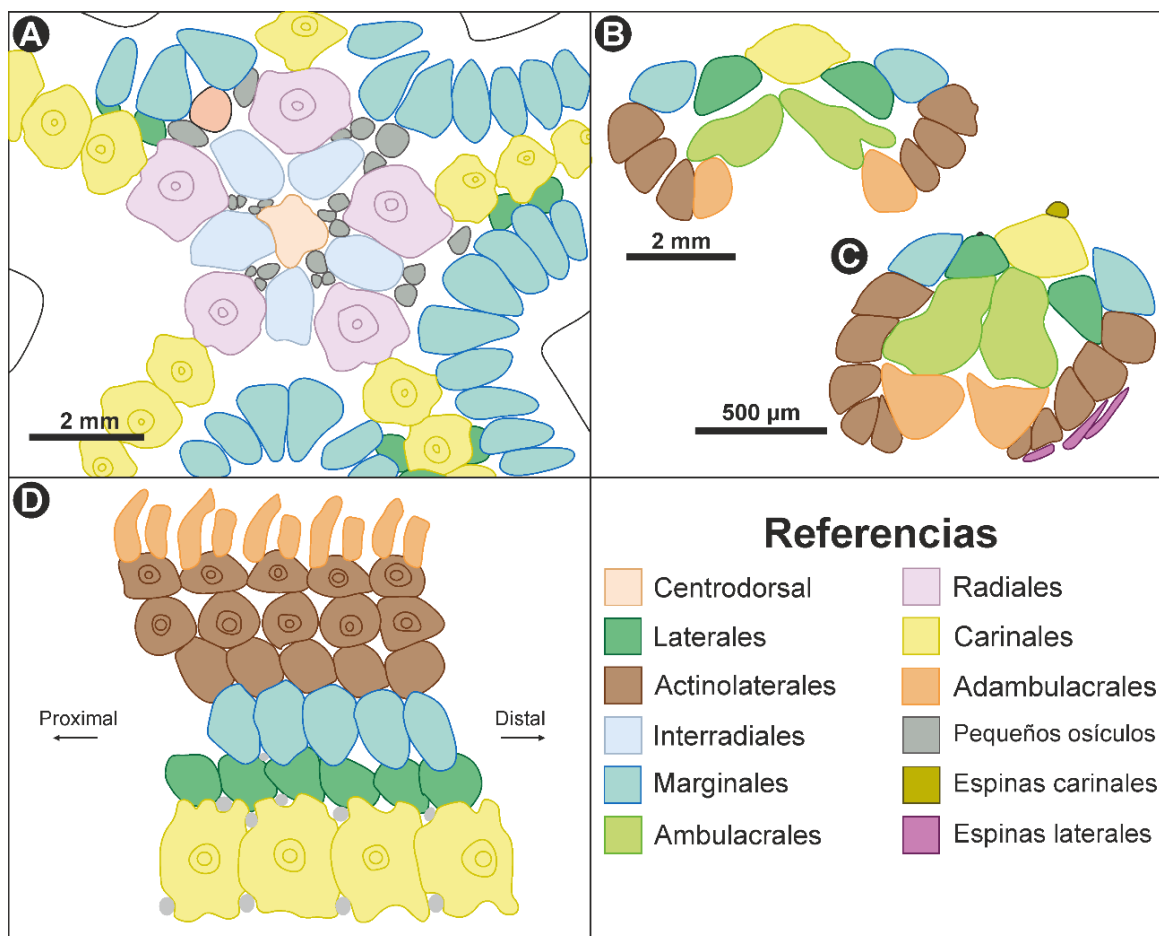


Fig. 19. *Zoroaster marambioensis*, Formación La Meseta, Eoceno de la isla Vicecomodoro Marambio. Diagramas de disposición de las placas del disco y los brazos. Nótese en los esquemas la presencia de una única hilera de osículos marginales. A: IAA-Pi-373-B, vista abactinal del disco. B: IAA-Pi-373-H, corte transversal del brazo. C: IAA-Pi-373-Q1, sección transversal del brazo, parcialmente deformado por compactación. D. Forma y posición de las filas de osículos de un brazo proyectadas sobre el plano (este esquema no fue realizado a escala).

Ambulacrales comprimidos, elevados, cuadrangulares, con forma de bloque, orientados hacia el centro del surco ambulacral, con un surco largo y bien definido en vista actinal (Figs. 16B, O; 18H, K). Cuatro filas de poros para la salida de pies ambulacrales, en la parte proximal del brazo, siendo reducidos a dos hileras en la zona distal del mismo. Superambulacrales no observados, aparentemente reducidos o ausentes.

Osículos terminales, cuando están preservados, grandes con forma de medialuna, 1,5 veces más anchos que largos (Figs. 18C-D; 20A-B). En su superficie abactinal, poseen dos lóbulos donde articulan con los últimos osículos marginales, y una muesca donde se ubica el osículo carinal más distal (Fig. 20A). En vista actinal, presentan una depresión de forma

ovalada, donde articula el último par de ambulacrales (Fig. 20B). El estereoma de la placa terminal se encuentra muy bien preservado en su superficie actinal (conservando la estructura 3D intacta, con trabéculas calcíticas regulares), mientras que en vista abactinal las estructuras se encuentran alteradas, fracturadas y parcialmente disueltas (Fig. 20C-D).

Espinas primarias y secundarias en posición de vida, con base maciza, en osículos adambulacrales, actinolaterales, marginales y carinales. Espinas secundarias organizadas en grupos alrededor de la base de espinas primarias en los osículos carinales y estrechamente espaciadas en las otras placas de la superficie actinal y abactinal. En caso de no estar preservadas, la posición de las espinas secundarias puede inferirse por la presencia de marcas circulares en los osículos (Figs. 16F, K-L, N; 17D-E). Dos tipos de espinas secundarias presentes; aquellas de la superficie actinal son más largas y puntiagudas que las de la superficie abactinal, que poseen generalmente punta roma (Figs. 16K-L; 18G, J-L). Pedicelarios rectos, de 200-600 μm de longitud, compuestos de una placa basal semicircular y dos valvas alargadas, mucho más abundantes en la superficie actinal que en la abactinal (esto puede inferirse tanto por la cantidad de pedicelarios completos como por la presencia de placas basales sin valvas asociadas).

Superficie actinal del disco preservada en detalle, con actinostoma muy hundido, ubicado en una cavidad central (Figs. 17B; 21E). Área oral delimitada por un par de osículos adambulacrales por cada brazo, articulados con placas orales diminutas (Figs. 17A, C; 21E). Cada osículo oral presenta dos espinas orales (Fig. 21D).

Comentarios. — Las muestras estudiadas pueden ser asignadas con certeza al género *Zoroaster* teniendo en cuenta los caracteres del disco central (placas del disco poco lobuladas, placas del disco continuas con aquellas de los brazos, aunque más grandes; Figs. 16A, 17B, 19A, 20F), osículos imbricados entre sí (Figs. 16, 21) formando hileras transversales y longitudinales conspicuas (Figs. 17D-G, 21A-C), marginales de tamaño constante a lo largo de los brazos (Figs. 18A, 19D, 21F), numerosas espinas secundarias cubriendo la superficie actinal y abactinal del organismo (Figs. 17, 18K-L), placas adambulacrales carinadas y no carinadas alternantes (Figs. 18H) y orificios para la salida de los podios organizados en cuatro series en la zona proximal y en dos series en la zona distal.

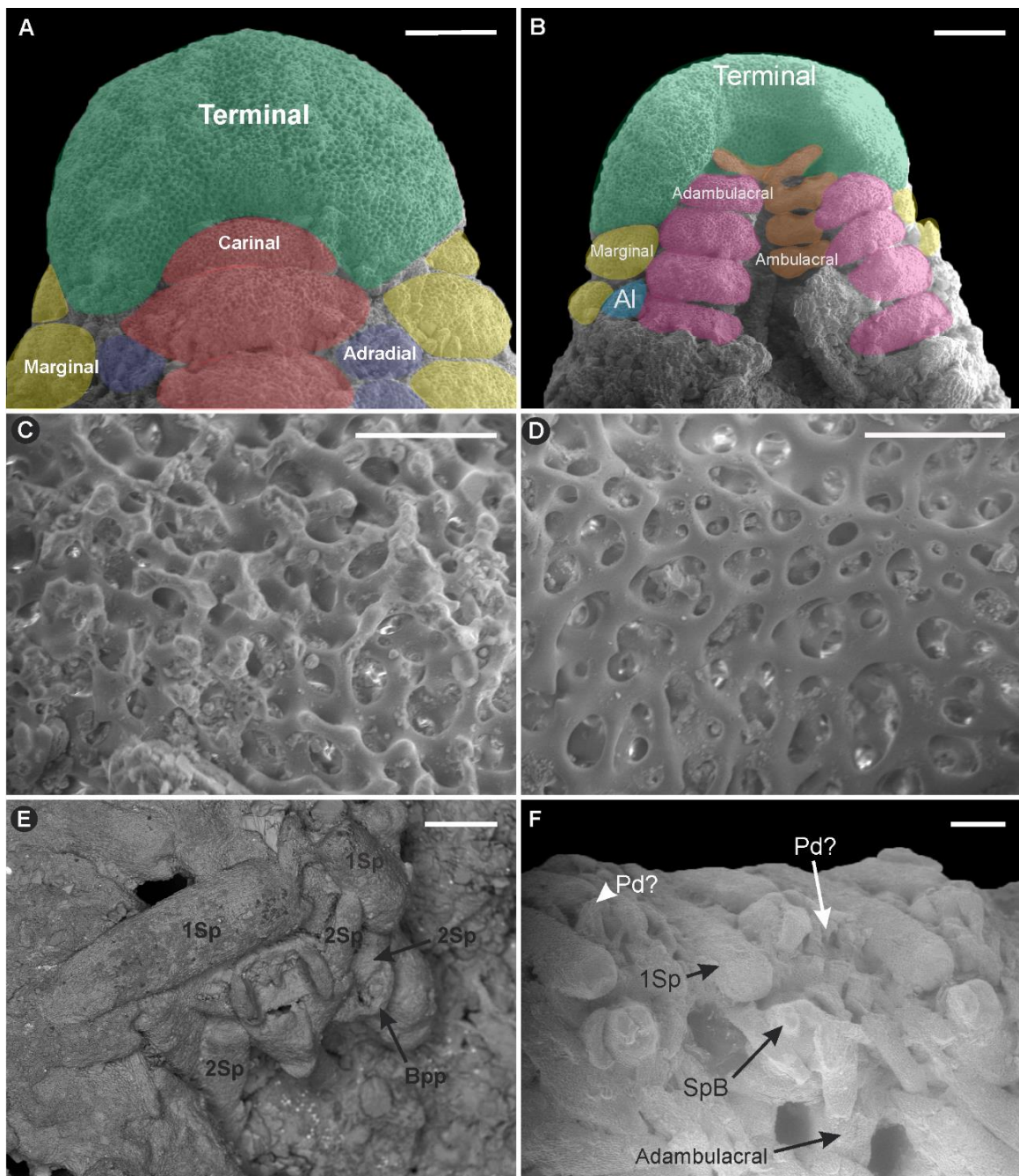


Fig. 20. *Zoroaster marambioensis*, Formación La Meseta, Eoceno de la isla Vicecomodoro Marambio. A-D: IAA-Pi-373-N, imágenes obtenidas bajo Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) de la zona distal del brazo en vistas abactinal (A) y actinal (B); detalle de la estructura del estereoma del osculo terminal en superficie abactinal (C) y actinal (D), respectivamente; se pueden observar marcas de tipo “pitting” en superficie abactinal, mientras que la superficie actinal permanece sin alteraciones. E-F. IAAPi-373-G; detalle de la posición y distribución de las espinas primarias, espinas secundarias y pedicelarios en vista inclinada (E) y en vista lateral (donde se aprecia la presencia de espinas y pedicelarios asociados a osculos actinolaterales (F)). Referencias: 1Sp, espina primaria; 2Sp, espina secundaria; Pd?: estructuras asignadas a valvas de pedicelarios; SpB: base de una espina primaria; Bpp: placa basal de un pedicelario (las valvas no están presentes en este caso).

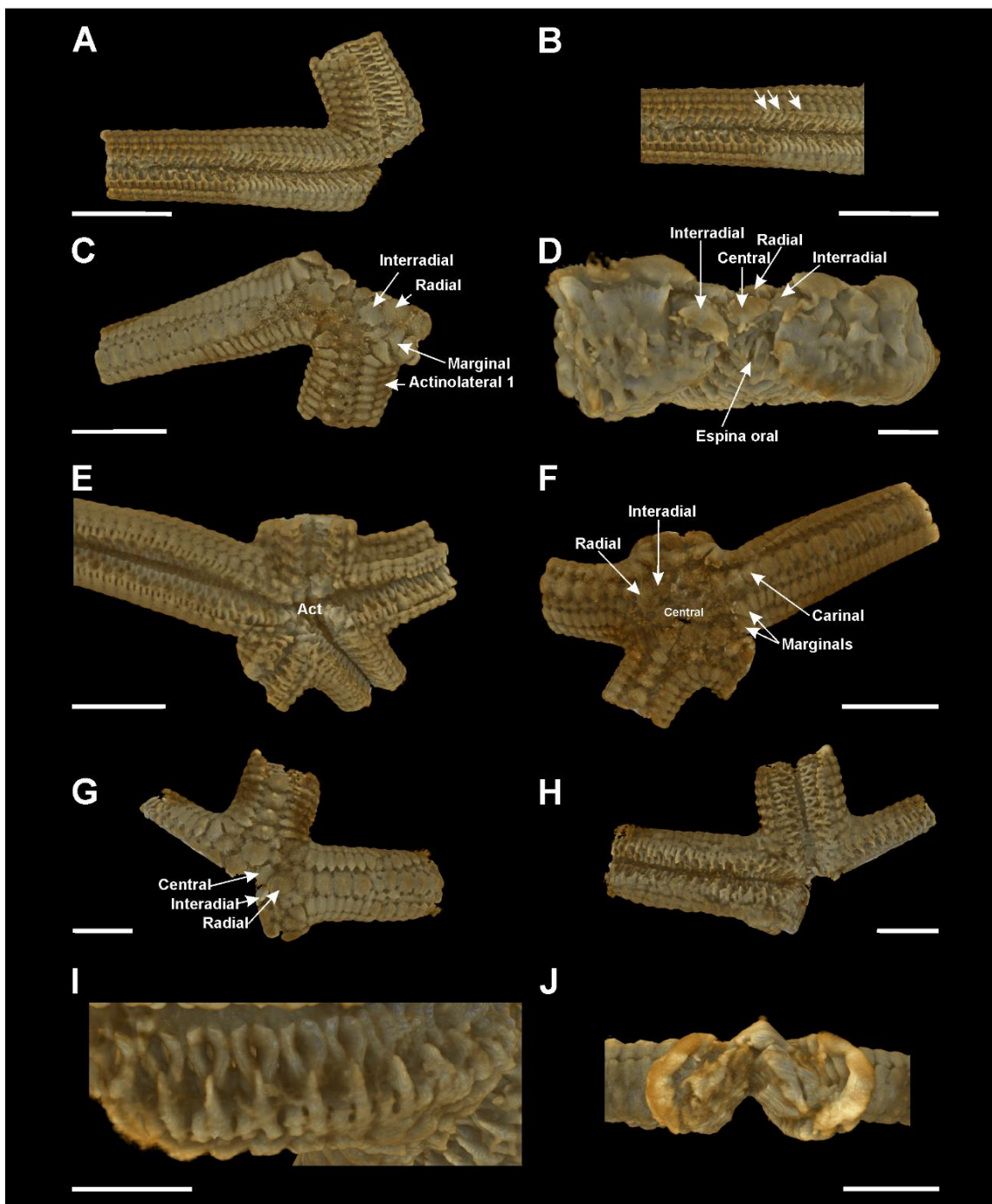


Fig. 21. *Zoroaster marambioensis*, Formación La Meseta, Eoceno de la isla Vicecomodoro Marambio. Imágenes obtenidas mediante “volumen rendering” de los estudios de microtomografía computada realizados al material (ver también Anexo 3). A-D: IAA-Pi-373-E. A: reconstrucción de la superficie actinal. B: estructura de detalle del brazo en vista actinal, donde se observan espinas primarias y secundarias en posición de vida y los últimos osículos reducidos de la cuarta fila de actinolaterales (flechas). C: reconstrucción de la superficie abactinal. D: corte transversal del disco, donde se aprecian los orales, con sus espinas asociadas en posición de vida. E-F: IAA-Pi-373-D, reconstrucción general de las superficies abactinal y actinal, respectivamente. G-J: IAA-Pi-373-G. Vista 3D de las superficies abactinal (G) y actinal (H). I: detalle de las estructuras en vista inclinada del brazo. J: corte transversal de uno de los brazos preservados.

Entre los zoroastéridos con plan corporal imbricado, existen dos grupos: aquellos con desarrollo de refuerzos internos (*internal buttress*) entre los osículos orales, ambulacrales y ambulacrales del disco, y un anillo de pedicelarios orales (géneros *Bythiolopus*, *Doraster* y *Cnemidaster*), aquellos que no poseen este tipo de estructuras (géneros *Zoroaster* y *Pholidaster*). Por otro lado, los géneros *Bythiolopus* y *Pholidaster* poseen placas marginales de tamaño variable, alternando osículos más grandes y más pequeños, mientras que en el género *Zoroaster* los marginales poseen tamaño constante a lo largo de todo el brazo. En *Cnemidaster* las placas circulares e infladas del disco son mucho más grandes que aquellas que conforman los brazos, existe una discontinuidad entre el disco y los brazos. El disco central en el género *Doraster* se organiza de manera similar que en el género *Cnemidaster*, pero se diferencia porque poseen osículos estelados bien diferenciados. En el género *Zoroaster*, los osículos del brazo y del disco son moderadamente similares en forma, tamaño y disposición.

La pared del cuerpo en el género *Cnemidaster* está cubierta por epidermis membranosa, mientras que en *Zoroaster* el cuerpo está cubierto de espinas secundarias embebidas en epidermis fina (este tipo de estructuras está completamente ausente en los géneros *Doraster* y *Pholidaster*). Por último, el género *Zoroaster* posee pedicelarios rectos, los cuales están ausentes en el género *Pholidaster*.

Las diferencias entre especies del género *Zoroaster* son más sutiles, por tanto, más difíciles de establecer (Tabla 1). *Zoroaster marambioensis* posee el mismo número de filas de osículos actinolaterales que *Z. microporus*, pero esta última posee espinas primarias en todos los osículos actinolaterales, mientras que la especie antártica carece de espinas en la hilera superior de actinolaterales. *Z. microporus* no posee espinas primarias en los osículos carinales ni en los marginales, mientras que en *Z. marambioensis* estas estructuras están presentes en todos los osículos carinales y en algunos marginales proximales. Las placas carinales son débilmente lobuladas en todas las especies del género (incluyendo a *Z. marambioensis*), salvo en *Z. microporus*, cuyos ejemplares poseen placas carinales cuadrangulares. La organización de los poros para la salida de los podios ambulacrales es diferente en *Z. microporus* y *Z. ophiactis*, las cuales poseen dos hileras de poros en toda la extensión de los brazos, mientras que en el resto de las especies este carácter se observa

solamente en el tercio distal del mismo.

Zoroaster carinatus posee un disco central con forma de domo y sin espinas secundarias en su superficie abactinal, las placas carinales y marginales de los brazos no poseen espinas primarias y los pies ambulacrales se presentan en hileras cuadriseriales a lo largo de casi todo el ambulacro. Todas estas características la hacen claramente diferenciable de los especímenes estudiados en esta tesis.

Zoroaster marambioensis se asemeja a *Z. variacanthus* por la presencia de 4 o 5 hileras de actinolaterales en la base de los brazos (reduciéndose sucesivamente hacia el tramo distal de los mismos) y la primera hilera de estos osículos sin espinas primarias, diferenciada del resto. *Z. variacanthus* también posee una cobertura conspicua de espinas secundarias en la superficie abactinal, que llega a dificultar la visualización de los límites de las placas del esqueleto, con pocos pedicelarios asociados a los orificios papulares en superficie abactinal. Sin embargo, en *Z. variacanthus*, los osículos carinales son elongados longitudinalmente, la placa madreporica es inconspicua, las placas del disco llevan más de una espina primaria y todos los marginales presentan espinas primarias asociadas.

Zoroaster marambioensis se diferencia de *Zoroaster fulgens* Thomson, 1873, por la estructura de la placa central (centrodorsal) del disco, que es aplanada en la primera, mientras que en la última es globosa (Fig. 21F-G); la presencia de un anillo de radiales suavemente lobulados solapando a los interradales poligonales en el disco central (en *Z. fulgens* todas las placas del disco poseen la misma forma, ver Figs. 16C; 17B, 21C, F-G); osículos marginales hexagonales o poligonales sin espinas en la parte distal de los brazos (Figs. 16A, F, L; 17D-G; 19B-C; 21F); presencia de espinas en todos los carinales y radiales (como se puede ver en las Figs. 16C, N; 18B, G; 19C; las espinas primarias en los osículos radiales primarios están ausentes en *Z. fulgens*).

Los osículos terminales de *Z. marambioensis* son más anchos que largos y presentan una muesca prominente en la superficie abactinal (Figs. 16C-D; 20A-B), pero en *Z. fulgens* estas placas son más largas que anchas y la muesca está muy reducida. Estas dos especies también difieren en la organización de la armadura oral, conformada por las espinas y pedicelarios asociados al surco ambulacral en la cara actinal de los organismos. En *Z. fulgens*,

existen dos espinas primarias y tres espinas secundarias asociadas a cada osículo adambulacral carinado, mientras que en *Z. marambioensis* se puede observar una a tres espinas primarias y una o dos espinas secundarias asociadas a este tipo de placas (Figs. 18J-L; 20E-F).

Otra diferencia clave entre *Z. fulgens* y *Z. marambioensis* radica en los osículos adradiales y actinolaterales, los cuales se extienden hasta el espacio entre el primer y segundo marginal distal en *Z. marambioensis* (Figs. 18A-F; 20A-B), mientras que en *Z. fulgens* se extienden hasta la zona del quinto marginal distal (si se cuenta desde el osículo terminal). Este tipo de estructuras del tercio distal de los brazos en *Z. marambioensis* se asemeja mucho más a las estructuras de la descripción original de *Z. magnificus* (Ludwig, 1905).

Los representantes recientes de *Z. fulgens* en el Océano Atlántico pueden diferenciarse en tres morfotipos que podrían estar sujetos a aislamiento reproductivo: (i) el morfotipo robusto, (ii) las formas esbeltas, y (iii) el morfotipo de brazos alargados, los cuales habitan a 975-1.750 m, 1.300-2.200 m, y 3.300-4.020 m de profundidad, respectivamente (Howell *et al.*, 2004). Esto podría estar sugiriendo una especiación críptica incipiente asociada a los rangos de distribución batimétrica de la especie, dificultando su identificación. *Zoroaster marambioensis* presenta una mayor similitud con el morfotipo robusto de *Z. fulgens* (esqueleto más sólido y resistente, brazos más cortos y armadura oral más desarrollada), asociado a ambientes de menor profundidad. Esto podría sugerir que la especie antártica estaría adaptada a ambientes más someros, aunque en la actualidad es difícil hallar especímenes de *Z. fulgens* u otras especies del género en profundidades menores a 200 m.

Tabla 1. Cuadro comparativo de caracteres que permiten la diferenciación de especies dentro del género *Zoroaster*.

Caracter		<i>Z. actinocles</i> Fisher, 1919	<i>Z. magnificus</i> Ludwig, 1905	<i>Z. macracantha</i> Clark, H. 1916	<i>Z. microporus</i> Fisher, 1916	<i>Z. carinatus</i> Alcock, 1893	<i>Z. fulgens</i> Thomson, W., 1873	<i>Z. ophiactis</i> Fisher, 1916	<i>Z. ophiurus</i> Fisher, 1905	<i>Z. spinulosus</i> Fisher, 1906	<i>Z. marambioensis</i> Palópolo et al. 2021a
R		161	295	160	205	194	152	282	140	118	150
r		11	14	14	12	13.5	31	15,5	10	11	18
R/r		14.6	21.1	11.5	17	14	4.9	17	14	10.7	8.3
Espinass primarias en carinales	cantidad	1	1	1	0	1 o más	1	1	1	1 a 3	1
	forma	?	Cortas, cilíndricas	Largos, puntiagudos	–	Base ancha, puntiaguda	Corta, de punta roma	Larga, robusta, cilíndrica	Forma de dedal o tubérculo	Corta, cónica, punta roma	Corta, cónica, punta roma
Forma de espinas secundarias en superficie abactinal		Carnosa, cubierta, estriada	puntiaguda, curvada, estriada	Corta, roma, estriada	?	Igual que espinas primarias	Fina y puntiaguda	Pequeña, no estriada	corta, esbelta, puntiaguda	Corta, delicada, papiliforme	Corta, recta, puntiaguda
Pedicelarios en superficie abactinal (c. 71–72)		Pequeños, asociados a poros papulares	Grandes, rectos	Grandes, rectos	?	Pocos, pequeños, dispersos	?	Pequeños, asociados a pápulas	2 a 5, grandes, asociados a pápulas	–	Pequeños, asociados a pápulas
Número de filas de actinolaterales (c. 73)		3+1	4	3	?	?	5	6	5	5	5
Primer fila de actinolaterales diferenciada (c. 74)		si	si	si	?	?	si	Si	si	no	si
Espinass primarias en actinolaterales	forma	Finas y esbeltas	Largas, romas, cilíndricas	Planas, puntiagudas	Largas, centrales	Largas, esbeltas	Largas, planas, agudas	Largas, planas, agudas	Largas, esbeltas, agudas	Finas, delicadas, agudas	Planas y puntiagudas
	adpresas (c. 75)	si	si	no	?	?	si	Si	no	si	si
Pedicelarios en actinolaterales	cantidad (c. 76)	1	?	varios	?	?	?	?	1	varios	0
	tamaño (c. 77)	grandes	?	pequeños	?	?	?	?	grandes	pequeños	–
Adambulacrales carinados	cantidad de espinas	5	5	?	2	2–3	3–5	4–5	4–5	4	3
	Pedicelarios del canal ambulacral (c. 79)	pequeños	grandes	?	?	?	grandes	grandes	grandes	grandes	Grandes
	Pedicelarios en espinas más internas (c. 78)	?	2–5	?	varios	1 or 2?	5–8	10	6–8	5–8	2–3

Si se recurre al registro fósil del género, *Zoroaster marambioensis* y *Zoroaster whangareiensis* Eagle, 2006, del Eoceno de Nueva Zelanda, son las únicas especies descritas. A pesar de la pobre preservación de los especímenes de *Z. whangareiensis*, se pueden reconocer algunas diferencias con la especie antártica. En *Z. whangareiensis* las espinas en los osículos carinales están ausentes hasta el cuarto o quinto osículo carinal (contando desde el radial primario) y más distalmente en el brazo los osículos alternan formas con o sin espinas cónicas. Los osículos marginales de *Z. whangareiensis* poseen un grupo de 5-6 espinas diminutas, a diferencia de *Z. marambioensis*, donde estas estructuras están ausentes. *Z. marambioensis* posee mayor tamaño y una estructura más robusta que *Z. whangareiensis*. Por último, no existe información, para *Z. whangareiensis*, sobre la placa madreporica, los osículos terminales, los pedicelarios, las espinas secundarias, la organización de espinas primarias en la superficie abactinal y las características de la armadura oral.

3.5: Análisis sistemático y filogenético de la familia Zoroasteridae

Mah (2007) publicó el análisis filogenético de la familia Zoroasteridae y realizó una revisión exhaustiva de los géneros incluidos en la familia, creando una matriz de 23 taxones y 70 caracteres y realizando importantes inferencias sobre el origen, la distribución batimétrica y la evolución del grupo. Si bien Mah (2007) no se enfocó en la revisión dentro del género *Zoroaster*, que resulta muy diverso y problemático, pudo corroborar que la resolución dentro del clado *Zoroaster* es muy pobre, generando politomías dentro del cladograma. El cladograma de Mah (2007) sólo soporta las especies *Z. carinatus* y *Z. fulgens*, pero agrupa las otras siete especies analizadas del género en un único clado (*Zoroaster actinocles* Fisher, 1919; *Zoroaster macracantha* Clark, 1916; *Zoroaster magnificus* Ludwig, 1905; *Zoroaster ophiactis* Fisher, 1916; *Zoroaster ophiurus* Fisher, 1905; *Zoroaster spinulosus* Fisher, 1906 y *Zoroaster aff. Z. fulgens* Blake y Zinsmeister, 1979). Estas siete especies muestran poca o nula diferencia entre ellas, si se usan los 70 caracteres de la base de datos (Mah, 2007).

De acuerdo con las descripciones originales y algunas revisiones posteriores de las especies de *Zoroaster*, es probable que los siguientes caracteres sean diagnósticos para distinguir especies:

- Forma y tamaño de las espinas primarias y secundarias.
- Número de espinas primarias y secundarias asociadas a los adambulacrales carinados y no carinados.
- Número, tamaño y forma de los pedicelarios de la zona actinal.
- Número de espinas adambulacrales dirigidas al centro del surco ambulacral.
- Número de series de placas actinolaterales.
- Distribución de espinas primarias y secundarias en las series de osículos laterales y abactinales.
- Características de los osículos terminales.

Palópolo *et al.* (2021b) revisaron la matriz publicada por Mah (2007) y encontraron inconsistencias en la determinación de algunos caracteres, las cuales fueron señaladas y discutidas. Sin embargo, los autores incluyeron los datos de *Z. marambioensis* a la matriz sin mayores correcciones, agregando a la misma nueve caracteres más, que deberían completar la distinción de especies dentro de *Zoroaster* (Anexo 2).

La búsqueda heurística utilizando los programas TNT y PAUP permitió recuperar, en ambos casos, un total de siete árboles más parsimoniosos, con un total de 172 pasos. El Índice de Consistencia de estos árboles fue de 0,6395, mientras que el Índice de Homoplasia fue de 0,3605, y el Índice de Retención 0,7989.

Se calculó el cladograma de consenso estricto (Fig. 22), el que recuperó el grupo externo basal a la Familia Zoroasteridae, incluyendo los géneros *Calliasterella*, *Trichasteropsis* y *Ampheraster* en el nodo 26 y *Neomorphaster*, considerado aquí como el grupo hermano de todo el clado Zoroasteridae.

La familia Zoroasteridae se representa como un clado monofilético, donde los géneros con esqueleto reticulado, *Myxoderma* y *Sagenaster* (nodo 30), se recupera como un clado aparte de las demás especies de la familia, que desarrollan esqueleto imbricado. Un grupo muy bien soportado en el análisis es el conformado por los géneros *Cnemidaster*, *Doraster* y *Bythiolopus* (nodo 33), que se diferencia de *Zoroaster* y *Pholidaster* por los caracteres 19 (1.19), 44 (3.10), 66 (8.8) y 74.

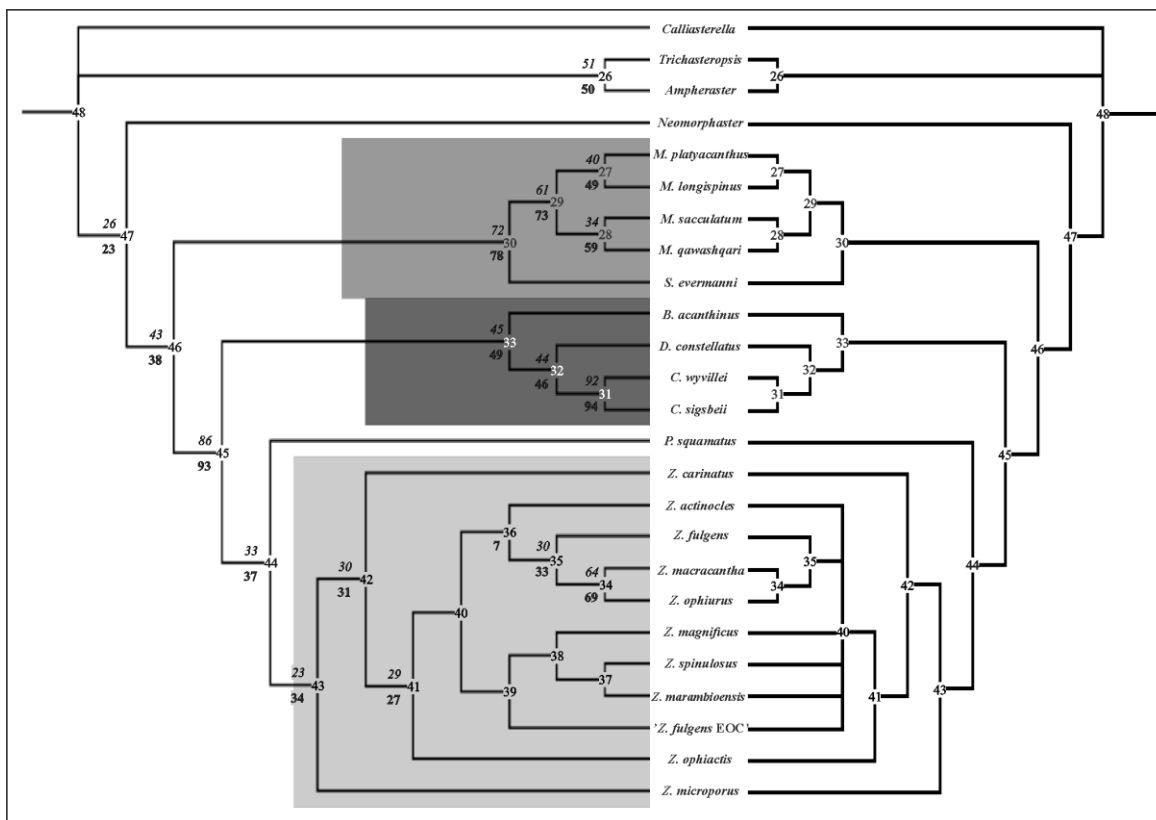


Fig. 22. Árboles filogenéticos de la familia Zoroasteridae; A: árbol más parsimonioso; B: árbol de consenso. Los valores de Bootstrap se encuentran por debajo (**negrita**) y los valores de Jackknife se disponen por encima (*cursiva*) del nodo correspondiente (derecha) en el cladograma más parsimonioso.

El nodo 43 agrupa los géneros *Zoroaster* y *Pholidaster* como los más derivados de la familia, con *Pholidaster* en posición basal a *Zoroaster*. Dentro de *Zoroaster*, *Z. microporus* se ubica en el nodo basal a todas las demás especies del género (nodo 42). *Z. actinocles*, *Z. fulgens*, *Z. macracantha* y *Z. ophiurus* son agrupadas en el nodo 36 (caracteres 76 y 77) como grupo hermano del nodo 39, que incluye a *Z. marambioensis*, *Z. fulgens* EOC, *Z. magnificus* y *Z. spinulosus* (soportado sólo por el carácter 78). *Z. marambioensis* se ubica dentro del nodo 39, soportada por los caracteres 16 (1.16), 17 (1.17) y 65 (8.7).

Los valores de Bootstrap y Jackknife para cada rama del cladograma se muestran en la Fig. 22. Las especies mejor soportadas del género *Zoroaster* son *Z. macracantha* y *Z. ophiurus* (nodo 34). El clado conformado por *Z. fulgens*, *Z. macracantha* y *Z. ophiurus* está pobremente soportado, aunque es recuperado en todos los cladogramas.

3.6: Tafonomía de los restos de *Zoroaster marambioensis*

La presencia de estratos con concentraciones fósiles episódicas del subphylum Asterozoa (asteroideos y ofiuroides) han sido reportados por varios autores para el Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico en distintos lugares del mundo (Briggs *et al.*, 1996; Sutton *et al.*, 2005; Twitchett *et al.*, 2005; Zatón *et al.*, 2008; Gale y Villier, 2013; Jagt *et al.*, 2014, entre otros). Este tipo de depósitos surgen como resultado de una combinación excepcional de factores ambientales (Allison y Briggs, 1991, 1993).

Existen algunos trabajos referidos la posición de muerte y enterramiento de ofiuroides tanto fósiles como recientes (Ishida y Fujita, 2001; Shroat-Lewis, 2007; Reid, 2017; y trabajos allí mencionados). Sin embargo, este tipo de estudios no es muy común en concentraciones de asteroideos fósiles (ver Gale y Villier, 2013; Niebuhr y Seibertz, 2018).

La mayoría de las estrellas de mar tienen comportamientos gregarios. Esto hace posible encontrar concentraciones monoespecíficas, especialmente cuando el evento que provoca la mortandad en masa es simultáneo o inmediatamente seguido por el enterramiento rápido. La mayoría de las especies actuales suele alcanzar la mayor densidad de organismos por metro cuadrado en la época reproductiva o en el caso de alimentación oportunista de una fuente de alimento de gran tamaño (Hayward *et al.*, 1996; Gale y Villier, 2013). Existen especies cuyas densidades poblacionales se mantienen constantes durante el año, siempre y cuando las condiciones sean ideales para el desarrollo de las mismas (Blake y Hotchkiss, 2004). Estudios sobre diferentes especies para comprender este tipo de comportamiento, su duración y los mecanismos que controlan la etología de los individuos señalan que, durante el período reproductivo, el comportamiento es controlado por la temperatura del agua, el fotoperiodo y, probablemente, también por los ciclos lunares (Babcock y Mundy, 1992; Babcock, 1995). La aglomeración de estrellas de mar en un lugar determinado permite garantizar un desove coordinado de gametas y, así, garantizar una mayor cantidad de cigotos para el desarrollo de la siguiente generación.

Un caso muy particular entre las estrellas de mar se da en ciertas especies en las que uno o más machos se superponen a una hembra y liberan sus gametas en el mismo momento, fenómeno conocido como pseudocopulación (Run *et al.*, 1988). En ese momento, los

organismos se encuentran con el disco superpuesto y los brazos extendidos e intercalados. La hembra comienza a liberar las gametas primero y ciertas feromonas inducen la liberación de las gametas también en el macho (Keesing *et al.*, 2011).

A pesar de tener tantos datos actualísticos del comportamiento de los asteroideos, es difícil poder estudiar estos comportamientos en el registro fósil porque:

- No se cuenta con suficientes localidades en las que se preserven estrellas de mar *in situ*, de manera que se pueda inferir un patrón de comportamiento de las poblaciones.
- Existen muchas variables que pueden afectar a los restos luego de su muerte y conducir a errores e interpretar concentraciones alóctonas como autóctonas.
- La posibilidad de que un enterramiento rápido se produzca justamente en la época reproductiva del año es muy pequeña, y aun así no existe como probar esa condición sin la observación directa de los organismos vivos.
- Se conoce poco sobre los factores y variables que controlan el comportamiento gregario en estrellas de mar, aún en especies recientes. Dado que las especies fósiles no son las mismas que las actuales, es difícil poder extrapolar un comportamiento actual a una especie fósil.

La Fig. 23 muestra la superficie estudiada (2m^2), luego del proceso de remoción del sedimento suprayacente. La misma se dividió en siete cuadrantes de 0,5 m de lado ($0,25\text{ m}^2$ cada uno), los cuales fueron fotografiados y diagramados, mostrando la posición de los discos y la orientación de los brazos de cada ejemplar. Se realizaron observaciones tafonómicas (desarticulación, fragmentación, recristalización, compactación, etc.) antes de su recolección. Se hizo hincapié en la observación del nivel de desarticulación de los restos, posición de la cara oral de los fósiles (normal o invertida), posición de los brazos (orientación, curvatura, elevación), presencia de otros restos fósiles y trazas.

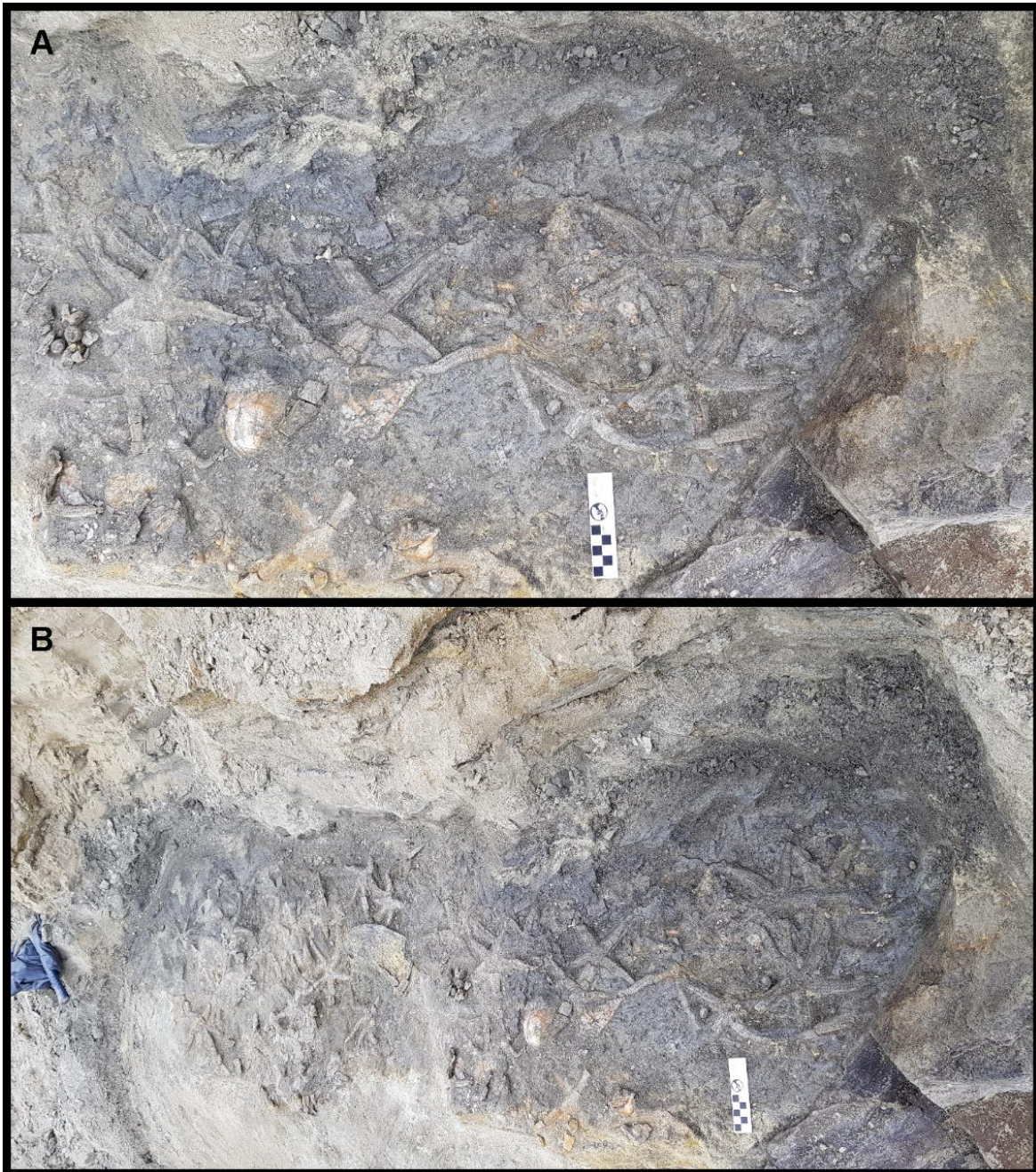


Fig. 23. *Zoroaster marambioensis*. Vista general de la superficie estudiada. Obsérvese la densidad y buena preservación de los ejemplares en la paleosuperficie. Escalas: 10 cm.

Basándose en el material fotográfico y el mapa hecho en el campo se realizó un esquema digital de la superficie, ubicando la posición y orientación de cada uno de los ejemplares. Posteriormente se analizó la densidad de los organismos dentro de la superficie y se determinaron las posturas de muerte y enterramiento siguiendo los esquemas de Ishida y Fujita (2001), Shroat-Lewis (2007) y Reid (2017) para ofiuroides fósiles (Fig. 26).

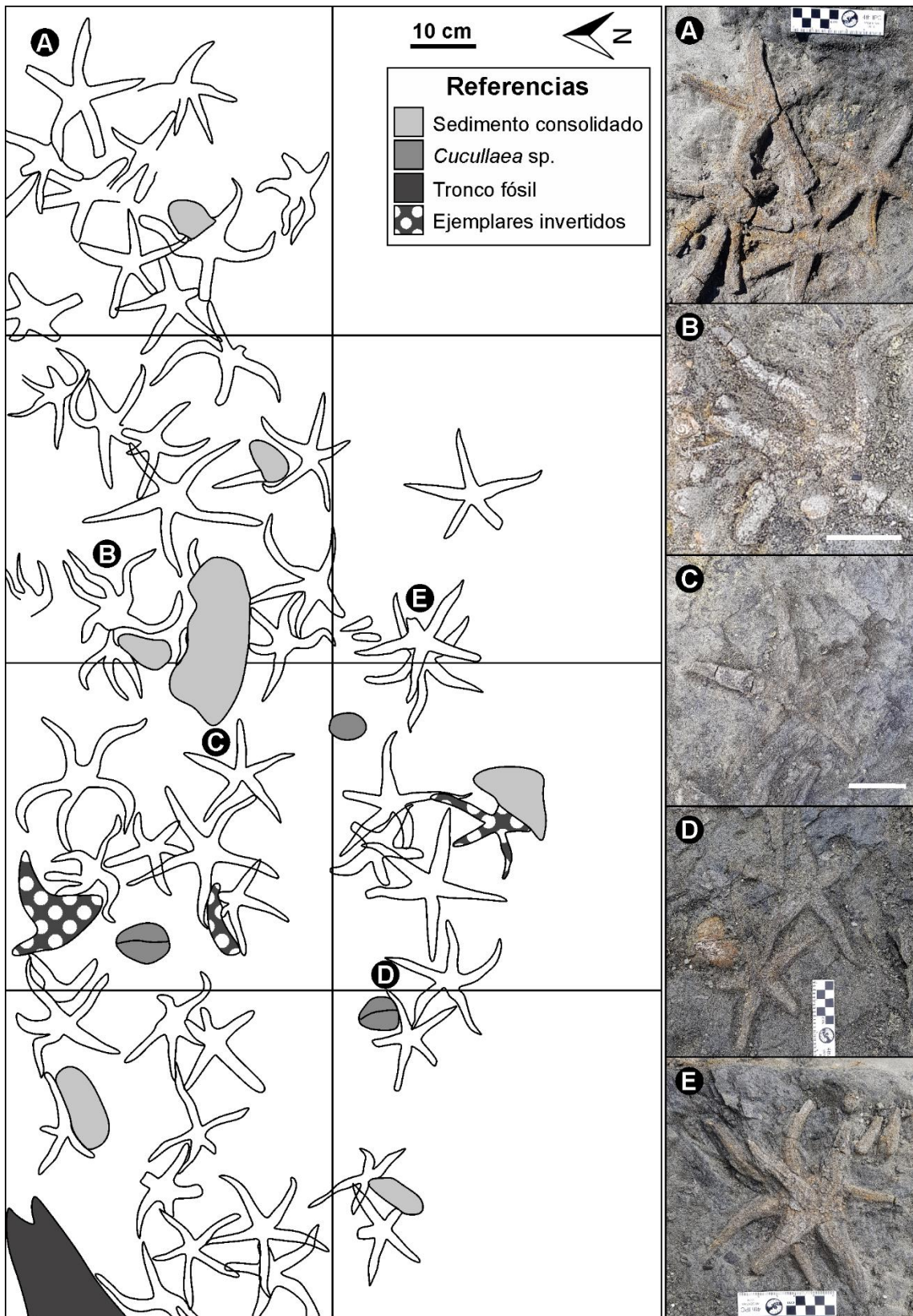


Fig. 24. Diagrama de la superficie mostrando la posición de los ejemplares en el espacio. A la derecha, imágenes de algunos ejemplares preservados en posiciones particulares.

La Fig. 24 muestra las posiciones de los ejemplares en la paleosuperficie. Allí se pueden contar aproximadamente 50 ejemplares con discos completos y brazos articulados casi completos, con una densidad media de 25 individuos por m², siendo mayor en algunos cuadrantes (Fig. 24; 25). Los organismos se encuentran, en algunos casos, con partes del cuerpo parcialmente superpuestas. La mayoría de los restos se encuentran con la cara oral hacia abajo y brazos rectos extendidos radialmente (Fig. 19; 24C, D). Tres estrellas de mar se observan con todos los brazos curvados y orientados en la misma dirección, o con disposición irregular de los mismos (Fig. 24B). Algunos especímenes poseen uno de los brazos suavemente elevado y curvado, mientras que los demás están curvados hacia abajo, con el disco en posición horizontal o suavemente inclinado (Fig. 24A). Uno de los ejemplares posee la cara oral hacia arriba con los brazos extendidos, levemente elevados. Por último, dos ejemplares se preservaron con discos superpuestos y los brazos alternados entre sí (Fig. 24E). Además de las posturas durante la muerte y enterramiento, se pueden observar ejemplares con conchillas de gastrópodos y bivalvos en la superficie actinal, más precisamente en el canal ambulacral de los brazos y en la zona central del disco, asociados a espinas orientadas hacia la boca.

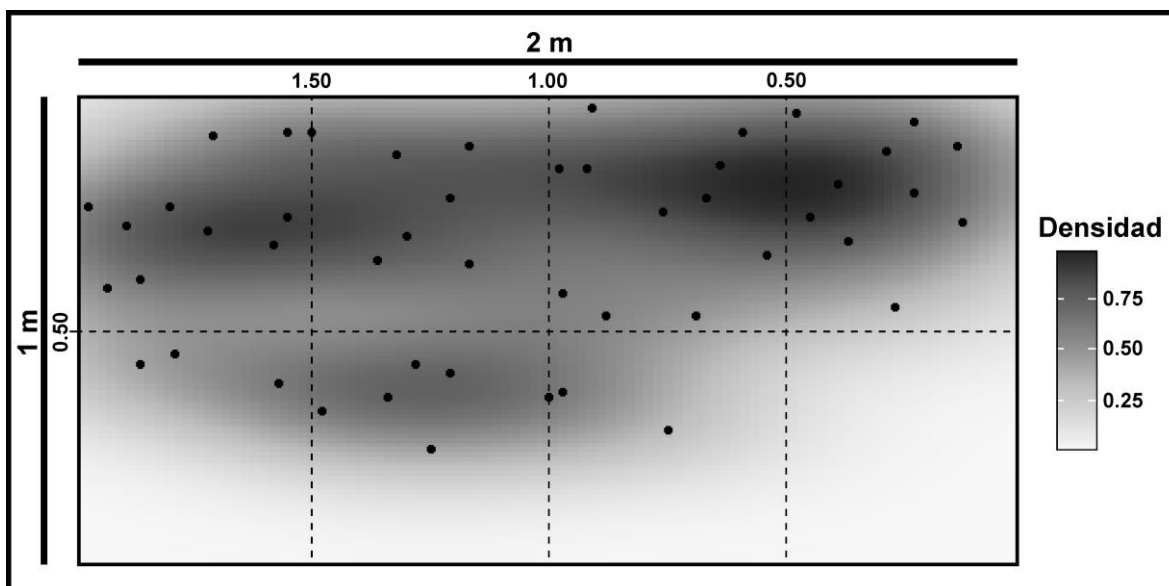


Fig. 25. Gráfico de densidad de Kernel para el análisis de distribución espacial de los ejemplares de *Zoroaster marambioensis*. Los cuadrantes 1 y 2 (arriba a la izquierda) son los que presentan la mayor cantidad de individuos por unidad de área.

El sedimento circundante es arena fina a media, de color oscuro, poco consolidado y con alto contenido de materia orgánica procedente de restos vegetales. Entre los ejemplares

de asteroideos se pueden observar dos especímenes de *Cucullaea raea* con sus valvas articuladas y dos fragmentos de troncos carbonizados (Fig. 26), además de restos fragmentarios de gastrópodos y otros invertebrados.

Para poder comprender e interpretar las posturas de muerte y enterramiento de los asteroideos dentro de la superficie, se recurrió a los esquemas de Ishida y Fujita (2001) y Reid (2017), quienes las describieron para los especímenes fósiles y vivientes de *Ophiura sarsii sarsii* y de *Argentinaster* sp., respectivamente (Fig. 26). En estos trabajos, los autores concluyeron que existen cuatro posturas identificables para ofiuroides dentro de una superficie de obrupción, a saber: (i) postura de descanso (*resting position*), (ii) postura de locomoción (*walking posture*), (iii) postura de escape (*scaping posture*) y (iv) postura irregular (*irregular posture*). Si bien las estrellas de mar tienen diferencias sustanciales de morfología y comportamiento con los ofiuroides, fue posible identificar algunas de estas posiciones en los ejemplares de *Zoroaster marambioensis*.

- Los especímenes con disco en posición horizontal, superficie actinal hacia abajo y brazos extendidos radialmente (Fig. 24C, D; 26A), se interpretan como organismos en posición de descanso. Posiblemente éstos no tuvieron tiempo de reaccionar a la carga sedimentaria.
- Los ejemplares con uno o dos brazos curvados y elevándose hacia arriba de la capa, ya sea conservando el disco en posición horizontal o levemente inclinado en la dirección de los brazos elevados, han sido interpretados como individuos en posición de escape, intentando desplazarse hacia arriba en el sedimento y buscando alcanzar la interfaz agua-sedimento (Fig. 26B).
- Las estrellas de mar que poseían los brazos articulados, curvados y orientados irregularmente en la misma dirección, con el disco subhorizontal, se consideran como especímenes que fueron arrastrados por la corriente, probablemente poco después de su muerte y por distancias muy cortas, lo que impidió su desarticulación (Fig. 26C).
- El par de ejemplares con sus discos superpuestos, aparentemente en posición de descanso, con sus brazos alternados y extendidos, son similares a aquellos de las figuras 4.2 y 4.5 de la publicación de Run *et al.* (1988). En estas figuras puede

observarse el comportamiento de las estrellas de mar de la especie *Archaster typicus* durante su reproducción, que involucra la postura de pseudocopulación (Fig. 26E). Este tipo de comportamiento reproductivo no se conoce en la familia Zoroasteridae. Sin embargo, las similitudes con los casos descritos por Run *et al.* (1988) sugieren que podría considerarse esta hipótesis.

- Existen también ejemplares en posición de descanso, pero con el disco suavemente elevado de la superficie. Este tipo de posición se da durante la alimentación, cuando la estrella de mar coloca la parte actinal de su disco sobre la presa y evagina su estómago para liberar los jugos gástricos y posteriormente ingerir los productos de la digestión externa. También es una forma adoptada por varias especies durante el desove y la liberación de gametas al medio marino (Fig. 24A).
- El ejemplar que se encuentra con la superficie actinal hacia arriba y los brazos curvados puede haber sido arrastrado por alguna corriente de fondo y haberse invertido al chocar con algún obstáculo que haya impedido su desplazamiento. Sin embargo, en el caso de los ofiuroides, también puede ser considerado como una postura de escape (Fig. 26D).

Concentraciones fósiles de este tipo, donde los especímenes se encuentran en posición de vida, en su mayoría con la superficie actinal hacia abajo y brazos casi completos, incluso reteniendo los osículos más distales y las espinas, sugieren un enterramiento muy rápido. Este tipo de depósitos de asociaciones fósiles son considerados concentraciones episódicas simples (Kidwell *et al.*, 1986) y son ideales para el estudio del comportamiento de las poblaciones y ecosistemas del pasado. Representan una imagen instantánea de las comunidades originales (asociaciones censales) y permiten conocer aspectos del comportamiento de los organismos (Martínez *et al.*, 2010).

En las concentraciones episódicas se puede analizar también la distribución de intervalos de tamaño de los individuos de cada especie (Twitchett *et al.*, 2005; Zátón *et al.*, 2008; Martínez *et al.*, 2010). En este caso, la totalidad de los fósiles son de tamaño adulto, con un radio mayor (R) mayor a 20 cm. La ausencia de ejemplares de menor tamaño podría deberse a que los juveniles de la especie pueden habitar otros ambientes o tener otro tipo de alimentación (Blake y Zinsmeister, 1988).

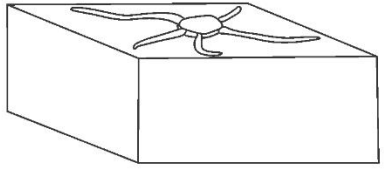
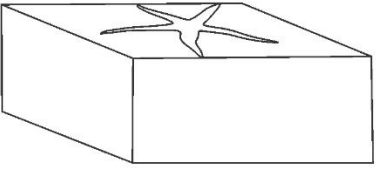

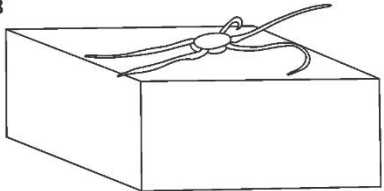
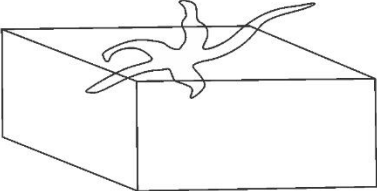

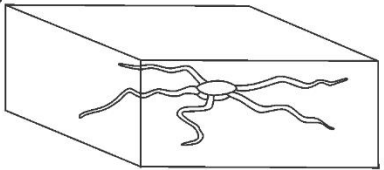
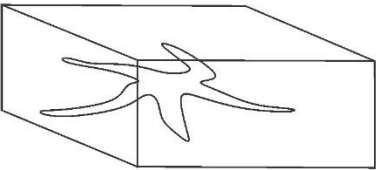

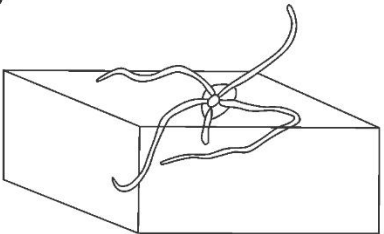
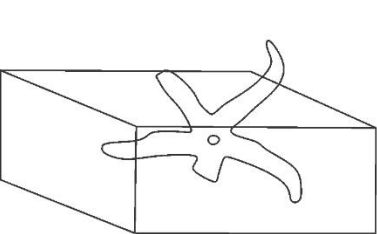

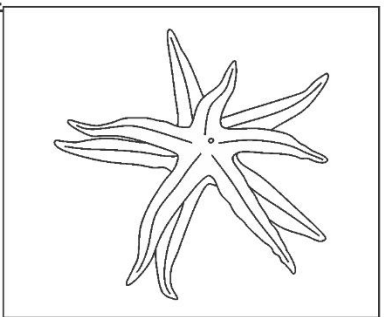
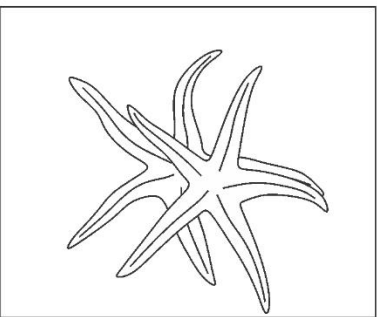

Diagramas anteriores	Diagramas de <i>Z. marambioensis</i>	Vista en planta
A 		
B 		
C 		
D 		
E 		

Fig. 26. Diagramas de comparación entre las posturas de enterramiento de *Ophiura sarsii sarsii* (Ishida y Fujita, 2001) y de pseudocopulación de *Archaster typicus* (Run *et al.*, 1988); con respecto a las posturas de enterramiento de *Zoroaster marambioensis* en la Formación La Meseta. A: Postura de descanso. B: Postura de escape con disco en posición subhorizontal. C: Postura de arrastre por corrientes o asfixia. D: Postura de escape (en ofiuroides), posiblemente arrastrada por corrientes (en asteroideos). F: postura de pseudocopulación en *Archaster typicus* y su posible representación en los ejemplares fósiles de *Zoroaster marambioensis*.

Blake y Aronson (1998) reportaron ejemplares juveniles de *Zoroaster marambioensis* en el Eoceno de la isla Vicecomodoro Marambio, con sus brazos elevados exponiendo sus pies ambulacrales, revelando que los organismos de menor tamaño habrían tenido hábitos

suspensívoros, a diferencia de los adultos que habrían sido depredadores. El cambio de comportamiento alimentario entre juveniles y adultos conduce en la mayoría de los casos a un cambio de hábitat y, por ende, la ausencia de un rango continuo de tamaños dentro de la población en un lugar dado; esta situación podría ser la razón de la falta de juveniles en la paleosuperficie estudiada.

En la actualidad, las estrellas de mar realizan la digestión completa de la presa y dejan las valvas vacías al retirar su disco de encima de ellas, sin dejar marcas (Walker y Brett, 2002). Existen registros de gastrópodos encontrados en la zona actinal de las estrellas de mar asignadas al género *Ctenophoraster*, en el Eoceno-Oligoceno de Antártida, en cercanías de lo que sería la abertura oral de los organismos (Blake y Zinsmeister, 1979).

3.7. Discusión

Las evidencias sedimentológicas y tafonómicas sugieren que el nivel donde se hallaron los ejemplares de *Zoroaster marambioensis* representa una concentración episódica autóctona, según la clasificación de Kidwell (1991), donde la alta tasa de sedimentación en un corto período de tiempo sepultó los especímenes, que habrían muerto por un descenso brusco de salinidad poco tiempo antes de su enterramiento definitivo. Las características de la preservación (e.g.: sin reemplazo ni recristalización de las estructuras, con poca fragmentación, sin signos de abrasión, corrosión ni bioerosión) permite determinar que los ejemplares fueron sepultados *in situ*. Se interpreta que los organismos colonizaron la parte más distal de un estuario bajo condiciones de salinidad marina normal, pero fueron afectadas por un flujo hiperpícnico. La descarga masiva de agua dulce pudo ocasionar la muerte de las estrellas de mar por la caída brusca de la salinidad y luego sepultarlas rápidamente por la decantación del material en suspensión generado por el flujo hiperpícnico.

El hecho de que las estructuras más pequeñas y frágiles que poseen las estrellas de mar (espinas primarias y secundarias y estructuras de los pedicelarios) estén preservadas en posición de vida en varios ejemplares (Fig. 18I-L) fue clave para la interpretación sistemática y tafonómica de los restos estudiados. La presencia de pedicelarios rectos similares a los presentes en especies actuales y placas basales en forma de copa, aunque no posean las valvas de los pedicelarios articuladas, podría indicar que los caracteres asociados a los pedicelarios

no han evolucionado significativamente desde el Eoceno.

Los resultados del análisis filogenético soportan una vez más la diferenciación morfológica entre los géneros de esqueleto reticulado (*Myxoderma* y *Sagenaster*) e imbricado (*Bythiolopus*, *Doraster*, *Cnemidaster*, *Pholidaster* y *Zoroaster*) dentro de la familia Zoroasteridae, tal como lo expresó Mah (2007). Los caracteres 71 a 79, agregados a la matriz filogenética original, cambiaron muy poco la configuración de las ramas del cladograma. La especie *Zoroaster microporus* es retenida como la más basal dentro del género y *Z. carinatus* se identifica como el grupo hermano de las otras nueve especies de *Zoroaster* incluidas en el análisis. El clado conformado por *Z. fulgens*, *Z. macracantha* y *Z. ophiurus* se observa separado de *Z. marambioensis* en todos los árboles filogenéticos, siendo soportado por nuevos caracteres, a saber: (i) 71 (pedicelarios asociados a los osículos carinales), (ii) 72 (pedicelarios grandes en la superficie abactinal), (iii) 73 (cinco hileras de osículos actinolaterales) y (iv) 78 (5-8 pedicelarios articulados con la espina más interna de las placas adambulacrales carinadas).

Existen 15 caracteres que codifican de manera diferente para *Z. fulgens*, *Z. aff. Z. fulgens* y *Z. marambioensis*. De ellos, existen siete caracteres asociados a tejido blando y osículos superambulacrales que no pueden ser observados en el material estudiado perteneciente a *Z. marambioensis* y que, probablemente, tampoco puedan reconocerse en *Z. aff. Z. fulgens*, a pesar de estar codificados en la matriz publicada por Mah (2007). Esto podría poner en evidencia la necesidad de reanalizar el listado de caracteres considerados diagnósticos dentro de la familia, incluyendo todo el material disponible hasta ahora.

El material estudiado en esta tesis presenta una significativa similitud con los ejemplares de *Zoroaster aff. Z. fulgens* descritos por Blake y Zinsmeister (1979), para el Eoceno de la isla Vicecomodoro Marambio. En su trabajo, los autores no pudieron definir una nueva especie por la imposibilidad de observar algunos de los caracteres diagnósticos, y porque se hacía necesaria una revisión de la familia y del género para identificar qué estructuras permitían diferenciar la especie fósil de la reciente *Zoroaster fulgens*.

La suma de nueve caracteres a la matriz publicada por Mah (2007) aún sigue generando politomías e inconsistencias dentro del género *Zoroaster*. Esto reafirma la

necesidad de un estudio detallado y una revisión del género que permita definir los caracteres clave en la identificación de las especies. Dicha revisión debería incluir un nuevo muestreo de las aguas del Pacífico Sur y la elaboración de una matriz más detallada, lo cual podría ayudar a comprender la evolución del grupo y los cambios batimétricos y ambientales entre los representantes fósiles y recientes del género. Las investigaciones futuras sobre el tema deberían incluir caracteres morfológicos relacionados a la armadura oral, actinal y a la forma, disposición y articulación entre los distintos tipos de osículos. También sería interesante sumar datos moleculares de las especies recientes a la matriz, lo cual permitiría una mayor resolución de los análisis en el caso de registrarse especiación críptica dentro del género *Zoroaster*. Es importante tener en cuenta que Howell *et al.* (2004) determinaron que el flujo génico de los morfotipos dentro de la especie *Z. fulgens* podría indicar especiación críptica controlada por rangos de profundidad, una cuestión muy interesante que aún no ha sido suficientemente estudiada.

Algunas especies fósiles de la familia Zoroasteridae se registraron en ambientes y ubicaciones geográficas muy distintas a las que habitan en la actualidad. Aunque este hecho podría estar relacionado con las características del registro paleontológico, queda claro que durante el Eoceno los zoroastéridos habitaron en ambientes marinos más someros y convivieron con gran variedad de organismos depredadores y carroñeros, los cuales podrían haber generado presión de predación sobre las estrellas de mar y otros organismos (Blake y Zinsmeister, 1979). Las especies recientes de *Zoroaster* son típicas de aguas profundas (ambiente de plataforma externa, talud y planicie batial y abisal) donde la presión de predación suele ser considerablemente menor que en ambientes más someros (Downey, 1970; Howell *et al.*, 2004; Mah, 2007; Aronson *et al.*, 2009).

Se ha sugerido que la temperatura y la presión de predación fueron factores críticos en el control de la distribución de los equinodermos en la zona costera de Antártida durante el Eoceno (Mejer y Oji, 1993). Se conocen datos de lugares donde los teleósteos y otros organismos depredadores son abundantes y generan una presión de selección sobre los crinoideos, forzándolos a colonizar zonas de mayor profundidad (Aronson *et al.*, 1997, 2009). Gorzelak *et al.* (2012) señalaron que la presión de predación podría ser la principal causa que impulsó el cambio biológico del Mesozoico, o Revolución Marina Mesozoica. Este cambio

habría dado lugar al patrón ecológico actual, donde los crinoideos móviles (por ejemplo, los comatúlidos) predominan sobre las formas sésiles, que habitan en su mayoría en aguas profundas.

Los crinoideos, los asteroideos y ofiuroides de la Formación La Meseta (incluyendo los materiales estudiados aquí) no muestran daños provocados por predación (Blake y Zinsmeister, 1979, 1988; Baumiller y Gaździcki, 1996; Aronson *et al.*, 1997; Palópolo *et al.*, 2021b), a excepción de dos fragmentos distales de brazos en proceso de regeneración de la especie *Zoroaster marambioensis* (Fig. 18A-B, E-F). Esto indicaría que la presión de predación de organismos durófagos sobre las estrellas de mar habría sido baja. Asimismo, los grupos predadores de las estrellas de mar (principalmente peces teleósteos) están pobremente representados en las formaciones La Meseta y Submeseta (Clarke y Johnston, 2003). Es posible que la baja presión de predación y el continuo aporte de materia orgánica permitiera el desarrollo de comunidades con predominancia de asteroideos, ofiuroides y crinoideos en ambientes someros del Eoceno de Antártida, aun cuando la mayoría de los representantes de estos grupos fueron desplazados hacia ambientes más profundos durante la Revolución Marina Mesozoica (Bottjer y Jablonski, 1988). Este tipo de comunidades con abundancia de organismos suspensívoros y bajos índices de predación fueron denominadas por Aronson *et al.* (1997) como comunidades anacrónicas, de tipo Paleozoicas.

Por otro lado, Whittle *et al.* (2018) concluyeron que la Revolución Marina Mesozoica se habría dado de forma asincrónica en todo el mundo y que la fauna marina bentónica de Sudamérica, Antártida, Australia y Nueva Zelanda habrían tenido la misma estructura biótica hasta el límite Eoceno-Oligoceno. Adicionalmente, determinaron que los cambios posteriores en la fauna de equinodermos pudieron deberse al incremento de la presión de predación de organismos durófagos o, principalmente, por competencia interespecífica entre los distintos taxones de equinodermos que habitaron la región.

En cuanto al clima, el continente antártico ha experimentado importantes cambios desde el Eoceno medio. Durante el Paleógeno, la temperatura del agua en la superficie se mantuvo estable entre 10° y 15°C para la zona cercana al círculo polar antártico (Zinsmeister, 1982; Meyer y Oji, 1993). Diversos estudios utilizando isótopos estables de oxígeno $\delta^{18}\text{O}$

(Gaździcki *et al.*, 1992; Aronson y Blake, 2001; Dutton *et al.*, 2002 y trabajos allí mencionados; Ivany *et al.*, 2008) coinciden en que hubo un incremento de la temperatura del agua de mar superficial durante el Eoceno temprano. Estos hallazgos coinciden con los datos multiproxy de calibración de la temperatura oceánica mediante el método $\text{TEX}^{\text{L}}_{86}$ (Douglas *et al.*, 2014; Bijl *et al.*, 2013) que identificaron el óptimo climático durante el Eoceno medio (MECO, por sus siglas en inglés). Durante este evento, las temperaturas del agua en áreas someras habrían sido de entre 10 y 17°C (según el método $\delta^{18}\text{O}$; Douglas *et al.*, 2014) o hasta 24°C (según la calibración $\text{TEX}^{\text{L}}_{86}$; Bijl *et al.*, 2013). Posteriormente, con la apertura del Pasaje de Drake y el establecimiento de la Corriente Circumpolar Antártica, se generó un drástico enfriamiento en la zona antártica. Esto causó un descenso de la temperatura del agua en mares antárticos de entre 7 y 9°C en el límite Eoceno-Oligoceno (Aronson *et al.*, 1997; Aronson y Blake, 2001; Ivany *et al.*, 2008; Casadío *et al.*, 2010).

Los datos sedimentológicos de las formaciones La Meseta (Antártida) y Ruatangata (Nueva Zelanda) sugieren que *Zoroaster marambioensis* y *Zoroaster whangareirensis* habitaron en ambientes someros, lo cual a su vez sugiere que dichas especies fueron capaces de tolerar un rango de temperaturas mucho más amplio que las especies recientes del mismo género (que habitan en ambiente marino profundo, con temperaturas estables de entre 4 y 6°C).

El cambio de hábitat de las especies de *Zoroaster* y su migración desde ambientes costeros hacia aguas profundas, podría ser considerado consistente con la teoría del “*onshore-offshore*” (Bottjer y Jablonski, 1988; Jablonski y Bottjer, 1990), potenciado principalmente por los cambios climáticos ocurridos en Antártida durante el Oligoceno y el Mioceno. Desafortunadamente, no existe material bien preservado del grupo en las formaciones del Oligoceno y del Mioceno de la Península Antártica, ya que los equinodermos de las Formaciones Polonez Cove y Cape Melville presentan una preservación muy pobre. Además, las rocas del Oligoceno de Patagonia (pertenecientes a la Formación San Julián) no afloran de manera continua, y tampoco representan depósitos de ambiente marino profundo. La falta de registro de facies marinas profundas en la Patagonia y Antártida durante el período Oligoceno-Mioceno, en las cuales se puedan hallar ejemplares del género *Zoroaster*, impide identificar la manera en que se produjo la migración de las especies hacia ambientes de mayor

profundidad. Esta situación ha limitado el conocimiento de los factores que controlaron la migración de las especies con posterioridad al Eoceno y la evolución de los taxones evaluados en esta sección de la tesis.

Capítulo 4
Los equinoideos de las formaciones
La Meseta y Submeseta



El registro fósil de equinodermos en el Eoceno-Mioceno
de Patagonia Argentina y Antártida.
Lic. Evangelina Elizabeth Palópolo



Capítulo 4: Los equinoideos de las formaciones La Meseta y Submeseta

En esta sección se describe una colección de seis ejemplares casi completos recolectados en las formaciones La Meseta y Submeseta, del Grupo Marambio, en la isla homónima. El material fue asignado a tres géneros: (i) *Stigmatopygus*, (ii) *Abatus*, y (iii) *Schizaster*, registrados anteriormente en otras unidades de la isla Vicecomodoro Marambio, la isla 25 de Mayo (King George) y la Patagonia Argentina, para el Eoceno, Mioceno y Oligoceno-Mioceno, respectivamente. Se revisa el registro del Paléogeno y Neógeno de los géneros estudiados, actualizando los nombres de las especies, su distribución geográfica y estratigráfica. El género *Abatus* habita los mares antárticos desde el Eoceno, aunque se necesita más trabajo y materiales para analizar su evolución y distribución biogeográfica. Además, se discute la posible presencia de una conexión marina somera entre Patagonia y Antártida en el Eoceno, que habría permitido la migración de especies entre ambas regiones.

4.1: Introducción

Lambert (1910) fue el primero en reportar la presencia de equinoideos fósiles en el Cenozoico de la Península Antártica. En su trabajo, describió diez especies colectadas en las islas Vicecomodoro Marambio y Cerro Nevado (Snow Hill). Años más tarde, McKinney *et al.* (1988) describieron dos especies de la Formación La Meseta (Eoceno medio) y Kroh (2014) registró especímenes asignables a los géneros *Caenopedina* y *Abatus* en la Formación Polonez Cove del Oligoceno de la isla 25 de mayo.

Hasta el momento, se han registrado 15 géneros de equinoideos en Antártida, seis de los cuales se hallaron en la Formación La Meseta (Hotchkiss, 1982; McKinney *et al.*, 1988; Kroh, 2014; y trabajos allí mencionados). No obstante, existen numerosas referencias a fragmentos de equinoideos, sin descripción ni identificación a nivel genérico o específico (Vella, 1969; Hotchkiss y Fell, 1972; Jesionek-Szymanska, 1984).

Desde el punto de vista biogeográfico, los equinoideos de la región patagónica y antártica muestran múltiples similitudes, especialmente entre el Campaniano y el Eoceno. Sin embargo, es necesario una revisión sistemática de los registros en estas regiones para establecer relaciones bioestratigráficas y las posibles rutas de dispersión.

4.2: Marco geológico

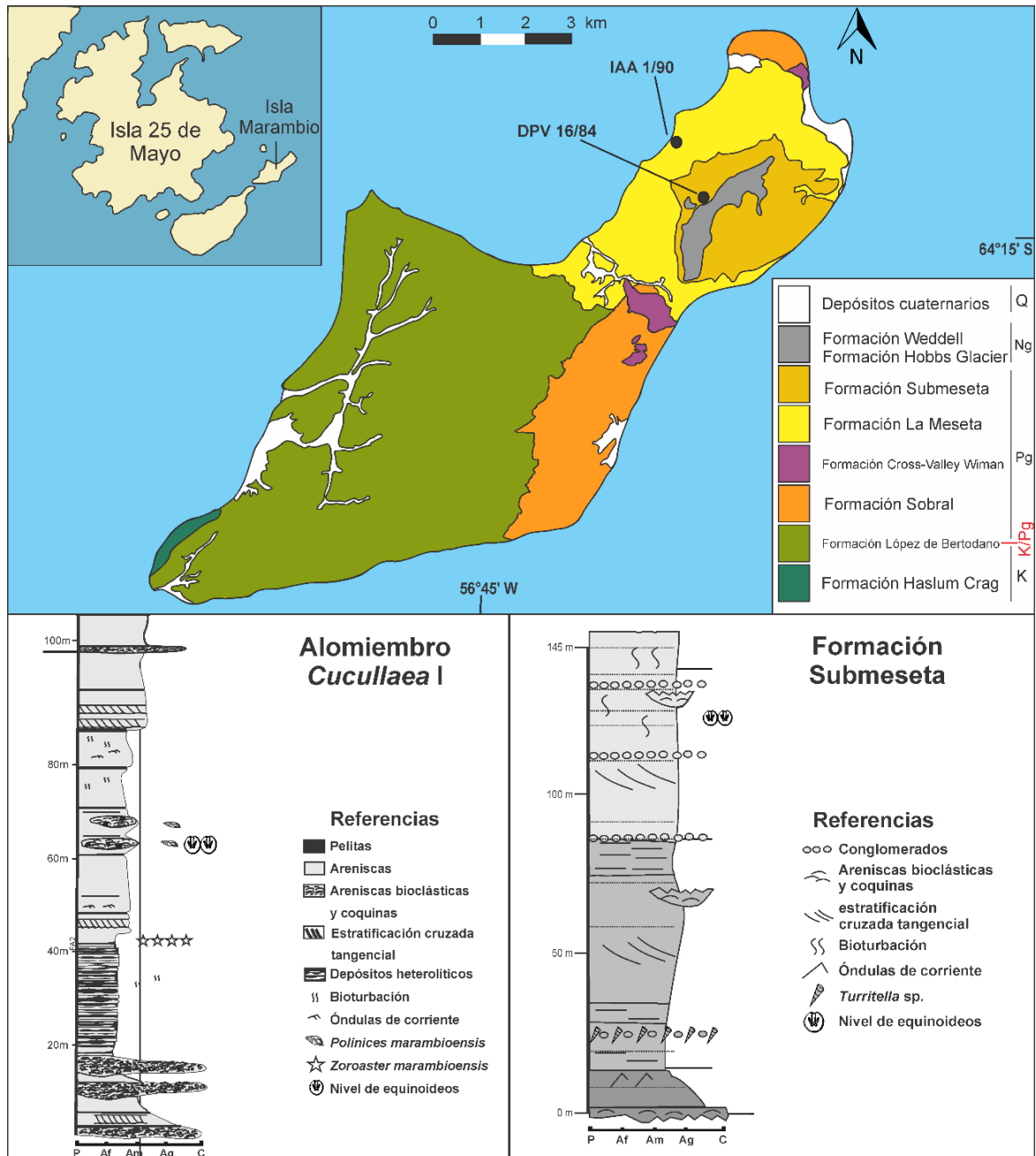


Fig. 27. Arriba: mapa geológico de la isla Vicecomodoro Marambio y su posición en la Península Antártica, mostrando la ubicación de las localidades fosilíferas (IAA 1/90 y DPV 14/86). Abajo: columna estratigráfica del Alomiembro Cucullaea I de la Formación La Meseta (izquierda) y de la Formación Submeseta (derecha).

Los materiales estudiados provienen de las formaciones La Meseta y Submeseta, y fueron recolectados en la isla Vicecomodoro Marambio (Antártida) por Silvio Casadó, Javier Gelfo y Carolina Acosta-Hospitaleche durante las CAV 2016, 2017 y 2018. Los especímenes fueron depositados en el Repositorio Antártico de Colecciones Paleontológicas



y Geológicas (RAA) del Instituto Antártico Argentino (IAA), Universidad Nacional de San Martín (UNSAM), ciudad de San Martín, Buenos Aires, Argentina, bajo los números de colección IAA-Pi-401 al IAA-Pi-407. Esta colección incluye seis ejemplares casi completos y cuatro fragmentos pobremente preservados (incluyendo dos moldes internos) de tres especímenes diferentes. Proviene de dos localidades:

1) IAA 1/90: esta localidad ubicada entre los puntos GPS S 64°14'04.672"; W 56°39'56.378" y S 64°13'57.678"; W 56°39'5.878", en la zona costera al norte de la isla Vicecomodoro Marambio. Las capas corresponden al Alomiembro Cucullaea I de la Formación La Meseta (TELM 5 de Sadler, 1988), compuesto de areniscas y pelitas con niveles muy fosilíferos. Allí se han registrado restos de vertebrados, incluyendo elasmobranquios, esfeniciformes, ungulados, marsupiales y otros mamíferos (Goin *et al.*, 1999; Cione *et al.*, 2007; Reguero *et al.*, 2013; Montes *et al.*, 2019; Acosta Hospitaleche y Reguero, 2020). En cuanto a los invertebrados, abundan las valvas desarticuladas del género *Cucullaea*, los bancos de natícidos (mayormente de los géneros *Polinices* y *Natica*) y los restos de equinodermos (Palópolo *et al.*, 2021b).

Los equinoideos estudiados en esta sección provienen de areniscas poco consolidadas, asignados al nivel 35n por Montes *et al.* (2019), asociados con bancos lenticulares portadores de ejemplares de *Natica* (Reguero *et al.*, 2013). Esta parte del alomiembro *Cucullaea* I es interpretada como depósitos de la parte distal de un estuario, dominado por mareas. Las ritmitas de tamaño arena fina y limo se interpretan como formadas por corrientes tractivas y suspensivas (Montes *et al.*, 2019).

2) La localidad DPV 14/86 se ubica en el flanco sudoccidental de la meseta, a 180 metros de la localidad ZPAL-4 (GPS POI: S 64°14'22,86"; W 56°38' 43,92"; Tambussi *et al.*, 1994). Los fósiles provienen del nivel 39 de Montes *et al.* (2013, 2019), asignados a la Formación Submeseta. Los depósitos se caracterizan por su litología arenosa uniforme, con intercalaciones de conglomerados, equivalentes a la parte superior del TELM 7 (Sadler, 1988). Montes *et al.* (2019) reconocieron a este nivel como el Alomiembro Superior de la Formación Submeseta, compuesto por areniscas finas a gruesas y gravas depositadas en una plataforma arenosa somera dominada por tormentas (Marenssi *et al.*, 1998b; Acosta



Hospitaleche *et al.*, 2017).

La localidad DPV 14/86 presenta una rica fauna de invertebrados, dominadas por veneroideos, gastrópodos y braquiópodos. También son característicos los niveles con restos de vertebrados (Gaviiformes, Gruiformes, Procellariiformes, Spheniciformes; ver Acosta-Hospitaleche y Gelfo, 2017; y trabajos allí mencionados).

Los equinoideos provenientes de esta localidad fueron colectados de la parte media de la unidad 39 y presentan moderada disolución y recristalización de sus testas, aunque conservan parte de sus espinas.

4.3: Materiales y métodos

Los ejemplares fueron transportados para su estudio en el Museo de Historia Natural de Viena, con autorización del Instituto Antártico Argentino, del Museo Argentino de Ciencias Naturales (IF-2018-58231802-APN- MACN#CONICET) y AFIP (Subrégimen de exportación temporaria sin modificación 18/073/ET2/000311/V). En su mayoría, los equinoideos poseen la superficie aboral total o parcialmente expuesta, no siendo necesario el uso de técnicas de preparación. Los especímenes hallados en areniscas medias a gruesas, moderadamente consolidadas, requirieron el uso de técnicas neumáticas y de percusión (cincales de aire comprimido y Micro Jack) para remover el sedimento sin dañar las estructuras del fósil. En algunos casos, fue imposible remover parte del sedimento que cubre la cara oral de los equinoideos, y se optó por preservar el espécimen completo y las estructuras de su cara aboral.

Los equinoideos fueron fotografiados con cámaras Nikon® D5200 y Nikon® Coolpix P6000, para ilustrar sus estructuras generales. Adicionalmente, se tomaron imágenes de estructuras puntuales y caracteres diagnósticos usando lupa binocular Zeiss® Stereo Discovery V20 con cámara Zeiss® AxioCam Mrc 5 incorporada.

Para aumentar el contraste de las fotografías tomadas de los ejemplares IAA-Pi-401 al 407, se utilizó una solución de glicerina líquida y agua destilada al 50%. Se colocó una pequeña cantidad en las superficies a fotografiar y se tomaron las imágenes en húmedo. Al

finalizar el proceso de toma de imágenes, se colocaron los ejemplares en batea de ultrasonido para eliminar cualquier resto de glicerina en los fósiles.

La descripción de los fósiles se realizó siguiendo el esquema de Kier (1972). La identificación y clasificación sistemática se realizó según los trabajos de Kroh y Smith (2010), y Smith y Kroh (2011). Las medidas obtenidas de cada uno de los ejemplares se encuentran en la Tabla 2.

Tabla 2. Medidas morfométricas de los ejemplares estudiados, pertenecientes a las formaciones La Meseta y Submeseta. Referencias: TL: largo de la testa, TW: ancho de la testa, TH: alto de la testa, TW/TL: relación entre el ancho y el largo de la testa, TH/TL: alto de la testa con respecto al largo de la testa, D(AD-AM): distancia entre el sistema apical y la parte más distal del margen anterior, D(LP-AM): distancia entre el margen anterior del labrum y el margen anterior en su parte más distal, AIIL: largo del ambulacro no petaloide, desde el margen anterior del sistema apical hasta la parte más anterior de la fasciola peripetaloidea, APPL: longitud de los pétalos pareados anteriores, PPPL: longitud de los pétalos pareados posteriores, APPL/PPPL: relación entre las longitudes de los pétalos pareados anteriores y los posteriores.

Ejemplar	Identificación	TL	TW	TH	TW/TL	TH/TL	D(AD-AM)	D(LP-AM)	AIIL	APPL	PPPL	APPL/PPPL
IAA-Pi401	<i>Abatus?</i> sp.	37,4	33,7	19,1	0,90	0,51	18,1	-	-	19,8	9,7	2,04
IAA-Pi402	<i>Stigmatopygus</i> cf. <i>S. andersoni</i>	43,6	42,3	20,3	0,97	0,46	21,3	18,5	-	13,7	13,7	1
IAA-Pi403a	<i>Schizaster?</i> sp.	-	-	39,5	-	-	-	-	-	32,6	13,9	2,34
IAA-Pi403c	<i>Schizaster?</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	23,8	-	-
IAA-Pi404	<i>Stigmatopygus</i> cf. <i>S. andersoni</i>	46,2	42,5	-	0,92	-	21,9	19,2	-	12,6	-	-
IAA-Pi405	<i>Stigmatopygus</i> cf. <i>S. andersoni</i>	46,7	43,3	-	0,93	-	22,7	-	-	12,4	12,4	1
IAA-Pi406	<i>Abatus?</i> sp.	55,3	56,3	27,7	1,01	0,5	28,3	14	25,5	24,3	11,9 7,3	2,04
IAA-Pi407	<i>Stigmatopygus</i> cf. <i>S. andersoni</i>	31,2	-	-	-	-	15	-	8,6	7,3		1

4.4: Paleontología Sistemática

Subphylum Echinozoa Haeckel in Zittel, 1895
Clase Echinoidea Leske, 1778
Subclase Euechinoidea Bronn, 1860
Infraclase Irregularia Latreille, 1825
Orden Echinolampadacea Mongiardino Koch et al., 2018
Suborden Cassiduloida L. Agassiz & Desor, 1847
Familia Faujasidae Lambert, 1905
Subfamilia Stigmatopyginae Smith y Wright, 2000

Género *Stigmatopygus* d'Orbigny, 1856

Especie tipo: *Stigmatopygus galeatus* d'Orbigny, 1856, p. 332 por denominación de Lambert & Thiery, 1921, p. 363.

Distribución geográfica y estratigráfica: Cretácico Tardío (Campaniano) a Oligoceno temprano (Rupeliano) de Europa, África, India, Pakistán, Madagascar, Patagonia Argentina y Antártida.

Stigmatopygus cf. S. andersoni

Figuras 28-29

Distribución geográfica y estratigráfica de Stigmatopygus cf. S. andersoni: Localidad IAA 1/90 (Reguero *et al.*, 2013), nivel 35, facies de areniscas con gasterópodos asignados a *Natica* (Montes *et al.*, 2013), Alomiembro Cucullaea I, Formación La Meseta, Eoceno de la isla Vicecomodoro Marambio, Antártida.

Descripción: Testa cuadrangular o suavemente redondeada (Fig. 28G). Largo de la testa (TL): 31,2-46,7 mm. Ancho de la testa con respecto al largo de la misma (TW/TL): 0,92-0,97 mm. Alto de la testa (TH): 20,3 mm, aproximadamente 47% del largo de la testa (TH/TL=0,47). Superficie aboral inflada (Figs. 28C, F), superficie oral cóncava (Fig. 28B). Parte posterior de la testa con superficie truncada oblicuamente (Figs. 28 F-G). Sistema apical central o ligeramente anterior, ubicado a 15-22,7 mm del margen anterior (aproximadamente 48% del largo de la testa), tetrabasal, con cuatro gonoporos bien desarrollados (Fig. 27A-B).

Ambulacros petaloides similares en tamaño, largo de los pétalos aproximadamente igual al 23-31% del largo de la testa (Figs. 28G, 29A, C). El pétalo impar III es ligeramente

más largo que los otros (Figs. 28G, 29C). Pétalos cerrados en su porción distal, con 44 a 48 pares de poros pareados en cada uno (Figs. 29A, C-D). Pétalos pares anteriores más divergentes que los pétalos pareados anteriores (ángulo entre los pétalos pareados anteriores: 71° - 73° ; ángulo entre los pétalos pareados posteriores: 59° - 67°). Poros ovales a subcirculares, organizados en dos hileras a cada lado de las zonas petaloides, zona interporífera angosta (Figs. 28G, 29A, C). Parte central de los pétalos con poros más grandes y zona interporífera relativamente más anchas. Poros circulares, pequeños e individuales en las placas ambulacrales por fuera de las zonas petaloides. Zonas interambulacrales 2 a 3 veces más anchas que las zonas ambulacrales (Figs. 28-29).

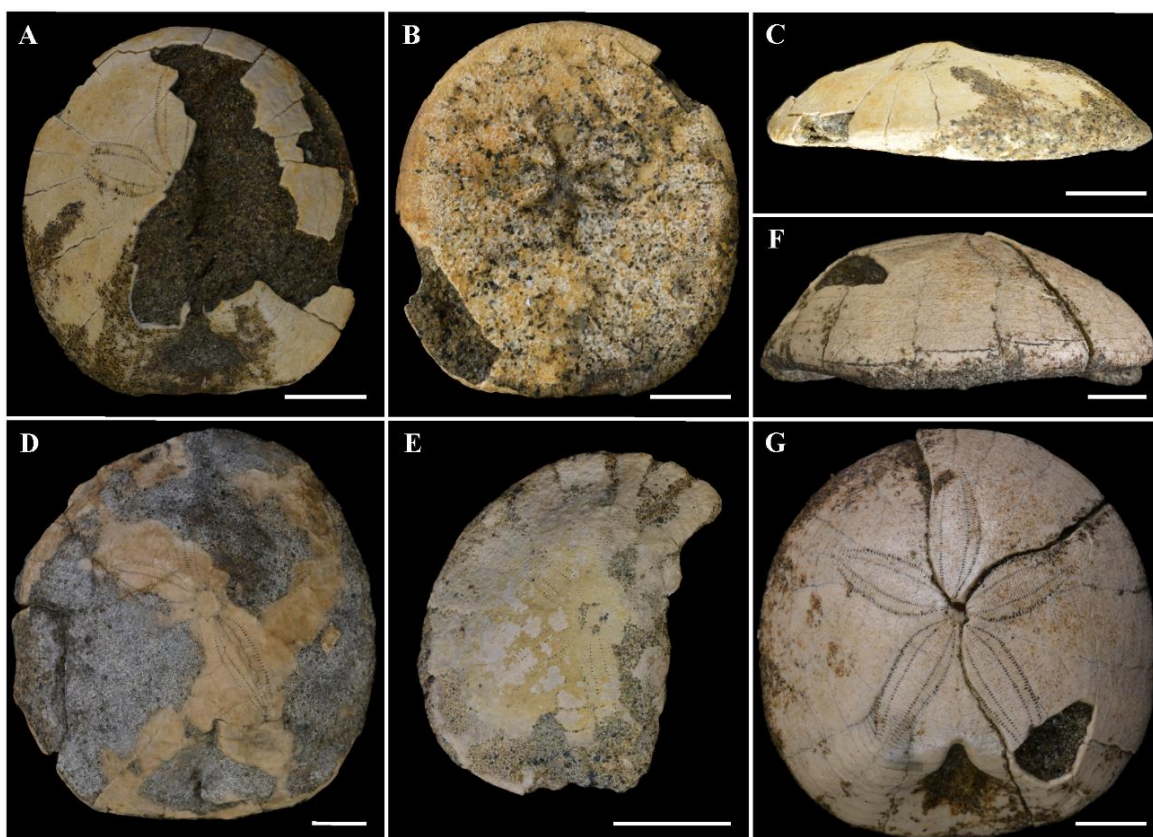


Fig. 28. *Stigmatopygus* cf. *S. andersoni*. A-C: IAA-Pi-404. A: superficie aboral; B: zona oral; C: vista lateral. D: IAA-Pi-405, en vista aboral. E: superficie aboral de IAA-Pi-407. F-G: IAA-Pi-402. F: vista lateral derecha. G: superficie aboral. Escala: 1 cm.

Periprocto visible en vista adoral, en la pared oblicua posterior, con forma de pera, más largo que ancho (Figs. 28G, 29A, C-D). Peristoma en superficie oral levemente desplazado hacia el margen anterior (42% TL desde el margen anterior), deprimido, con

cinco crestas (bourrelets) radiales bien definidas (Figs. 28B, 29E). Los surcos alimentarios de la zona ambulacral parecen más profundos en cercanías del peristoma.

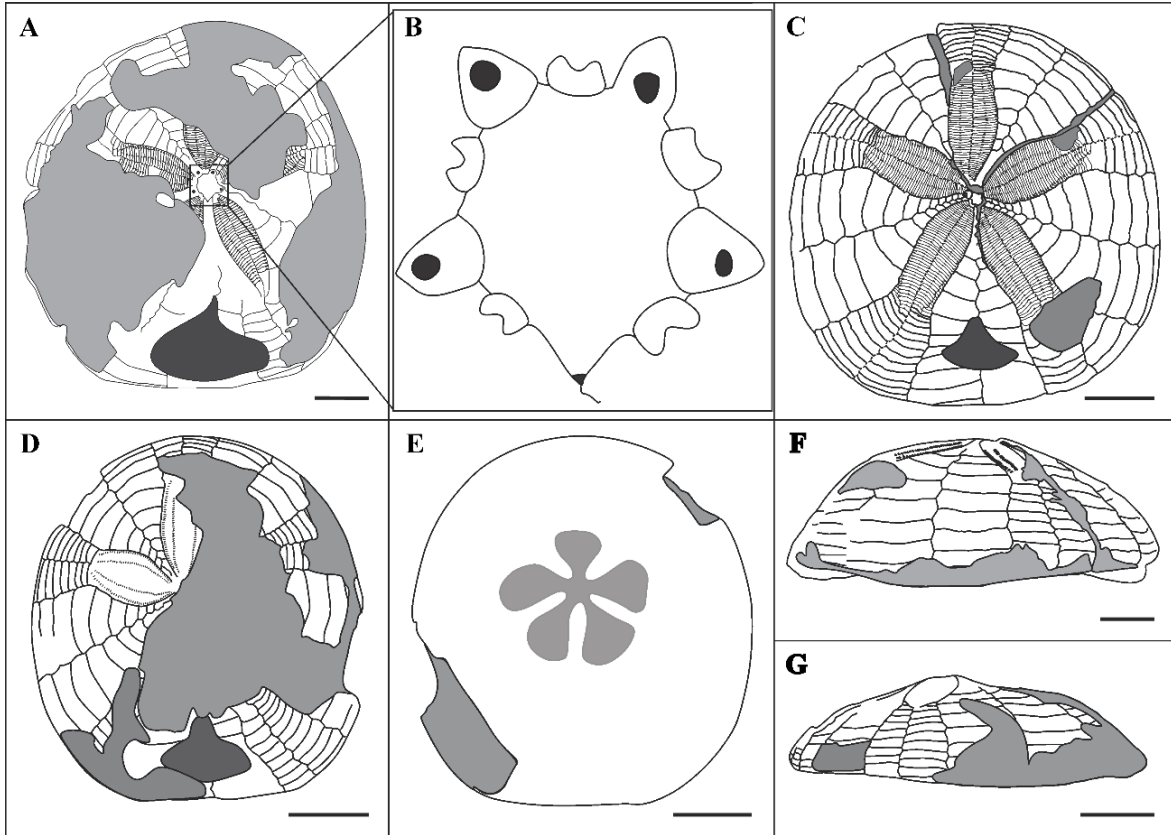


Fig. 29. *Stigmatopygus* cf. *S. andersoni*. Diagramas de la testa de los ejemplares estudiados. A: superficie aboral de IAA-Pi-405. B: Detalle del sistema apical tetrabasal de IAA-Pi-405. C: vista aboral de IAA-Pi-402. D: superficie aboral de IAA-Pi-404. E: Zona oral de IAA-Pi-404. F: vista lateral derecho de IAA-Pi-402. G: IAA-Pi-404, en vista lateral izquierda. Escala: 1 cm.

Materiales: tres ejemplares casi completos. Dos de ellos con la cara aboral bien preservada (IAA-Pi-402 y IAA-Pi-405) y uno con la zona aboral parcialmente cubierta de sedimento, pero la zona oral moderadamente bien preservada (IAA-Pi-404). Un ejemplar adicional, que consta de la mitad izquierda, en buen estado de preservación (IAA-Pi-407).

Comentarios: El género *Stigmatopygus* se caracteriza por poseer una testa cuadrangular o levemente redondeada, con la superficie oral cóncava. Posee sistema apical subcentral, tetrabasal, con cuatro gonoporos. Los ambulacros son petaloides y similares en tamaño. Las placas ambulacrales poseen poros pareados en los pétalos e individuales en las zonas ambulacrales por fuera de las zonas petaloides. Estas características permiten asignar los ejemplares estudiados al género *Stigmatopygus*.



Stigmatopygus cf. *S. andersoni* presenta periprocto supramarginal, con forma de pera, más largo que ancho, peristoma anterior, circular, deprimido, con cinco protuberancias en forma de cordón (“*bourrelets*”). Estas características son muy similares a las de *Stigmatopygus andersoni* (Lambert, 1910) y al material descrito por McKinney et al., (1988) para la isla Vicecomodoro Marambio.

Lambert (1910), en la descripción original de la especie del Eoceno de Antártida, no designa un holotipo, y tampoco identifica el material ilustrado en las figuras 34-37 con número de colección, lo que hace imposible su localización para posteriores comparaciones de materiales. Sin embargo, de acuerdo al texto y las ilustraciones de la publicación, se puede determinar que *Stigmatopygus* cf. *S. andersoni* difiere de *S. andersoni* (Lambert, 1910) por la presencia de dos zonas bien diferenciadas conformando el periprocto en forma de pera (una parte inferior ensanchada y una parte superior con una protuberancia angosta y alargada). Además, la testa de *Stigmatopygus* cf. *S. andersoni* es menos alta e hinchada, y la superficie subanal deprimida está bien definida y es más ancha en los ejemplares estudiados por Lambert (1910). Por otro lado, los ejemplares estudiados son similares a los de *Stigmatopygus andersoni* descritos por McKinney et al. (1988), aunque más pequeños y con la parte superior del periprocto más alargada.

Otra especie del género con la cual podría compararse el material descrito en esta tesis es *Stigmatopygus posthumus* (Parma, 1989), originalmente asignada a *Platipygus* (ver Smith y Kroh, 2011). Esta especie es abundante en depósitos del Mioceno temprano de la provincia de Santa Cruz, Argentina (formaciones Chenque, Monte León y El Chacay). Los ejemplares estudiados en la presente tesis son mucho más pequeños, con testas menos hinchadas y superficie oral netamente cóncava (a diferencia de los ejemplares patagónicos que presentan superficie oral más recta). Por otra parte, los ejemplares patagónicos poseen el peristoma en posición más anterior y con surcos y crestas orales más desarrollados. No se pueden evaluar las diferencias entre los patrones de tuberculación en la superficie aboral ya que, en su mayoría, no están preservados en los ejemplares de la isla Vicecomodoro Marambio.

Por último, *Stigmatopygus* cf. *S. andersoni* se diferencia de *Stigmatopygus lamberti* porque esta última posee una corona más grande y alta, con superficie oral plana, surcos y



crestas orales con forma dentada, superficie posterior truncada casi verticalmente, periprocto supramarginal más grande y depresión subanal ensanchada.

Orden Spatangoida L. Agassiz, 1840
Suborden Paleopneustina Markov & Solovjev 2001
Familia Schizasteridae Lambert, 1905
Género *Abatus* Troschel, 1851

Especie tipo: Spatangus (Tripylus) cavernosus Philippi, 1845, p. 435, por designación original.

Distribución geográfica y estratigráfica: Eoceno y Reciente de las zonas antárticas y subantárticas.

Abatus? sp.

Figura 30

Distribución geográfica y estratigráfica: Localidad DPV 14/86 (Reguero *et al.*, 2013), nivel 39 (Montes *et al.*, 2013), Alomiembro Submeseta III, Formación Submeseta. Eoceno (Bartoniano superior - Priaboniano), isla Vicecomodoro Marambio, Antártida.

Descripción: Testa subcircular, deprimida, un poco más ancha que larga (Figs. 30A-C). Largo de la testa (TL) casi equivalente al ancho (TW) de la misma (TL: 37,4-55,3 mm; TW: 33,7-56,3 mm; TW/TL: 0,91-1,01), ancho máximo de la testa posterior al centro (Figs. 30A, C). Alto de la testa (TH) equivalente a la mitad del largo (TH: 19,1-27,7 mm; TH/TL ~0,5). Alto máximo de la testa anterior al centro, en la cresta ubicada entre los pétalos pareados posteriores (Figs. 30D-F). Superficie posterior truncada. Superficie oral plana, con una protuberancia suave en la zona subanal, por detrás del plastrón (Fig. 30B).

Sistema apical centrado o levemente desplazado hacia el margen anterior (distancia al margen anterior: 18,1-28,3 mm; 48-59% TL). Zona ambulacral impar (III) no petaloide, mucho más larga que las demás, ancha y hundida, formando una muesca profunda en el margen anterior (Figs. 30A-C). Pétalos pareados anteriores largos (19,8-24,3 mm; ~ 53% de TL), más angostos que los pétalos anteriores, muy divergentes (ángulo entre los pétalos

pareados anteriores: 116° - 118°). Pétalos pareados posteriores cortos (9.7-11.9 mm; $\sim 26\%$ de TL), ovales, angostos, deprimidos, con un ángulo de divergencia de 65° - 67° y una cresta prominente entre ambos (Fig 30D-E).

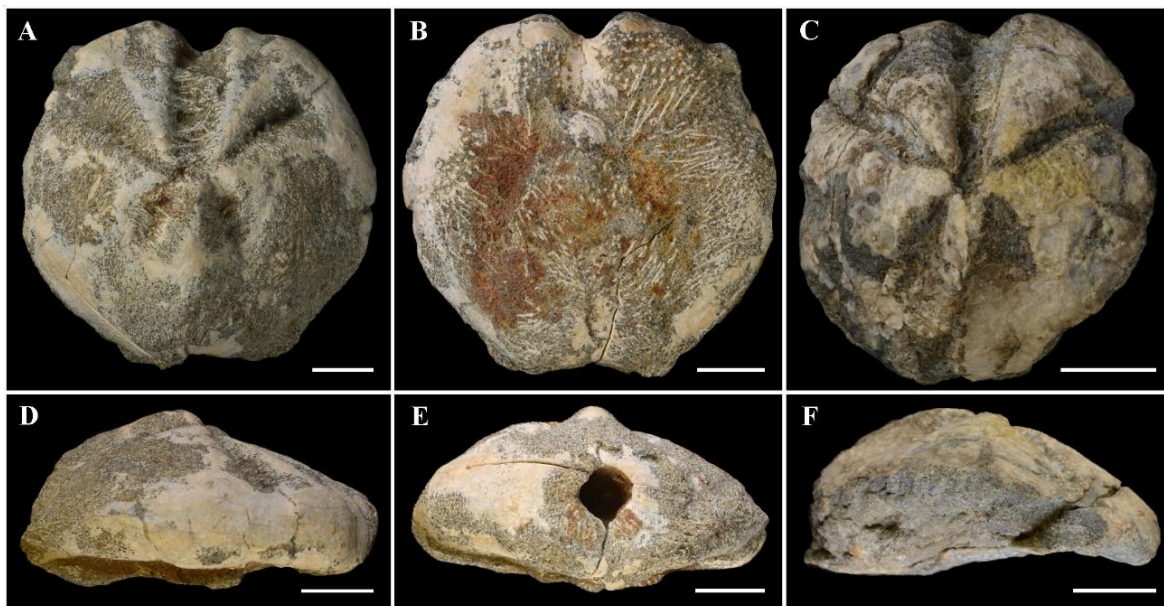


Fig. 30. *Abatus?* sp. A-B: IAA-Pi-406, A: superficie aboral; B: vista oral. C: IAA-Pi-401, en vista aboral. D-E: IAA-Pi-406, D: superficie lateral derecha; E: vista posterior. F: zona lateral derecho de IAA-Pi-401. Escala: 1 cm.

Peristoma anterior, ubicado a 14 mm del margen anterior ($\sim 25\%$ de TL), deprimido, más ancho que largo (Fig. 30B). Labrum ancho, proyectándose anteriormente, con un labio bien diferenciado. Periprocto posterior, en una superficie truncada casi vertical, circular, de 7.3 mm de diámetro aproximado (Fig. 30E). Fasciolas peripetaloides no preservadas.

Espinas finas y puntiagudas preservadas en posición de vida en la superficie aboral de los ambulacros II, III y IV, de 3-5 mm de largo (Figs. 30A, C). La superficie oral está cubierta de grupos de espinas puntiagudas y finas, la mayoría dirigidas al centro de la testa, de aproximadamente 6-9 mm de largo (Fig. 30B).

Materiales: Dos ejemplares prácticamente completos. El ejemplar IAA-Pi- 406 está moderadamente bien preservado, pero con sedimento muy consolidado adherido alrededor de la testa, haciendo casi imposible su limpieza sin dañar caracteres importantes de los osículos. El espécimen IAA-Pi-401 posee preservada solamente la superficie aboral



parcialmente disuelta, fracturada y recristalizada (lo que impide ver la tuberculación y las fasciolas).

Comentarios: el material estudiado está moderadamente bien preservado, pero la presencia de sedimento fino y muy consolidado entre las espinas dificulta la observación de las fasciolas y caracteres importantes de la superficie oral. Los ejemplares descritos poseen testa subcircular, deprimida, con zona posterior truncada y superficie oral plana, y sistema apical centrado o levemente anterior. Se los ha identificado como pertenecientes al género *Abatus* con dudas por la presencia de pétalos pareados anteriores rectos, largos y hundidos, zona ambulacral impar (III) no petaloide, más angosta que en otros géneros de la familia, muy hundida y con muesca anterior muy desarrollada.

A pesar de que algunos caracteres importantes no están bien preservados (e.g.: fasciolas y límites de placas de la superficie oral), se los puede diferenciar de aquellos pertenecientes a *Abatus kieri* provenientes de la Formación La Meseta (McKinney *et al.*, 1988), ya que tienen pétalos pareados anteriores más largos y divergentes, pétalos pareados posteriores más largos y hundidos, peristoma desplazado hacia la zona anterior, espinas más largas en zonas petaloides, y espinas primarias puntiagudas en la superficie oral.

El material también muestra similitudes con los ejemplares estudiados por Kroh (2014) procedentes de la Formación Cape Melville (Oligoceno) de la isla 25 de Mayo, asignados tentativamente a *Abatus*. *Abatus?* sp. Kroh, 2014 posee pétalos pareados posteriores cortos, angostos y muy profundos, con una cresta bien desarrollada entre ellos, al igual que el material estudiado en esta tesis. Sin embargo, los pétalos pareados anteriores son menos divergentes en los ejemplares de la isla Vicecomodoro Marambio, los cuales también presentan un ángulo mayor entre pétalos pareados posteriores, con respecto al material descrito por Kroh (2014).

Los ejemplares estudiados en esta tesis se asemejan mucho a *Abatus curvidens* Mortensen, 1936; *A. shackletoni* Koehler, 1911 y *A. cavernosus* Philippi, 1845, especies recientes que habitan en el océano Antártico. Sin embargo, al ser imposible la observación

de la fasciola peripetaloidea y los osículos del sistema apical, no es posible asignar el material a una especie particular dentro del género.

Género *Schizaster* L. Agassiz, 1836

Especie tipo: *Schizaster studeri* L. Agassiz, 1836, p. 185, según reglamento del ICZN, 1948.

Distribución geográfica y estratigráfica: Eoceno a Reciente, cosmopolita.

Schizaster? sp.

Figuras 31-32

Distribución geográfica y estratigráfica: Localidad IAA 1/90 (Reguero *et al.*, 2013), nivel 35 (Montes *et al.*, 2013), Alomiembro *Cucullaea* I, Formación La Meseta. Eoceno, isla Vicecomodoro Marambio, Antártida.

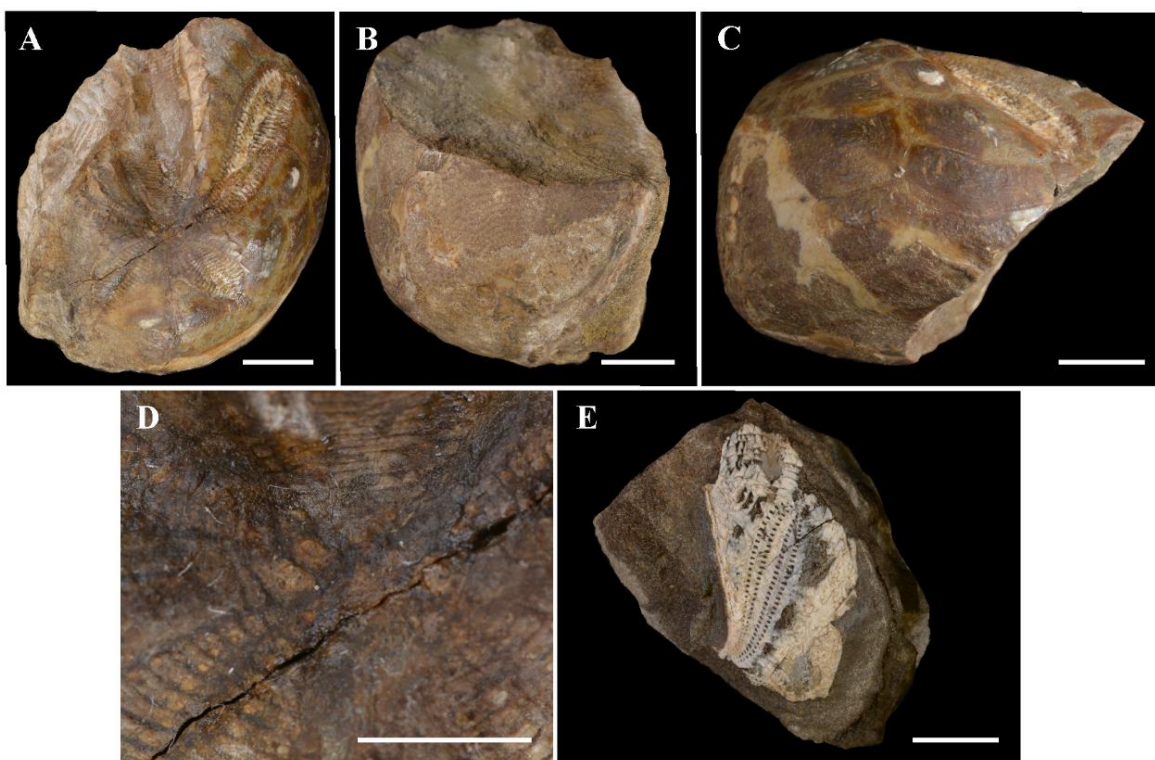


Fig. 31. *Schizaster?* sp. A-D: IAA-Pi-403a. A: superficie aboral; B: zona oral; C: vista lateral derecha; D: detalle del sistema apical etmolítico, con 4 gonoporos. E: IAA-Pi-403c. Escala: A-C, E: 1 cm; D: 0,4 cm.

Descripción: Testa globosa, circular y alta (Figs. 31A, C, 32C). Las medidas de la testa no pudieron obtenerse, ya que el ejemplar está roto. Sistema apical posterior al centro,



etmolítico, con cuatro gonoporos grandes y circulares (Figs. 31A, D, 32A-B). Placa madreporica bien diferenciada (Fig. 32B). Placas interambulacrales 2-4 veces más grandes que las placas ambulacrales (Fig. 32A-C).

Ambulacro III no petaloide, más ancho que el resto, muy hundido, zona interporífera ancha (Figs. 31A, 32A). Pétalos pareados anteriores (II y parte del IV) largos (23,8-32,6 mm), poco profundos, moderadamente anchos, con su tercio proximal poco divergente, pero tercio distal curvado hacia las zonas laterales (ángulo entre los pétalos pareados anteriores: 93° ; Figs. 31A, 32A). Dos filas de aproximadamente 35 poros pareados en pétalo II, ovals y pequeños, zona interporífera angosta (Figs. 32A, D).

Pétalos pareados posteriores, aproximadamente 43% del largo de los pétalos pareados anteriores, ovals, cortos, muy hundidos y divergentes (ángulo entre pétalos pareados posteriores: 115° ; Figs. 31A, 32A). Dos filas de 19 poros pareados, subcirculares a ovals, pequeños, zona interporífera angosta.

Peristoma, periprocto y fasciolas no preservadas.

Materiales: dos fragmentos de dos individuos diferentes. Uno de ellos consiste de un molde interno de la mitad derecha de la testa en zona aboral, con el sistema apical, el ambulacro III y los pétalos II y I bien preservados (IAA-Pi-403a). El otro material corresponde al pétalo II y una porción pequeña del pétalo I, fragmentado y recristalizado, pero reteniendo caracteres importantes de los poros pareados.

Comentarios: el material aquí descrito está preservado como moldes internos. Por esta razón, es imposible observar patrones de tuberculación, forma y tamaño de las placas de la superficie oral y caracteres de las fasciolas. Sin embargo, el hecho de que el sistema apical esté bien preservado brinda información para asignar tentativamente los especímenes a *Schizaster*.

Esta asignación tentativa también está soportada por la presencia de material con características similares en localidades aledañas dentro de la isla. Estas características son: (i) sistema apical etmolítico posterior al centro de la testa, (ii) presencia de cuatro gonoporos

circulares y grandes, (iii) placa madreporica bien diferenciada, y (iv) pétalos pareados anteriores largos y curvados en su tercio distal.

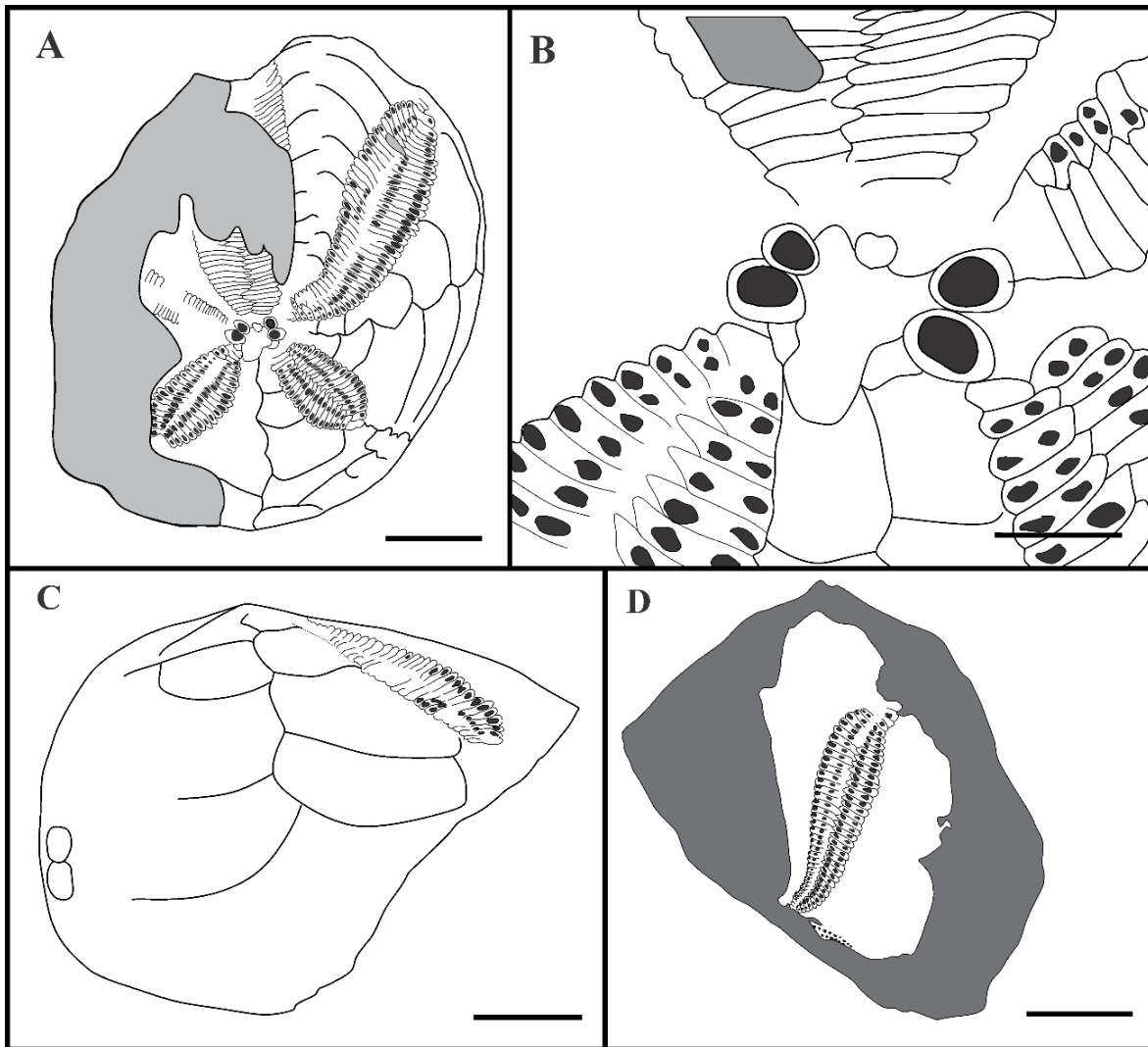


Fig. 32. *Schizaster?* sp. Diagrama de distribución de las placas de la testa. A-D: IAA-Pi-403a. A: superficie aboral; B: zona oral; C: vista lateral derecha; D: detalle del sistema apical etmolítico, con 4 gonoporos y placa madreporica extendida posteriormente. E: IAA-Pi-403c. Escala: A-C, E: 1 cm; D: 0,4 cm.

El género *Schizaster* difiere de *Brisaster* principalmente por la cantidad de gonoporos (cuatro en *Schizaster*, tres en *Brisaster*), posición del sistema apical (más posterior en *Schizaster*), forma y disposición de los pétalos pareados posteriores (más cortos y divergentes en *Schizaster*), y ancho del ambulacro III (más angosto en *Brisaster*). El género *Schizaster* está presente en el Oligoceno y Mioceno de las provincias de Santa Cruz y Río Negro (De Loriol, 1902; Zinsmeister, 1981; Chiesa y Camacho, 2001, entre otros).

4.5: Discusión

El material estudiado en este capítulo pertenece a tres géneros, previamente identificados en sucesiones antárticas (Lambert, 1910; McKinney *et al.*, 1988; Kroh, 2014). Debido a los sucesivos cambios en la estratigrafía y la falta de sistemas de posicionamiento geográfico precisos en las primeras expediciones, la posición geográfica y estratigráfica de los hallazgos previos permanecen en muchos casos relativamente imprecisos. Para poder comprender la distribución geográfica de cada género a lo largo del tiempo, se actualizaron, para cada registro, los nombres de las formaciones, la edad de los afloramientos, la localización geográfica precisa y los nombres específicos aceptados (Tabla 3). Estos datos fueron agrupados por género y edad, y utilizados para la creación de mapas que faciliten la visualización de los datos obtenidos (Fig. 33).

Los ejemplares de *Stigmatopygus* y *Schizaster* hallados en el Eoceno de Antártida son muy similares a aquellos pertenecientes a los mismos géneros que fueron descritos en sedimentos aflorantes en el sur de la Patagonia Argentina (Tabla 4). En el caso del género *Stigmatopygus*, conocido para el Eoceno de la Formación La Meseta (McKinney *et al.*, 1988, este trabajo) y el Oligoceno de las formaciones San Julián y El Chacay en la provincia de Santa Cruz, Argentina (Parma, 1984 y Chiesa *et al.*, 1995, respectivamente), se pueden diferenciar solo por el tamaño (Tabla 2).

Los representantes del género *Schizaster* son comunes en el Oligoceno de Patagonia, en las formaciones San Julián (Ihering, 1897; de Loriol, 1902; Ortmann, 1902; Lambert, 1903; Zinsmeister, 1981) y Río Foyel (Chiesa y Camacho, 2001) de las provincias de Santa Cruz y Río Negro, respectivamente. Aunque la primera descripción de materiales correspondientes a este género estaba muy incompleta (Ihering, 1897), los trabajos subsecuentes, basados sobre ejemplares de la localidad Oven Point, Santa Cruz, confirmaron la presencia del género en Patagonia (Ortmann, 1902; de Loriol, 1902; Lambert, 1903). Su presencia también es referida en rocas aflorantes en las márgenes del río Santa Cruz, en estratos que actualmente se asignan a la Formación Monte León (Mioceno temprano, provincia de Santa Cruz).

Tabla 3. Registro actual de los géneros *Abatus*, *Stigmatopygus* y *Schizaster*, para el Eoceno-Mioceno de Patagonia Argentina y Antártida.

Género	Publicación	Localidad	Formación	Edad	Colección
<i>Abatus</i>	McKinney <i>et al.</i> , 1988	Isla Marambio	La Meseta	Eoceno	USNM 416180
	Kroh, 2014	Lions Rump, Isla 25 de Mayo	Polonez Cove	Oligoceno	ZPAL E.11/2a-c, ZPAL E.11/3
	Palópolo <i>et al.</i> , 2021	IAA 1/90, Isla Marambio	La Meseta	Eoceno	IAA-Pi 401, 406
<i>Schizaster</i>	Ortmann, 1902	San Julián, Oven Point, Santa Cruz	San Julián	Oligoceno tardío	Desconocido
	De Loriol, 1902	Bajo de San Julián, Pan de Azúcar, Santa Cruz	San Julián	Oligoceno tardío	Desconocido
	Lambert, 1903	Punta Nava, Santa Cruz	Chenque	Mioceno temprano	Desconocido
	Lambert, 1910	Bahía Pingüino, Isla Marambio	La Meseta	Eoceno	Desconocido
	Bernasconi, 1959	Punta Nava, Bahía Mazarredo, Punta Casamayor, Bajo de San Julián, Santa Cruz	San Julián y Chenque	Oligoceno tardío a Mioceno temprano	MACN-Pi 3924, 3984, 3988, 4523, 4524
	Zinsmeister, 1981	Punta Casamayor, Santa Cruz	Chenque	Mioceno temprano	FMNH P 22291
	Jesionek-Szymańska 1987	Península Melville, Isla 25 de Mayo	Cape Melville	Mioceno temprano	ZPAL E IV/5
	Chiesa y Camacho, 2001	Estancia Troncoso, Río Negro	Río Foyel	Oligoceno temprano	CIRGEO-PI 2786
	Palópolo <i>et al.</i> , 2021	IAA1/90, Isla Marambio	La Meseta	Eoceno	IAA-Pi403a, c
<i>Stigmatopygus</i>	Ortmann, 1902	Lago Pueyrredón, Santa Cruz	Estancia 25 de Mayo	Mioceno temprano	Desconocido
	De Loriol, 1902	Punta Casamayor, Santa Cruz	Chenque	Mioceno temprano	Desconocido
	Lambert, 1903	Punta Casamayor, Santa Cruz	Chenque	Mioceno temprano	Desconocido
	Lambert, 1910	Bahía Pingüino, Isla Marambio	La Meseta	Eoceno	Desconocido



Género	Publicación	Localidad	Formación	Edad	Colección
<i>Stigmatopygus</i>	Bernasconi, 1959	Lago Pueyrredón, Punta Casamayor, Santa Cruz	Chenque y Estancia 25 de Mayo	Mioceno temprano	Desconocido
	McKinney <i>et al.</i> , 1988	Isla Marambio	La Meseta	Eoceno	USNM 416181(H), USNM 416182(P)
	Parma, 1989	Santa Cruz	San Julián y Estancia 25 de mayo	Oligoceno tardío a Mioceno temprano	MLP 35, 50, 1663a-b, CPBA 12877/78/79, 13880a-b, 13881/82, 14116/17
	Chiesa <i>et al.</i> , 1995	Estancia Troncoso, Río Negro	Río Foyel	Oligoceno temprano	CIRGEO-PI 2786
	Palópolo <i>et al.</i> , 2021	DPV 14/86, Isla Marambio	Submeseta	Eoceno	IAA-Pi402, 404, 405, 407

La presencia de los géneros *Stigmatopygus* y *Schizaster* en el Eoceno de Antártida y el Oligoceno-Mioceno de Patagonia sugiere que hubo una conexión marina somera entre Sudamérica y Antártida durante el Eoceno, permitiendo la migración de especies marinas de una zona a la otra (Zinsmeister, 1981). Si bien es posible inferir la migración de especies hacia el norte durante el Eoceno, Saucedo *et al.*, (2013) consideraron que esta afirmación es inválida para el género *Schizaster*, ya que el mismo posee una distribución cosmopolita y su origen es considerado Mediterráneo o Tethyano. Es posible que la conexión marina entre Patagonia y Antártida se haya perdido durante la fase final de apertura del Pasaje de Drake (en el Oligoceno temprano), que permitió el inicio de la corriente circumpolar antártica y provocó un marcado descenso de la temperatura del agua en latitudes mayores a los 65° (Lawver y Gahagan, 1998; Livermore *et al.*, 2007). Estos procesos podrían haber llevado a la extinción del género *Stigmatopygus* en Antártida.

Algunas especies de equinodermos del Cenozoico de Antártida y Patagonia poseen una distribución geográfica y estratigráfica diferente a otros invertebrados, por ejemplo, gastrópodos (Pastorino, 2002a y b). Una pequeña cantidad de ellos habitan las regiones polares y circumpolares del hemisferio sur desde el Eoceno, sin mostrar cambios drásticos en su distribución desde ese período hasta la actualidad. Este parece ser el caso del género

Abatus, que habita actualmente las zonas de plataforma marina alrededor de las Islas Shetland del Sur (Díaz *et al.*, 2012).

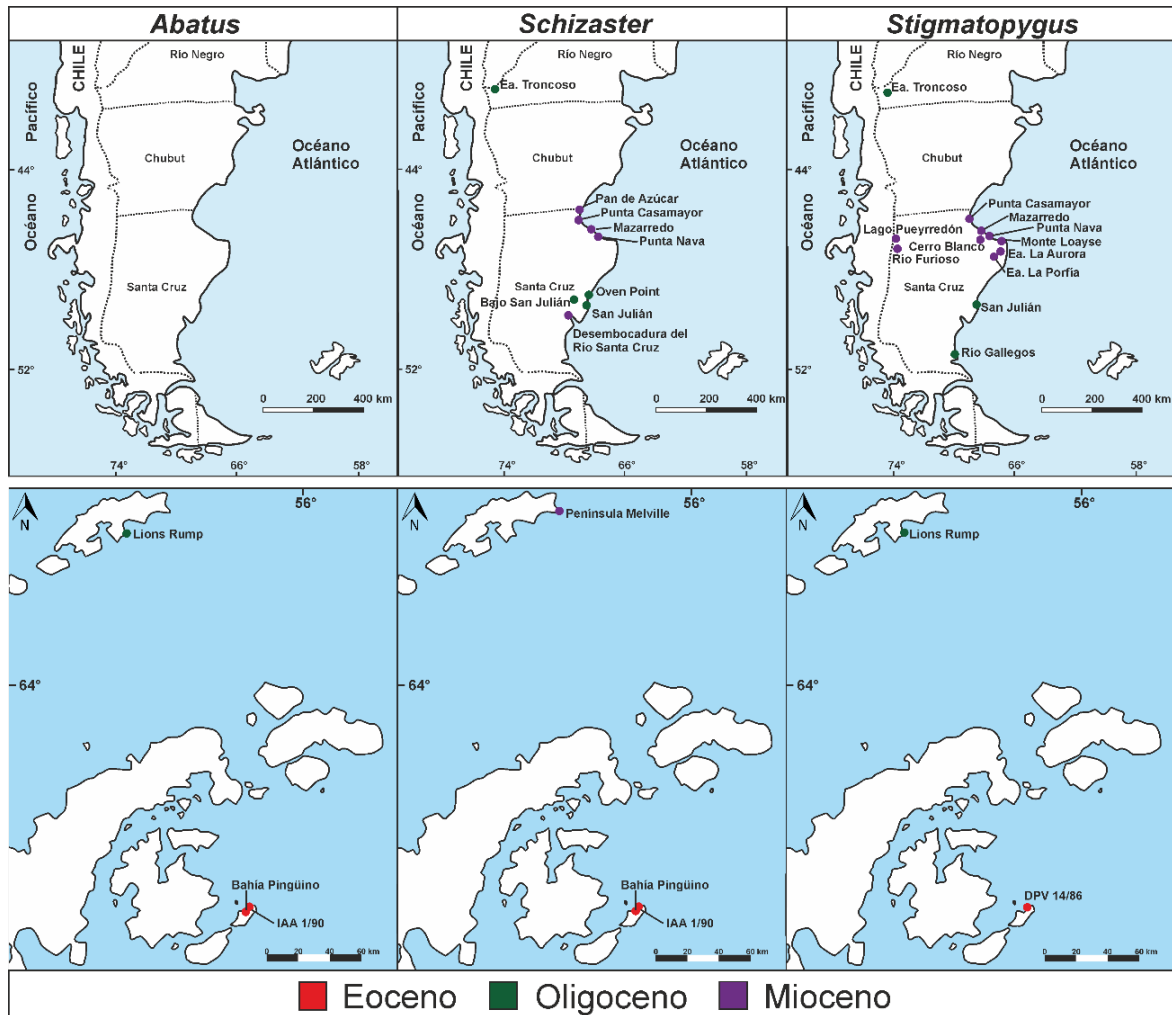


Fig. 33. Mapa general de la Patagonia y la Península Antártica, mostrando la localización de los registros de los distintos géneros estudiados.

El género *Abatus* está representado solamente por equinoideos de desarrollo directo (marsupiales), que incuban los juveniles dentro de las gónadas femeninas. También muestra muchas similitudes con algunas especies del sur de África pertenecientes a la familia Schizasteridae. Por ello se considera que el origen del género se dio por evolución divergente de la familia en el Hemisferio Sur. Sin embargo, se necesita establecer la correcta afinidad filogenética de las especies australes para establecer un patrón de distribución paleobiogeográfico y de evolución de las especies (Dudicourt *et al.*, 2005; Saucedo *et al.*, 2013).

Capítulo 5
Los equinoideos del Mioceno
de la provincia de Santa Cruz



El registro fósil de equinodermos en el Eoceno-Mioceno
de Patagonia Argentina y Antártida.
Lic. Evangelina Elizabeth Palópolo



Capítulo 5: Los equinoideos del Mioceno de la provincia de Santa Cruz

En esta sección se realiza el estudio de una asociación fósil monoespecífica de equinoideos espatangoideos de la Formación Monte León, en depósitos del Miembro Punta Entrada. Decenas de ejemplares fueron hallados en posición de vida dentro de un mismo estrato en una superficie de aproximadamente 27 m², en un afloramiento adyacente a la Ruta Nacional 3, al norte de Puerto San Julián (provincia de Santa Cruz).

Las testas de los erizos se hallaron casi completas, algunas con las espinas articuladas y asociadas a sus propias trazas, sin evidencias de transporte. A partir del análisis de facies se interpreta el ambiente depositacional como submareal, afectado por migración de bancos arenosos y aporte piroclástico.

Los erizos de mar fueron asignados a la especie *Brisaster* aff. *B. iheringi* De Loriol, 1902. Se realizaron estudios estadísticos, sedimentarios y morfométricos, que permitieron su comparación con otros registros del género en la Argentina y la interpretación de las condiciones ambientales imperantes que permitieron la colonización del fondo marino y la preservación de los restos.

5.1: Introducción

Los erizos espatangoideos son un grupo muy diverso de equinoideos irregulares cuyos primeros registros datan del Cretácico Temprano (Barremiano) (Villier *et al.*, 2004; Stockley *et al.*, 2005; Kroh y Smith, 2010). El orden Spatangoida está dividido en 25 familias que agrupan más de 170 géneros, tanto fósiles como actuales (Kroh y Mooi, 2018). Existen nueve familias dentro del grupo que sólo poseen representantes fósiles: Toxasteridae, Somaliasteridae, Plesiasteridae, Ovulasteridae, Periaasteridae, Antillasteridae, Asterostomatidae, Megapneustinae y Macropneustidae (Smith y Kroh, 2011; Kroh, 2020).

La familia Schizasteridae Lambert, 1905, está compuesta por 23 géneros aceptados y es recuperada en los estudios filogenéticos como una familia derivada dentro del orden Spatangoida (Stockley *et al.*, 2005). Su biocrón se extiende desde el Cretácico Tardío (Cenomaniano) hasta la actualidad, aunque su mayor diversificación ocurrió durante el



Cretácico Tardío (Campaniano-Maastrichtiano) y el Paleógeno temprano (Paleoceno-Eoceno). Se considera que la familia adquirió una distribución cosmopolita durante el Mioceno, ya que se registra en la mayoría de los depósitos marinos someros y presenta grandes afinidades, incluso a nivel específico (Jesionek-Szymanska, 1987; Khaksar y Moghadam, 2007; Kroh, 2007, 2010, y trabajos allí mencionados; Holmes, 2014; Stara *et al.*, 2016; Elattaar, 2018; Martínez y del Río, 2017, entre otros).

El registro más antiguo de espatangoideos en Argentina data del Maastrichtiano tardío de las provincias de Mendoza, La Pampa y Río Negro (Parma y Casadio, 2005) y se registran hasta el Mioceno tardío. La presencia del orden Spatangoida en Patagonia, se conoce desde finales del siglo XIX y principios del siglo XX (von Ihering, 1897; de Loriol, 1902; Ortmann, 1902; Bernasconi, 1959). Recientemente, una serie de trabajos dieron a conocer nuevos registros de este grupo en Argentina y Uruguay (Parma y Casadio, 2005; del Río *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2011; Parma, 2012; Martínez y del Río, 2017; Palópolo *et al.*, 2021a).

En cuanto a la biología y hábitos de vida, la mayoría de las especies del orden Spatangoida, son infaunales y habitan en fondos blandos de todos los océanos y en un amplio rango de profundidades (Stockley *et al.*, 2005). Poseen distintas adaptaciones morfológicas que los hacen excelentes excavadores de sedimento no consolidado, principalmente arena media a fina, para lo cual utilizan la cubierta de espinas (De Gibert y Goldring, 2007, 2008), generando trazas características (e.g. *Scolicia* y *Bichordites*) con alto potencial de preservación en el registro fósil (Belaústegui *et al.*, 2017).

El esqueleto de los erizos espatangoideos está compuesto por una serie de placas de calcita con alto contenido de magnesio, muy finas, pero articuladas más o menos firmemente entre sí. Esto, sumado a la forma globosa del cuerpo, los hace propensos a la rotura, fragmentación y, en menor medida, desarticulación, con un mínimo de transporte. Sin embargo, el registro fósil de este grupo es mucho más abundante y variado que el de los equinoideos irregulares, probablemente porque sus hábitos excavadores les brinda protección *post mortem* (Kier, 1977).

La buena preservación de tafofacies con asociaciones dominadas por espatangoideos es resultado de diversos factores sedimentarios y tafonómicos (Mancosu y Nebelsick, 2016;

y trabajos allí mencionados), como:

- Enterramiento rápido y definitivo por una columna espesa de sedimento fino.
- Enterramiento final en vida o pocos días después de la muerte.
- Ambiente disódico o anódico que impide la descomposición del tejido blando.
- Baja temperatura del agua.
- Poca circulación de fluidos que pudieran disolver el esqueleto.
- Escasa o nula compactación.
- Escasa bioturbación posterior al enterramiento.

Las asociaciones fósiles dominadas por erizos irregulares han sido registradas y estudiadas en afloramientos del Cenozoico de todo el mundo (Kroh y Nebelsick, 2003; Mancosu *et al.*, 2015; Mancosu y Nebelsick, 2017; Carmona *et al.*, 2020; Palópolo *et al.*, 2021a; y trabajos allí mencionados).

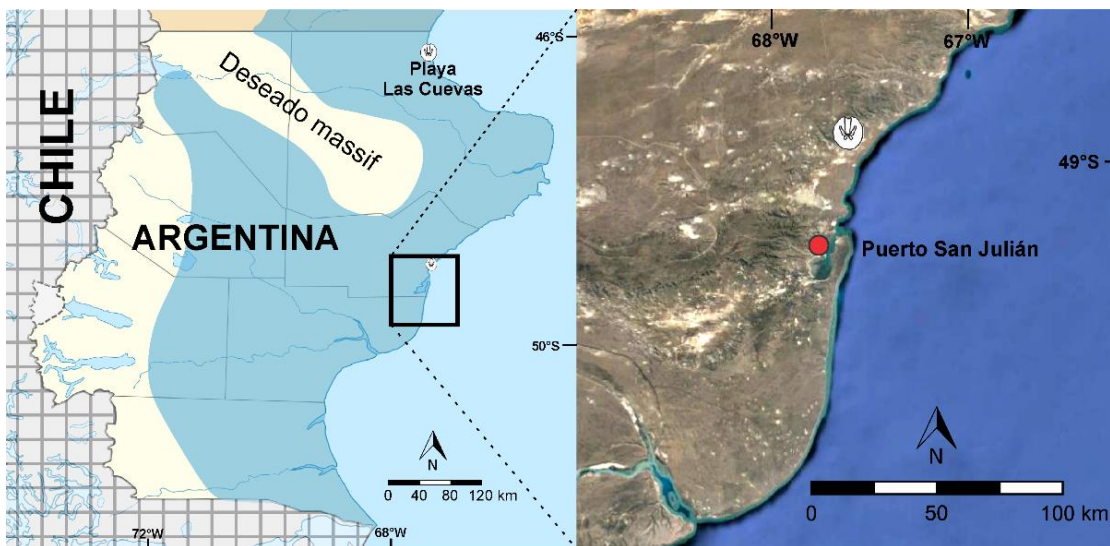


Fig 34. Mapa de la localidad fosilífera. A: Mapa general de la provincia de Santa Cruz, mostrando las líneas de costa hipotéticas durante la transgresión marina del Mioceno temprano. B. imagen satelital del área. El punto rojo muestra la localización de la ciudad de Puerto San Julián, y el símbolo del equinoideo indica la localidad del hallazgo. Datos del mapa: Google 2020©, DataSIO, NOAA, U.S. Navy, NGA, GEBCO, Imagen Landsat/Copernicus.

5.2: Marco geológico

Los fósiles estudiados en esta sección fueron colectados en un afloramiento de la Formación Monte León ubicado en el margen este de la Ruta Nacional 3, aproximadamente



40 km al norte de la ciudad de Puerto San Julián (Fig. 34).

Las rocas marinas del Mioceno temprano expuestas en la costa de Santa Cruz, al sur del Macizo del Deseado pertenecen a la Formación Monte León (Bertels, 1970). El gran contenido piroclástico de la unidad proviene del vulcanismo andino contemporáneo, dado en el arco magmático ubicado al oeste de Argentina (Crawford *et al.*, 2008). La Formación Monte León contiene diversas concentraciones de macrofósiles de invertebrados (del Río, 2004; Parras y Griffin, 2009; Casadio y Griffin, 2009; Parras *et al.*, 2012; Parras y Cuitiño, 2018; Pineda-Salgado *et al.*, 2018), depositadas en ambientes muy variados, desde planicie costera (Echevarría, 2002) hasta prodeltas o lagunas hipersalinas (Olivera *et al.*, 1994).

En localidades ubicadas más al sur, Parras y Griffin (2009) infirieron para la Formación Monte León un ambiente de plataforma proximal, variando de zonas submareales en la base a intermareales en el techo. Específicamente, las rocas que contienen los schizastéridos están incluidas en la parte inferior de la Formación Monte León, de acuerdo con el marco estratigráfico propuesto por Panza *et al.* (1994) y Parras *et al.* (2012). Las secciones delgadas muestran que el contenido piroclástico es dominante en el estrato donde fueron hallados los equinoideos, pudiéndose observar en forma de fragmentos de vidrio volcánico parcial o totalmente desvitrificado, y arcilla formada por la alteración del material piroclástico.

La sucesión donde se colectaron los restos es el resultado de la sedimentación en ambiente submareal en presencia de actividad volcánica explosiva continua y de gran intensidad (Crawford *et al.*, 2008). Las estructuras sedimentarias presentes, tales como estratificación cruzada de gran escala, separadas por superficies subhorizontales bien consolidadas, y las trazas reconocidas indicarían la migración de dunas submareales en ambiente marino abierto dominado por corrientes mareales (Fig. 35). En este tipo de ambientes, las condiciones energéticas raramente permiten el desarrollo de comunidades bentónicas taxonómicamente diversas (Desjardins *et al.*, 2012).

En el caso de migración constante, el tiempo de condiciones de baja energía es corto (Pollard *et al.*, 1993), por lo cual se registra la actividad de organismos oportunistas adaptados a ambientes de alta energía. La presencia de los equinoideos y la relativa

diversidad de las trazas permitirían relacionar estos niveles con eventos de estabilidad de las dunas (Desjardins *et al.*, 2012).

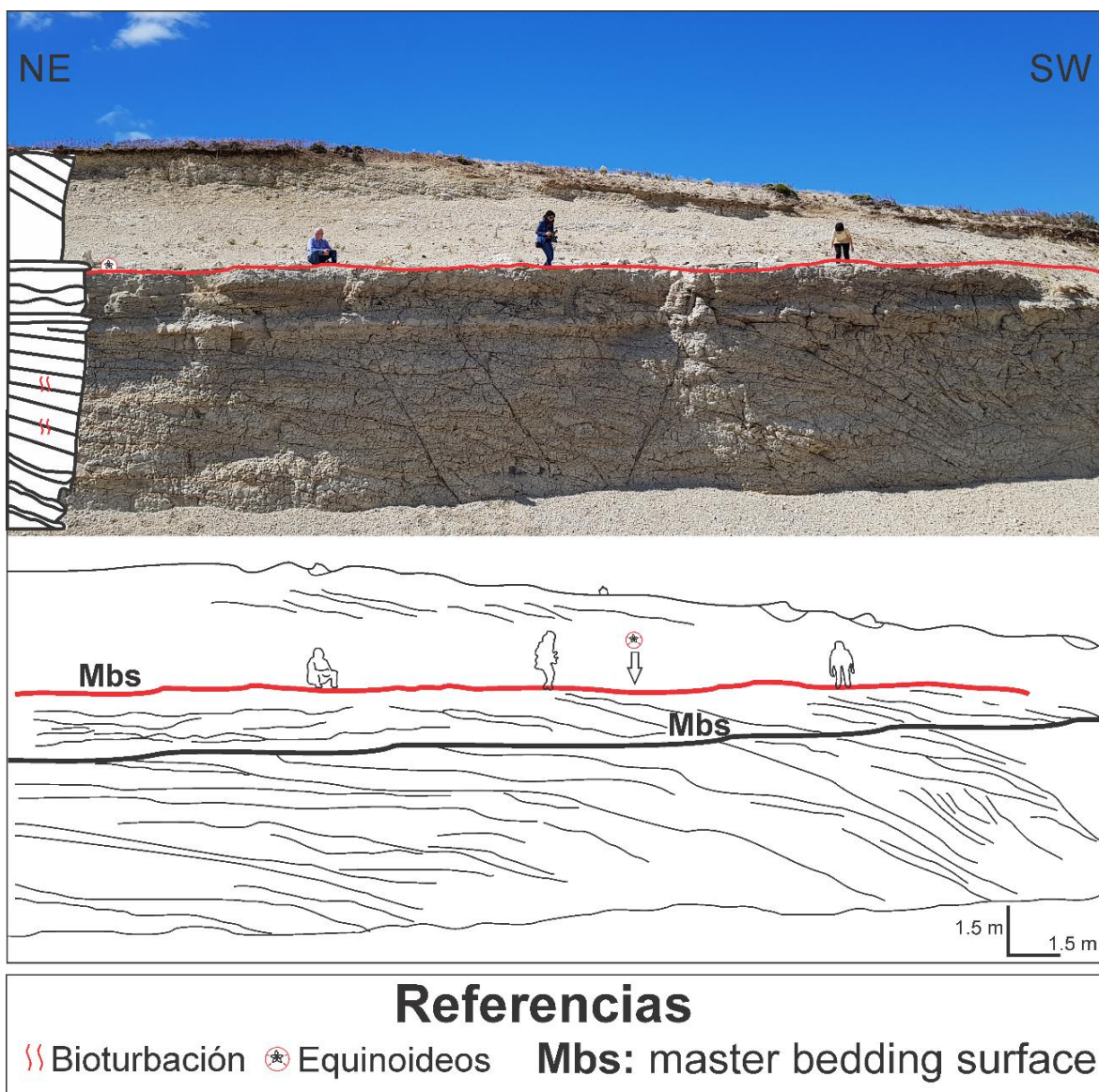


Fig. 35. Vista general y diagrama del afloramiento a la vera de la Ruta Nacional 3 (arriba y abajo, respectivamente), 40 km al norte de la ciudad de Puerto San Julián (provincia de Santa Cruz). La línea roja indica el estrato estudiado, donde fueron colectados los fósiles.

5.3: Materiales y método

5.3.1: Trabajo de campo y gabinete

La localidad estudiada se encuentra al costado de la Ruta Nacional 3, 40km al norte de la ciudad de San Julián, provincia de Santa Cruz (GPS POI: -48,956°; -67,648°). Se trata

de sedimentitas blanco amarillentas pertenecientes al Miembro Punta Entrada de la Formación Monte León, del Mioceno temprano (Fig. 35, 39).

En el campo, se halló una superficie expuesta de aproximadamente 9 x 3 m (27 m²), con decenas de equinoideos en posición de vida y otros removidos de la posición original pero aún con la cara oral hacia abajo. Se procedió a la delimitación del área de trabajo, que consistió en 12 cuadratas de 2,25 m² (1,5 m de lado). Cada área fue fotografiada, mapeada, descrita e ilustrada utilizando cuatro subdivisiones más pequeñas, para facilitar la realización de esquemas detallados sobre la posición de los equinoideos y las trazas presentes (Fig. 36). En la etapa previa a la colección de los 52 ejemplares preservados *in situ* (aquellos casi completos, con su cara oral hacia abajo y aún parcial o totalmente ligados al sedimento), se midió la orientación del ambulacro III para posteriores estudios de disposición espacial. Se lograron extraer 45 ejemplares del sedimento, y se realizó una segunda recorrida por la superficie colectando 15 especímenes que estaban sueltos en el sedimento. Se observaron y fotografiaron dos ejemplares asociados a sus propias trazas de locomoción.

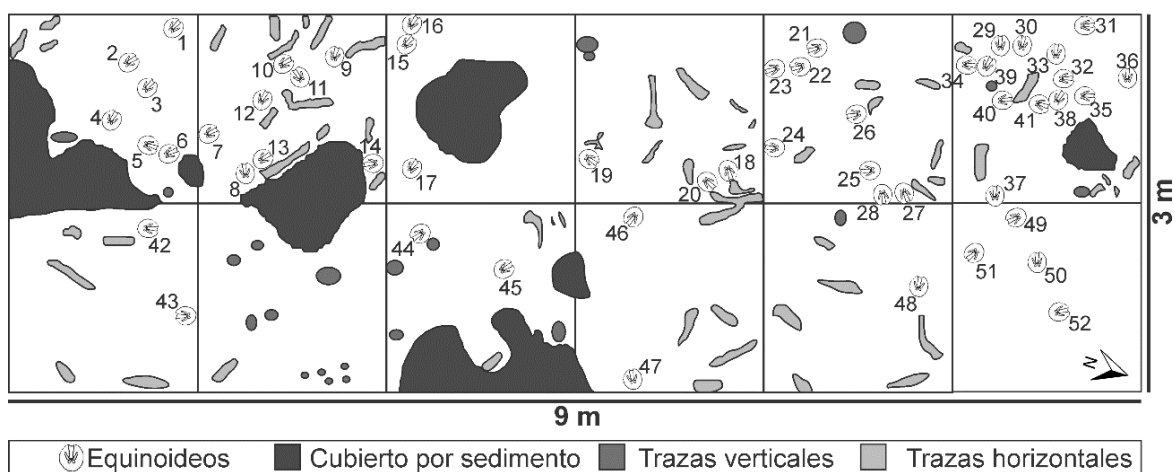


Fig. 36. Diagrama de la superficie estudiada. Se muestra la posición y orientación de los equinoideos fósiles en vista planar, la localización de trazas fósiles horizontales y verticales, y zonas cubiertas por sedimento.

La extracción y el traslado del material fósil fueron autorizados por la Dirección de Patrimonio Cultural, dependiente de la Secretaría de Estado de Cultura de la Provincia de Santa Cruz. La exportación del material para su estudio en el Museo de Historia Natural de Viena fue autorizada mediante resolución del Gobierno de la Provincia de Santa Cruz, del Museo Argentino de Ciencias Naturales (IF-2018-58231802-APN- MACN#CONICET) y de



AFIP (18/073/ET2/000311/V). La preparación y los análisis se realizaron en el marco del proyecto “Miocene spatangoids (Echinodermata: Echinoidea) from Monte León Formation, Patagonia Argentina”, con beca Ernst Mach 2018 del gobierno austríaco (ICM-2018-10045). Los ejemplares poseen número de identificación MPM-PI-19236 hasta MPM-PI-19280, en el Museo Regional Provincial Padre Jesús Molina (Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina).

Debido a que los espatangoideos colectados en la Formación Monte León poseen testas relativamente frágiles, recristalizadas, rodeadas por sedimento fino, tufáceo y moderadamente consolidado, se procedió en primera instancia a la remoción manual del sedimento más grueso con bisturíes, agujas y cinceles, bajo la lupa. Luego, para la remoción del sedimento más cercano a las testas sin dañar los osículos ni las espinas, se optó por el uso de microarenadoras de aire comprimido. Para la preparación se utilizó la microarenadora manual del Departamento de Geología y Paleontología del NHMW (RUBY® sandblaster) con polvo de bicarbonato de sodio de 50 μm , a 30 psi (2,07 Bar) de presión. En algunos ejemplares se removieron las espinas para observar las estructuras de la testa en su cara oral y aboral, y se utilizó polvo de óxido de hierro a 22 psi (1,52 Bar) de presión en zonas particulares con sedimento muy consolidado.

Los equinoideos fueron fotografiados en el MNHW con las cámaras Nikon® D5200 y Nikon® Coolpix P6000, para ilustrar sus estructuras generales. Adicionalmente, se tomaron imágenes de estructuras puntuales y caracteres diagnósticos usando lupa binocular Zeiss® Stereo Discovery V20 con cámara Zeiss® AxioCam Mrc 5 incorporada.

Los espatangoideos provenientes de la Formación Monte León mostraron un muy bajo contraste de la imagen, siendo prácticamente imposible observar las estructuras diagnósticas en la primera sesión fotográfica. Además, la presencia de manchas de óxido de manganeso impregnado en los poros de los osículos, constituían una desventaja adicional para la observación. Por ello se procedió a la toma de fotografía de alto contraste con los ejemplares MPM-PI-19245, MPM-PI-19246, MPM-PI-19247, MPM-PI-19251, MPM-PI-19256, MPM-PI-19258, MPM-PI-19264, MPM-PI-19265, MPM-PI-19273 y MPM-PI-19274.



Los ejemplares fueron teñidos superficialmente con tinte líquido lavable color negro (Talens Ecoline, Netherlands), y se dejaron secar por 24 horas a temperatura ambiente. Posteriormente se procedió a la aspersion de polvo de cloruro de amonio sublimado en las superficies oral y aboral de los equinoideos, para finalmente ser fotografiados con cámara Nikon® D5200, utilizando un soporte vertical para evitar deformaciones de la imagen. Este proceso permitió que las estructuras más finas, como espinas, tubérculos, poros pareados, límites de placas y superficies con recristalización sintaxial se pudieran observar e ilustrar correctamente.

Al finalizar la sesión fotográfica, se removió el tinte y el cloruro de amonio sumergiendo a los fósiles por 10 minutos en una solución de hipoclorito de sodio al 10% y colocándolos en una batea de ultrasonido por cinco minutos. El proceso se repitió hasta que las sustancias utilizadas para la técnica de alto contraste fueron removidas por completo, sin registrar daño en los materiales.

Todas las imágenes obtenidas fueron procesadas con los softwares Inkscape 0.92.3 (versión estable) y Corel Draw X8. Se realizaron imágenes digitales de alta resolución para ilustrar caracteres diagnósticos, como la presencia de fasciola peripetaloidea, distribución y disposición de placas y poros, estructuras petaloideas y caracteres del disco apical.

Los ejemplares fueron medidos con calibre digital (error: 0,01) siguiendo los esquemas de Hood y Mooi (1998) y Stara *et al.* (2012).

Adicionalmente, se realizaron dos secciones delgadas perpendiculares a las dos placas supraorbitales del interambulacro II (denominadas 2b y 2a por Loven, 1874), para observar el tipo de preservación de los ejemplares y su relación con el sedimento de relleno y el circundante. Ambos cortes fueron observados y fotografiados con microscopios Zeiss® SteREO Discovery V20 y Nikon® Eclipse E200 bajo luz led normal y polarizada.

Para el análisis sedimentológico y micropaleontológico, se obtuvieron cinco muestras, dos por debajo del estrato estudiado, dos por encima y una del estrato que contiene a los fósiles. Las muestras se dejaron secar a temperatura ambiente. Luego se las colocó en solución de agua oxigenada al 10% v/v hasta su completa disgregación. Se lavó el sedimento,



se secó en estufa a 40°C y se tamizó para separar las secciones de 2.000, 1.000, 500, 250, 125, 62, y <62 µm. Las muestras se pesaron antes y después del proceso, cada fracción se observó bajo lupa binocular.

5.3.2: Análisis de distribución espacial y orientación preferencial en equinoideos

Los análisis de distribución espacial permiten evaluar patrones de dispersión o agrupamiento de puntos dentro de un área determinada (Quispe Quispe y López de Castilla Vasquez, 2017). Para ello se necesita determinar a priori dos componentes básicos de un patrón de distribución espacial: un conjunto de puntos y un área de estudio en la cual se localizan los mismos (Smith, 2020). Dentro del área de estudio, cada punto representa un suceso o un objeto a analizar (Boots y Getis, 1988). Existen dos grupos de métodos de análisis espacial: los análisis de dispersión y los de disposición, que nos informan acerca de la posición de los puntos en relación a un área determinada o a otros puntos de la grilla, respectivamente (Gimond, 2021).

Los métodos de análisis de dispersión estudian la densidad de puntos, que puede ser calculada de manera global, por cuadrantes o por el método de Kernel (Gimond, 2021). La densidad global o general es la medida más básica de dispersión de un conjunto de interés y se obtiene fácilmente dividiendo la cantidad de observaciones por la superficie total del área de estudio. Por ejemplo, la superficie estudiada en esta tesis es de 27 m² y contenía 52 individuos, con una densidad global de aproximadamente 1,96 individuos por m². Sin embargo, esta medida no nos informa acerca de la homogeneidad o heterogeneidad de la dispersión de los puntos dentro del área estudiada (Boots y Getis, 1988).

El método de los cuadrantes consiste en subdividir el área de estudio en varias porciones de igual superficie, para luego calcular la densidad de individuos en cada una. Es importante que los cuadrantes no sean muy pequeños ni muy grandes, para no correr el riesgo de tener varios cuadrantes no informativos (con densidad igual a 0) ni enmascarar la variabilidad local, respectivamente (Boots y Getis, 1988; Zar, 1996). En este caso, se subdividió el área de estudio en 12 subáreas de 1,5 x 1,5 m (2,25 m²), numeradas de 1 a 12, para su mejor visualización. (ver Fig. 37).

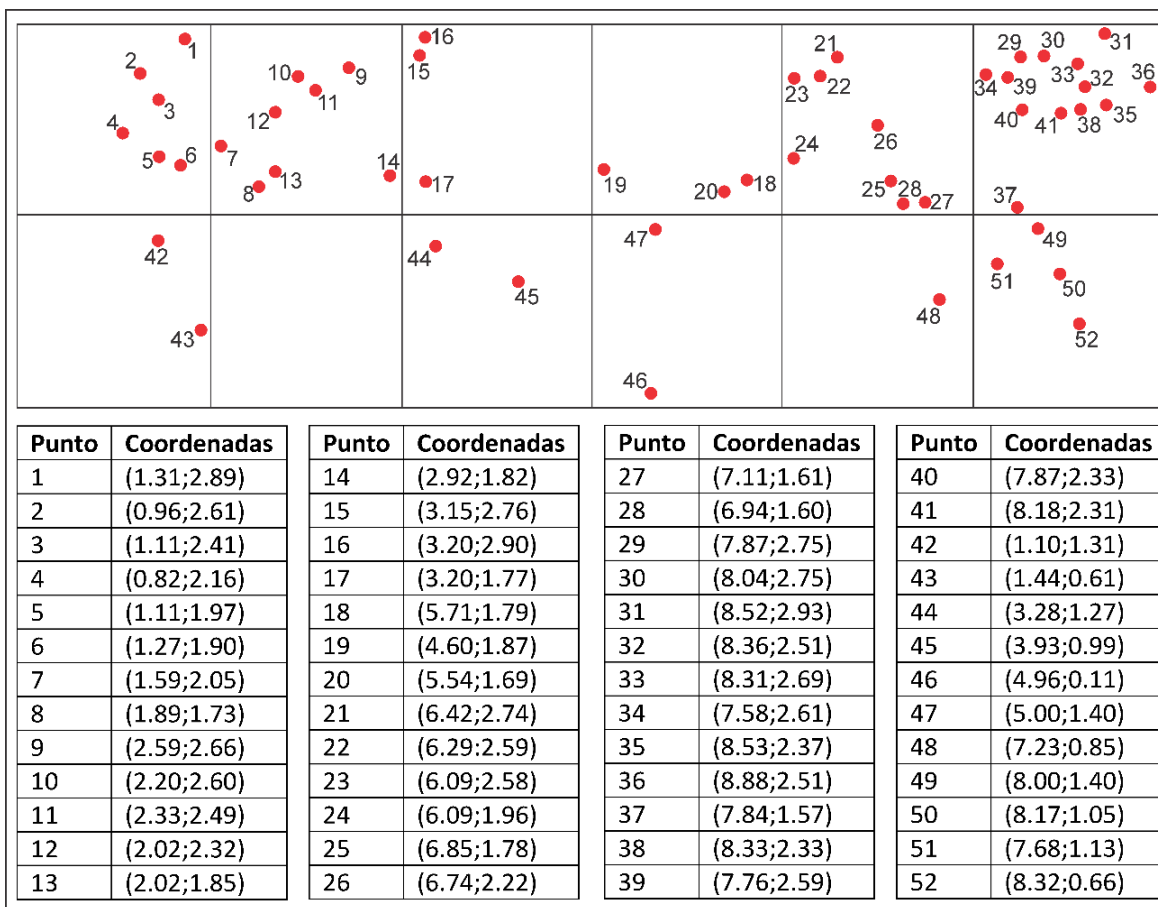


Fig. 37. Gráfico de la superficie analizada, con la numeración en el campo de los ejemplares medidos y la posición en el sistema de ejes cartesianos de GeoGebra (arriba). Tablas de coordenadas utilizadas en RStudio para el análisis de distribución espacial (abajo).

La estimación de densidades de Kernel es una optimización del método de los cuadrantes. En lugar de calcular la densidad por cuadrantes estáticos, las subáreas se solapan entre sí en una determinada superficie y son móviles, de acuerdo con una constante o kernel (Boots y Getis, 1988; Krebs, 1999). Mediante el cálculo de densidades en cada subregión, se genera una grilla donde cada valor de densidad se representa en el centro de cada subárea con un gradiente de color determinado. Para el análisis de Kernel es posible asignar mayor peso a un punto (o a una celda) dentro del área de estudio para, por ejemplo, acentuar el gradiente de materia orgánica del sedimento, la orientación de los individuos, etc. dentro del área de estudio (Boots y Getis, 1988; Gimond, 2021). En nuestro caso, se optó por realizar el cálculo de densidades de Kernel otorgando el mismo peso a todas las celdas.



Los análisis de disposición espacial se realizan a través de comparaciones con modelos de Aleatoriedad Espacial Completa (Complete Spatial Randomness o CSR). Los programas estadísticos calculan la media y la varianza tanto de la densidad de puntos como de la distancia entre ellos, y utilizan esos parámetros para construir una cantidad n de réplicas mediante CSR, las cuales se utilizarán para establecer si los datos observados se ajustan a una distribución aleatoria o no (Smith, 2020). Los tests de aleatoriedad de Poisson, del vecino más próximo y de Clark Evans son los más utilizados.

Para el test de Poisson se utilizan los mismos cuadrantes que para el cálculo de densidades. A continuación, se pueden obtener los valores de esperanza matemática y varianza de la distribución de puntos, generar un modelo aleatorio y comprobar si los puntos de la superficie estudiada se distribuyen de manera aleatoria, uniforme o agregada. Si los puntos se distribuyen de manera uniforme, mostrarán una separación mayor que en el modelo CSR (y por tanto la densidad será menor). Por otro lado, si se distribuyen de forma agregada, la distancia entre puntos será menor que en el modelo (y la densidad aumentará) (Smith, 2020; Gimond, 2021).

El test de Clark Evans calcula las distancias entre un punto y su vecino más próximo dentro de la superficie estudiada, obtiene la distancia media y su varianza, y realiza 999 simulaciones mediante CSR, con la misma cantidad de individuos (n) que la muestra original. Los valores del estadístico de prueba (R) se comparan con una distribución normal estándar (Z) y se determina si la disposición de los individuos es aleatoria o no (Krebs, 1999; Smith, 2020). En el caso que los individuos no se dispongan de manera aleatoria, el test de Clark Evans puede brindarnos información adicional acerca de la atracción o repulsión de los puntos en un área determinada, de una manera más precisa que el método de Poisson (Leighton y Schneider, 2004). De esta manera, si el estadístico R es menor a 1, los objetos están agrupados o agregados, y si es mayor a 1, los individuos presentan distribución uniforme o dispersa (Zar, 1996; Krebs, 1999).

Para realizar todos los estudios, se ploteó la superficie con los equinoideos en Inkscape 0.92.3, utilizando de base las fotografías y diagramas obtenidos en el campo (Fig. 36-37). Luego, la imagen producida se exportó a GeoGebra Classic 5.0.518.0-d (20 de



diciembre de 2018) y se extrajeron las coordenadas de todos los puntos. Estas coordenadas se utilizaron en R 3.5.2 (R Development Core Team, 2014) para realizar los análisis mencionados (todos con 999 simulaciones CSR de tamaño $n=52$ y nivel de confianza $\alpha=0,05$; para más detalles del procedimiento y sus pasos, ver Leighton y Schneider, 2004).

Por último, se realizó un diagrama de rosas y un Test de Rayleigh para determinar la orientación preferencial de los ejemplares en la superficie. La prueba de Rayleigh se utiliza en estadística circular para determinar si los valores angulares de orientación con respecto al norte están distribuidos de manera uniforme o si existe un intervalo de unidireccionalidad de los datos (Reyes Sánchez, 2005). El modelo asume por anticipado que, en condiciones normales, una población de individuos tiende a orientarse según un modelo de distribución uniforme, en el cual todos los valores de orientación angular tienen la misma probabilidad de ser registrados (Zar, 1996). Por ende, si se rechaza la hipótesis nula, se puede inferir que existen factores externos a la población que podrían condicionar su orientación espacial. En el campo, se midió con brújula Brunton la orientación del ambulacro III (no petaloide) de todos los especímenes preservados en posición de vida. El diagrama de rosas fue realizado mediante el programa GeoRose 0.5.1 (Yong Technologies Inc., 2020), con intervalos de 30° de amplitud. El cálculo de la media circular y el Test de Rayleigh se realizó con el programa Past 3.20 (Hammer *et al.*, 2001), con un nivel de significancia (α) de 0,05.

5.3.3: Análisis de discriminante lineal y morfometría de los ejemplares de *Brisaster* del Cenozoico de Patagonia

El análisis de discriminante lineal (LDA por sus siglas en inglés) es un tipo de análisis estadístico multivariado para variables cuantitativas discretas y continuas, que permite analizar las diferencias entre dos o más muestras. Se asemeja al Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés), en cuanto a la forma en que se obtienen y configuran los caracteres en la matriz.

Sin embargo, el PCA y el LDA se utilizan con distintos objetivos, pues el primero maximiza la variabilidad dentro de los grupos y el segundo, las distancias entre las medias de los grupos y la variabilidad entre los grupos. El LDA se utiliza para combinar las variables analizadas en una función lineal que permita maximizar las diferencias entre los grupos



analizados (los cuales son conocidos *a priori*) y, posteriormente, poder clasificar nuevas muestras para identificar a qué grupo pertenecen (Pérez López, 2004; Marín Diazaraque, 2014).

Tabla 4: Medidas utilizadas para el análisis morfométrico de equinoideos del orden Spatangoidea y la manera en que se obtienen.

Medida	Explicación	Unidades
TL	Largo de la testa, entre la proyección de los márgenes anterior (interambulacro II o IV) y posterior (interambulacro V o I respectivamente), paralelo a la superficie oral en posición de vida.	mm
TW	Relación del alto máximo de la testa con respecto al largo de la misma.	mm
TH	Alto máximo de la testa, entre la proyección del punto más bajo de la superficie oral y el punto más elevado de la cara aboral en posición de vida.	mm
TW/TL	Relación del ancho máximo de la testa con respecto al largo de la misma.	%
TH/TL	Relación del alto máximo de la testa con respecto al largo de la misma.	%
A III L	Longitud del ambulacro III (no petaloide). Distancia entre el centro de la zona interporífera adyacente al sistema apical (proximalmente) y a la fasciola peripetaloidea (distalmente) del ambulacro III.	mm
A III CP	Cantidad de hileras de poros pareados en el ambulacro III.	-
D (AD-AM)	Distancia entre la proyección vertical del centro del sistema apical y del margen anterior (medido en el interambulacro II o IV), paralelo a la superficie oral en posición de vida, y perpendicular al ancho de la testa.	mm
D (LP-AM)	Distancia entre la proyección vertical la zona anterior del labrum y del margen anterior (medido en la superficie oral), perpendicular al ancho de la testa.	mm
APP L	Longitud de los pétalos pareados anteriores. Distancia entre el centro de la zona interporífera adyacente al sistema apical (proximalmente) y del último par de poros pareados distales, medida en el ambulacro II o IV.	mm
APP CP	Cantidad de hileras de poros pareados en los ambulacros II y/o IV.	-
APP A	Ángulo de divergencia entre los pétalos pareados anteriores (II y IV), cuyo vértice es el sistema apical y los lados pasan por el centro de la zona interporífera en la parte más distal de los pétalos.	grados
PPP L	Longitud de los pétalos pareados posteriores. Distancia entre el centro de la zona interporífera adyacente al sistema apical (proximalmente) y del último par de poros pareados distales, medida en el ambulacro I o V.	mm
PPP CP	Cantidad de hileras de poros pareados en los ambulacros I y/o V.	-
PPP A	Ángulo de divergencia entre los pétalos pareados posteriores (I y V), cuyo vértice es el sistema apical y los lados pasan por el centro de la zona interporífera en la parte más distal del pétalo.	grados
APP/TL	Relación entre la longitud del pétalo pareado anterior y el largo de la testa.	%
PPP/TL	Relación entre la longitud del pétalo pareado posterior y el largo de la testa.	%
APP/PPP	Relación de la longitud del pétalo pareado anterior con respecto al pétalo pareado posterior.	%
D (AD-AM)/TL	Relación de la distancia medida entre el sistema apical y el margen anterior, con respecto al largo de la testa.	%



En esta tesis, el objetivo es determinar si los ejemplares colectados en la Formación Monte León poseen diferencias estadísticas significativas con respecto a los descritos por Martínez y del Río (2017), procedentes de Punta Maqueda; Carmona *et al.* (2020), de Playa Las Cuevas; y los depositados en la Universidad Nacional de Buenos Aires (UBA), de sur del Lago Cardiel y Bajo del Gualicho, y el Paleontological Research Institute (PRI), de la desembocadura del Río Santa Cruz (ver Anexo 4). En este sentido, el LDA es la técnica más adecuada para reconocer las variables que mejor diferencian los grupos (De La Fuente Fernández, 2011) e inferir si la clasificación dada a priori es adecuada o no para la especie identificada. Este tipo de análisis es utilizado en la literatura para diferenciar especies y subespecies según sus variables morfométricas (Palacio *et al.*, 2020). Para comprender en detalle cómo funciona este método estadístico y los requisitos que deben cumplir los datos para el uso de LDA, se pueden consultar los trabajos de Mohanty *et al.* (2013), De La Fuente Fernández (2014), Marín Diazaraque (2014) y Raschka (2014).

La tabla 4 describe cada una de las medidas y cómo fue tomada en cada caso (Fig. 38). Para tomar las medidas se utilizó un soporte de madera que permitiera evaluar la perpendicularidad y horizontalidad de cada una de las medidas en cada caso. Para cada carácter morfométrico, se calcularon los parámetros de estadística descriptiva utilizando LibreOfficeCalc 6.1.0.3 (The Document Foundation, 2020). El análisis LDA fue realizado utilizando los softwares Past 3.20 (Hammer *et al.*, 2001) y R 3.5.2 (R Development Core Team, 2014) ($\alpha=0,05$).

A *posteriori* del análisis LDA, se obtuvieron dos gráficos: un gráfico de dispersión de los ejemplares según los dos autovectores principales calculados por el análisis y un gráfico biplot. Adicionalmente, los programas conforman una matriz de confusión, es decir, una tabla de doble entrada que permite verificar qué porcentaje de los individuos está correctamente clasificado al probar el desempeño de la función discriminante en la diferenciación de los individuos (Palacio *et al.*, 2020).

Los ejes del gráfico de dispersión de puntos (*score plot*) son determinados ordenando las variables cuantitativas para maximizar la separación de las clases (variables cualitativas), aumentando la variabilidad entre clases y disminuyendo la variabilidad dentro de las mismas.

Cada punto representa un ejemplar analizado, que puede ser identificado con diferentes marcas y colores para su mejor visualización (Palacio *et al.*, 2020). Para cada eje se calculan los autovectores y autovalores, cuyos valores nos informan qué porcentaje de la variabilidad está explicada por cada eje (Pérez López, 2004). El gráfico biplot permite visualizar el *scoring* de cada ejemplar y, al mismo tiempo, los vectores que representan cada variable. De esta forma, es posible visualizar las variables que más participan en el *scoring* de un individuo particular o un grupo de individuos.

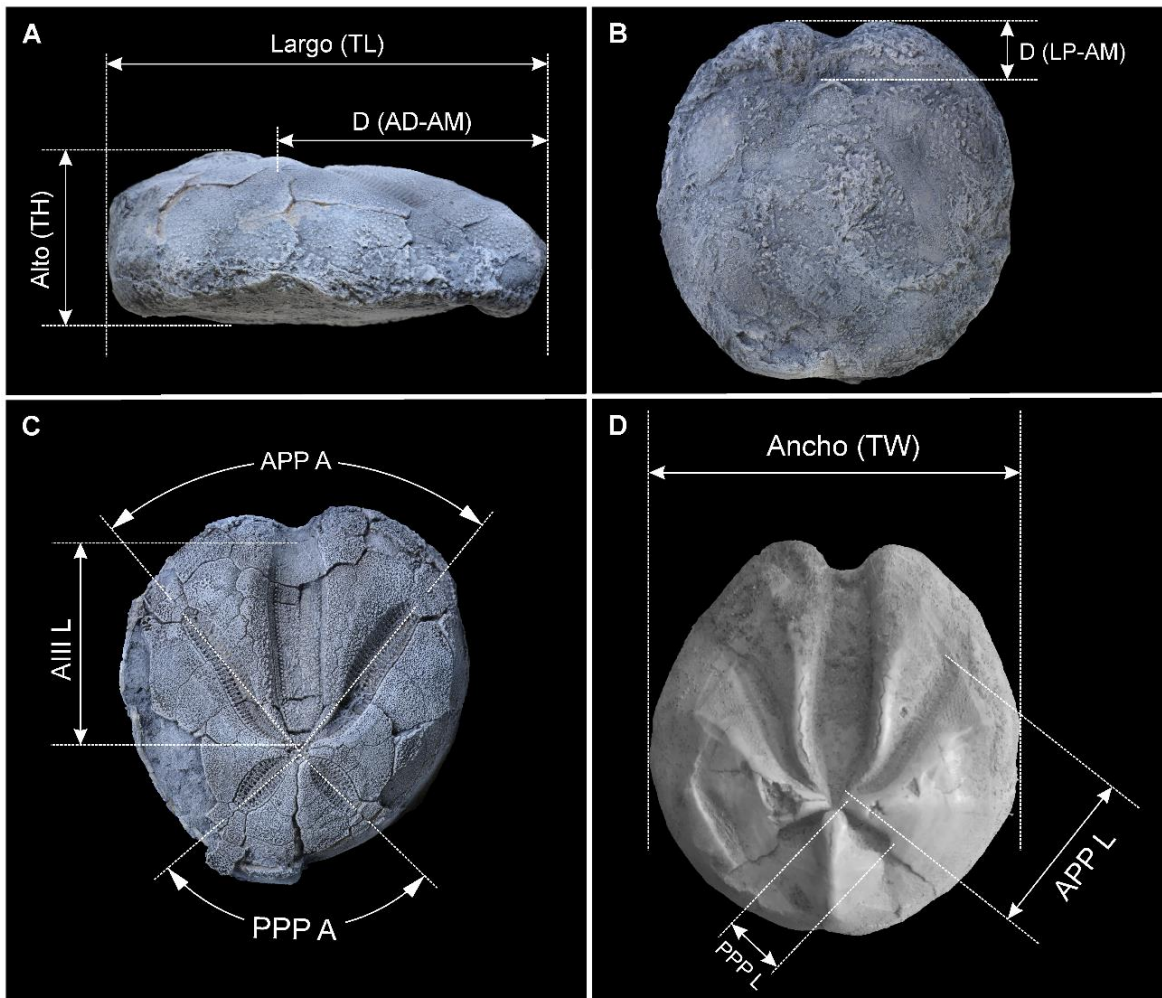


Fig. 38. Esquema de las medidas utilizadas para el análisis morfométrico de los ejemplares del género *Brisaster*. A: Vista lateral derecha de MPM-PI-19245. B: Vista oral de MPM-PI-19245. C: Vista aboral MPM-PI-19251. D: Vista aboral MPM-PI-19288.

La identificación sistemática de los erizos de la Formación Monte León se realizó siguiendo trabajos previos (Villier *et al.*, 2004; Stockley *et al.*, 2005; Kroh y Smith, 2010; Smith y Kroh, 2011). La descripción se realizó de acuerdo con el modelo de Kier (1972).

5.4: Resultados

El perfil que incluye el nivel con los equinoideos comienza areniscas blanco-amarillentas moderadamente friables, de grano medio, con un 15-20% de componentes pelíticos. Esta capa de 5,30 metros de espesor, presenta estratificación cruzada, cuyos planos de estratificación presentan un color pardo anaranjado. Por encima de esta capa se encuentra un estrato de aproximadamente 10-15 centímetros de espesor de areniscas finas a medias, subhorizontal, muy consolidado y algo bioturbado.

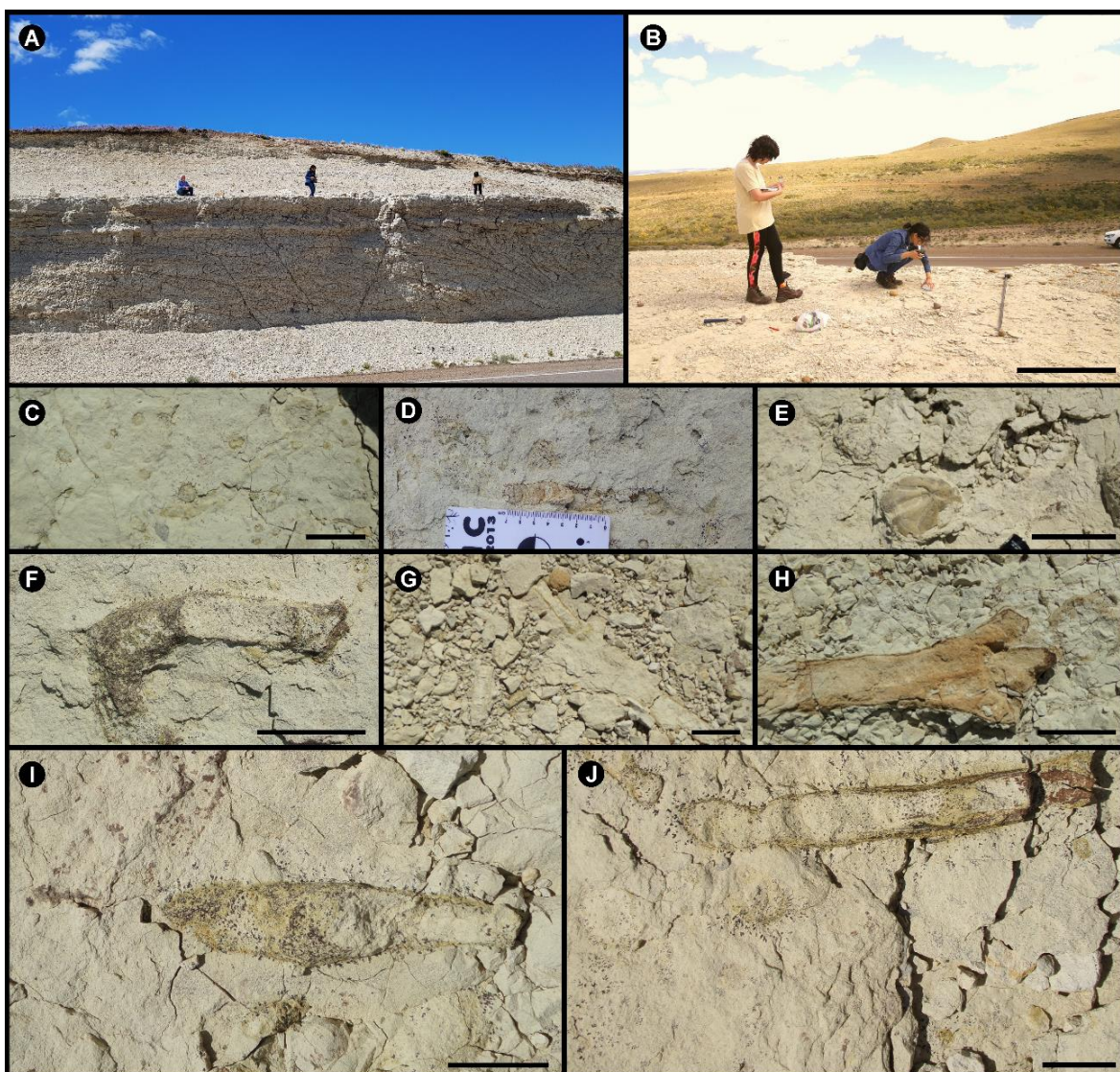


Fig. 39. Formación Monte León, Afloramiento 1 (GPS POI: -48,956°; -67,648°). A: Vista general del afloramiento. B: división de la superficie en cuadrantes para mapearlo y fotografiado). C-J: Fósiles e icnofósiles hallados en la superficie analizada. C: *Arenicolites* isp. D: *Scolicia* isp. E: *Brisaster* sp. F: *Scolicia* isp. G: *Planolites* isp. H *Thalassinoides* isp. I: *Scolicia* isp. J: *Ophiomorpha* isp.



Hacia el techo del perfil se registra una capa de 2,20 metros de areniscas con estratificación cruzada, moderadamente bioturbadas, similares en granulometría y composición al tramo basal. Por encima, continúan areniscas finas masivas y limos cementados de 10-15 centímetros de espesor. Hacia la parte superior de esta capa el tamaño de grano es más fino y friable, con alto contenido de vidrio volcánico y minerales resultantes de su alteración.

Son comunes las trazas asignadas a *Thalassinoides*, *Arenicolites*, *Planolites*, *Scolicia*, *Ophiomorpha* y *Skolitos*, las cuales están rellenas por el sedimento proveniente de los niveles superiores (Fig. 39). De este nivel proceden los equinoideos espatangoideos estudiados aquí (Fig. 39E).

El perfil concluye con una capa de 2 metros de espesor de areniscas medias pobremente seleccionadas, con un 30% de contenido de limo y arcilla, con algunas trazas que atraviesan la capa inferior que contiene los equinoideos. Por encima de estas, existe una capa de areniscas amarillentas medias a finas, laminadas, de 20 centímetros de espesor. Los depósitos cuaternarios y recientes se ubican por encima de la sucesión, en discordancia erosiva.

Se hallaron 65 ejemplares de equinoideos espatangoideos, la mayoría de ellos con la cara oral hacia abajo y grupos de espinas articuladas en las superficies oral y aboral. Las espinas se preservan principalmente en los ambulacros III y IV (en la superficie aboral), el margen anterior al periprocto, el borde del esqueleto y la zona posterior de las placas esternales (en la superficie oral). Aquellas asociadas al ambulacro impar (III) son finas, cilíndricas, largas y puntiagudas, de base ensanchada. Todos los ejemplares son similares en tamaño y forma, pero varían en la calidad de su preservación. Esto se debe principalmente a la exposición a procesos modernos de meteorización.

Aquellos especímenes que todavía poseían una cobertura de sedimento fino sobre la superficie aboral de la testa estaban mejor preservados y retenían gran parte de las espinas (aunque en algunos casos, fue luego parcialmente removida para visualizar otros caracteres morfológicos importantes). Por otro lado, los ejemplares que habían permanecidos expuestos en la superficie antes de su colección estaban moderada a pobremente preservados, con

pérdida parcial o total de placas en la superficie aboral, signos de erosión y, en algunos casos, se fragmentaban con facilidad durante el proceso de extracción o preparación.

Tabla 5. Medidas de las testas fósiles de los equinoideos colectados por Palópolo *et al.* (2021a) y aquellas estudiadas por Martínez y del Río (2017) y Carmona *et al.* (2020), tomadas con calibre digital (error: 0.01 mm), siguiendo los esquemas de Stara *et al.* (2012). Referencias: C*: comprimido; X: roto o fragmentado; NP: no preservado; PP: pobremente preservado; -: medidas no accesibles; TL: largo de la testa; TW: ancho de la testa; TW/TL: relación del ancho con respecto al largo de la testa; TH: alto de la testa; D(AD→AM): distancia del sistema apical al margen anterior; D(LP→AM): distancia desde el borde anterior del labrum al margen anterior; A III L: largo del ambulacro III; A III CP: cantidad de poros pareados en el ambulacro III; APP L: largo de los pétalos pareados anteriores; APP CP: cantidad de poros pareados en los pétalos pareados anteriores; APP #: posición del pétalo pareado anterior medido; APP-A: ángulo entre pétalos pareados anteriores; PPP L: largo de los pétalos pareados posteriores; PPP CP: cantidad de poros pareados en los pétalos pareados posteriores; PPP #: posición del pétalo pareado posterior medido; PPP-A: ángulo entre pétalos pareados posteriores; MPM-PI: Museo Regional Provincial Padre Jesús Molina, Río Gallegos, provincia de Santa Cruz, Argentina; MACN-PI: Museo Argentino de Ciencias Naturales, CABA, Argentina; PRI: Palaeontological Research Institute, Ithaca, USA; CPBA: Cátedra de Paleontología, FCEN-UBA, CABA, Argentina.

# Colección	TL	TW	TW/TL	TH	D(AD-AM)	D(LP-AM)	A III L	A III CP	APP L	APP CP	APP #	APP-A	PPP L	PPP CP	#PPP	PPP-A
MPM-PI-19236	47,8	44,4	0,93	NP	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19237	46,7	44,4	0,95	NP	32,4	5,6	28,3	PP	23,1	32?/36	II/IV	75,2	8,5	PP	I	95,0
MPM-PI-19238	X	X	-	NP	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19239	X	X	-	NP	NP	7,9	30,3	PP	22,7	PP	II	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19240	53,3	50,2	0,94	22,2	35,1	NP	34	PP	25,7	34	IV	79,7	12,9	PP	I	84,5
MPM-PI-19241	46,1	44,9	0,97	NP	32,3	5,3	29,2	36+	21,3	34/34?	II/IV	80,9	9,2	PP	I	89,2
MPM-PI-19242a	45,5	42,6	0,94	NP	29,4	8,1	26,8	PP	21	27?	II	78,2	9	18	I	85,0
MPM-PI-19242b	X	C*	-	NP	30,5	NP	28,3	PP	21,2	33	IV	82,7	NP	-	-	-
MPM-PI-19243	43,7	42,7	0,98	20,7	25,1	5,1	24,9	PP	19,6	PP	II	83,8	8,3	PP	I	97,4
MPM-PI-19244	39,1	41,1	1,05	NP	NP	NP	X	-	X	-	-	-	X	-	-	-
MPM-PI-19245	47,9	45,7	0,95	18,9	27,5	8,9	25,9	40	20,2	34	II	79,9	10,4	18/16	I/V	84,2
MPM-PI-19246	45,2	45,2	1	15,8	26,8	9,4	23,8	PP	20,5	PP	II	85,5	PP	NP	-	81,6
MPM-PI-19247	50,9	46,6	0,92	18,1	29,4	11,7	25,5	PP	22,7	32?/32?	II/IV	84,5	10	18/16?	I/V	79,0
MPM-PI-19248	X	X	-	NP	X	NP	X	NP	X	-	X	-	X	-	X	-
MPM-PI-19249	47,4	46,3	0,98	19,3	30,8	5,6	30,2	PP	21	NP	II	86,2	9,2	PP	I	85,7
MPM-PI-19250	44,7	45,9	1,03	22,2	24,4	5,9	24,6	PP	20	PP	II	-	9,1	PP	I	-
MPM-PI-19251	45	43,6	0,97	20,7	28,8	7,5	25,2	PP	22,7	37/38	II/IV	79,7	8,9	16/15	I/V	90,1
MPM-PI-19252	44,5	42,3	0,95	NP	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19253	X	X	-	X	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19254	46,4	46,7	1,01	19,1	27,6	7,3	26,3	42	PP	NP	-	-	9,1	PP	I	-
MPM-PI-19255	43,3	43,9	1,01	20	26,7	PP	24,1	PP	18,8	PP	II	-	6,3	PP	I	-
MPM-PI-19256	42,6	42,7	1,00	18,5	24,1	7,8	24	PP	19,3	PP	II	-	8,6	PP	-	-
MPM-PI-19257	44,9	44,4	0,99	17,2	26,3	NP	28	PP	21,5	PP	II	-	PP	NP	-	-
MPM-PI-19258	44,4	43,1	0,97	NP	31,1	NP	25,7	PP	19,9	PP	II	-	9,4	PP	I	-
MPM-PI-19259	41,3	38,7	0,94	19,1	25,9	NP	22,7	PP	PP	PP	-	80,8	PP	-	-	93,4
MPM-PI-19260	48,6	45,2	0,93	-	30,8	10	26,5	PP	20,4	32	II	76,6	11,3	16?	I	79,1



# Colección	TL	TW	TW/TL	TH	D(AD-AM)	D(LP-AM)	A III L	A III CP	APP L	APP CP	APP #	APP-A	PPP L	PPP CP	#PPP	PPP-A
MPM-PI-19261	40,7	39,6	0,97	16,3	29,4	NP	27,3	PP	18,5	PP	II	79,5	8,8	PP	I	87,0
MPM-PI-19262	51,9	49,2	0,95	NP	NP	9,4	25	NP	23,4	35	II	-	9,8	16	I	90,1
MPM-PI-19263	X	X	-	X	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19264	52,8	47,6	0,90	NP	32,9	10,2	26,6	40	21,3	36/32?	II/IV	77,7	9,3	PP	I	83,3
MPM-PI-19265	49,3	47	0,95	21,8	29,8	8,9	24,9	PP	21,9	PP	II	85,7	10,4	PP	I	85,8
MPM-PI-19266	43,1	42,9	0,99	NP	NP	7,9	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19267	44	41,9	0,95	NP	30,3	NP	32,7	40	23,4	34?	II	81,2	NP	-	-	-
MPM-PI-19268	X	X	-	NP	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19269	X	X	-	X	NP	NP	C*	NP	PP	NP	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19270	X	C*	-	X	X	C*	C*	PP	C*	PP	-	C*	NP	-	-	-
MPM-PI-19271	38,9	38,8	0,99	NP	29,6	PP	C*	NP	PP	NP	-	NP	NP	-	-	-
MPM-PI-19272	C*	C*	-	C*	-	C*	C*	NP	PP	NP	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19273	46,9	44,1	0,94	20,6	28,7	7,2	25,6	PP	23,2	36	II	-	10,3	18	I	-
MPM-PI-19274	47	45,6	0,97	21,3	28	8,7	25,7	PP	19,6	36/34	II/IV	84,9	9,1	18	I	84,4
MPM-PI-19275	X	X	-	X	NP	NP	24	39	19,2	34	IV	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19276a	X	X	-	NP	30,7	NP	27,4	PP	20,9	30	IV	83,9	NP	-	-	-
MPM-PI-19276b	40,1	41,8	1,04	NP	NP	10,1	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19277	X	X	-	X	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19278	43,6	43	0,99	NP	28,8	5,5	24,6	PP	19,8	PP	II	81,2	X	-	-	91,7
MPM-PI-19279	X	X	-	NP	X	NP	C*	NP	PP	NP	-	-	PP	NP	-	-
MPM-PI-19280	X	X	-	X	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19281	50,3	54,3	1,08	17,4	NP	7,5	32,3	NP	23,2	34	II	77,0	NP	NP	NP	NP
MPM-PI-19282	44,0	41,7	0,95	19,6	33,8	6,0	28,3	NP	20,6	NP	IV	69,2	7,6	15	I	109,5
MPM-PI-19283	42,4	41,3	0,97	X	30,2	NP	24,5	NP	17,0	37	IV	77,7	6,0	15	V	105,3
MPM-PI-19284	34,2	33,8	0,99	-	NP	NP	NP	NP	NP	NP	NP	NP	NP	NP	NP	NP
MPM-PI-19285	56,4	53,5	0,95	C*	36,7	7,9	30,5	46	24,1	NP	II	78,6	8,9	18	I	88,4
MPM-PI-19286	-	37,7	-	NP	28,4	NP	NP	NP	18,7	NP	IV	77,8	NP	NP	NP	NP
MPM-PI-19287	49,6	47,6	0,96	C*	31,4	NP	NP	NP	19,3	NP	II	77,6	6,5	NP	I	NP
MPM-PI-19288	48,2	46,5	0,96	18,4	32,8	8,9	28,8	NP	13,2	36	IV	74,3	7,7	15	I/V	105,1
MPM-PI-19289	41,2	44,1	1,07	NP	30,6	NP	NP	NP	NP	NP	NP	85,2	5,8	12	I	113,0
MPM-PI-19290	49,3	49,8	1,01	NP	34,5	NP	29,5	NP	NP	NP	-	-	NP	NP	-	NP
MACN-Pi6226	56,2	54,8	0,98	-	46,2	8,1	35,5	X	22,9	36	IV	73,6	7,2	-	V	103,1
MACN-Pi6227	X	X	-	-	36,2	NP	29,2	46	23,2	32	IV	71,6	NP	-	-	-
MACN-Pi6228	34,0	32,5	0,95	-	25,6	NP	20,5	NP	16,9	NP	II	73,4	4,7	-	V	103,0
MACN-Pi6229	X	X	-	20,0	X	NP	X	X	X	X	-	NP	9,5	-	I	85,6
PRI 66651	58,7	82,9	1,41	29,3	41,0	9,9	40,3	63	28,6	44	II	61,4	9,9	17	I	108,7
CPBA 6477	20,4	19	0,96	-	15,9	5,4	15,7	31	10,8	32	II	72,3	3,1	13	I	102,5
CPBA 6478	50,5	21,3	1,04	-	15,3	NP	12,3	34	9,4	30	II	71,1	3,2	12	I/V	117,5
CPBA 17352	68,8	X	-	-	43,1	NP	49,8	58	34,2	41	IV	71,4	12,2	17	I	101,6

Los ejemplares estudiados muestran signos moderados a elevados de recristalización, cementación y compactación. Casi todos los especímenes muestran óxidos de manganeso en forma de dendritas, pequeñas esferas o grupos de estructuras botroidales, en algunos casos



los óxidos reemplazan placas coronales. Siete testas estaban casi completamente reemplazadas por óxido de manganeso. En algunos casos, se pudo observar una fina capa de cemento calcítico sintaxial, de tipo diagenético, obscureciendo detalles como la tuberculación o forma de los poros pareados, tanto en la superficie oral como aboral (Fig. 43, J-L).

Tabla 6. Estadística descriptiva de los caracteres morfométricos cuantitativos de los ejemplares colectados.

Caracter	Mín.	Máx.	\bar{X}	DE	CV	N
Largo de la testa (TL)	38,9	53,3	45,6	3,66	0,08	32
Ancho de la testa (TW)	38,7	50,2	44,1	2,68	0,06	32
Relación ancho-largo de la testa (TW/TL)	0,9	1,05	0,97	0,03	0,04	32
Alto de la testa (TH)	15,8	22,2	19,5	1,94	0,09	17
Distancia del disco apical al margen anterior (mm)	24,1	35,1	29,0	2,63	0,09	28
Distancia del disco apical al margen anterior (%)	63,2	76,1	54,6	5,39	0,09	26
Largo del ambulacro III	22,7	34,0	26,5	2,57	0,09	29
Cantidad de poros en ambulacro III	39	42	40	1,59	0,03	5
Largo de pétalos pareados anteriores - APPL (mm)	18,5	25,7	21,2	1,70	0,08	28
Relación APPL/TL (%)	40,3	53,2	45,6	2,97	0,07	24
Cantidad de poros en pétalos pareados anteriores	30	36	33,5	1,85	0,06	8
Ángulo entre pétalos pareados anteriores	75,2	86,2	81,4	3,18	0,04	20
Largo de pétalos pareados posteriores – PPPL (mm)	6,3	12,9	9,4	1,28	0,13	21
Relación PPPL/TL (%)	14,5	24,2	20,1	2,03	0,10	21
Cantidad de poros en pétalos pareados posteriores	16	18	17,5	1,00	0,06	4
Ángulo entre pétalos pareados posteriores	71,1	97,4	86,6	6,14	0,08	18

El 50% de los ejemplares colectados poseían signos de compactación, como fracturas en mosaico, colapso de la cara aboral de los restos, esqueletos aplastados o rotos en los bordes que separan la cara oral y la aboral, pétalos pareados comprimidos lateralmente y colapso del periprocto. En casi todos los casos, el sedimento que rellena los fósiles es idéntico al circundante y al que está directamente por encima del depósito.

La estadística descriptiva de los caracteres morfométricos cuantificables se resume



en la Tabla 6. El análisis de distribución espacial de Clark Evans muestra un agrupamiento no aleatorio de los equinoideos dentro de la superficie estudiada ($R=0,86949$; p -valor= $0,014$;

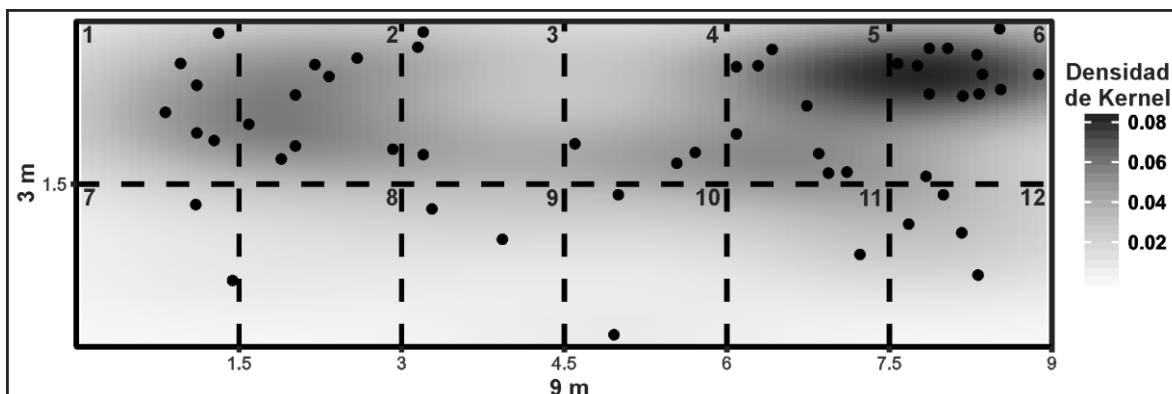


Fig. 40. Gráfico de densidad de Kernel de la superficie estudiada. Los valores de densidad de Kernel fueron calculados utilizando RStudio.

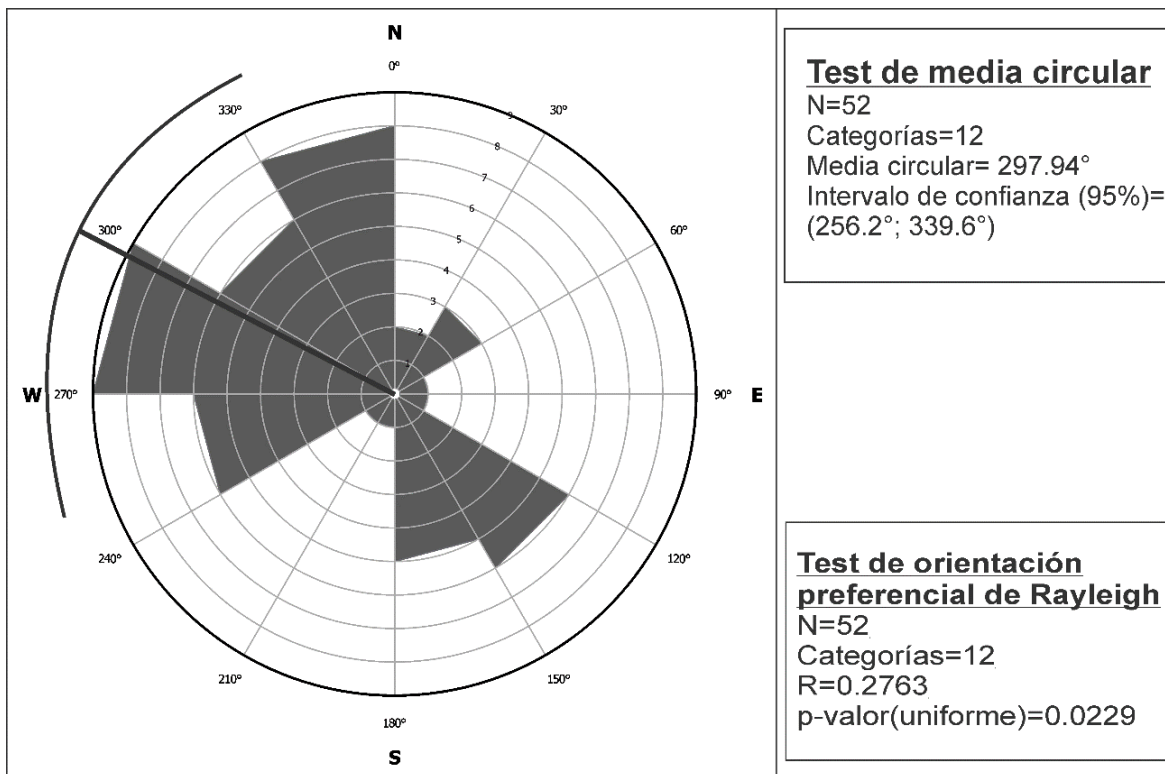


Fig. 41. Diagrama de rosas para la orientación de los ejemplares de equinoideos en la superficie analizada. Valores de media circular y test de Rayleigh para determinar la orientación preferencial en el campo ($N=52$, $k=12$, $\alpha=0,05$).

$n=52$). Este resultado es coincidente con el test de Poisson de distribución espacial por cuadrantes ($\chi^2=19,819$; p -valor= $0,031$; $v=10$). La mayor densidad de equinoideos fósiles se da en los cuadrantes 6 ($5,78$ individuos/ m^2), 2 y 5 ($3,56$ individuos/ m^2), mucho más elevada

que la densidad total del área total que es aproximadamente 1,96 individuos/m². Los gráficos de densidad de Kernel también indican que la densidad de equinoideos es mayor en las zonas 6, 2 y 5 (Fig. 40). Por otro lado, el análisis de orientación espacial del ambulacro III mostró una orientación preferencial de los ejemplares en los intervalos 270°–300° y 330°–360° (Test de Rayleigh para orientación preferencial, R=0,2763, p-valor=0,0229; Fig. 41).

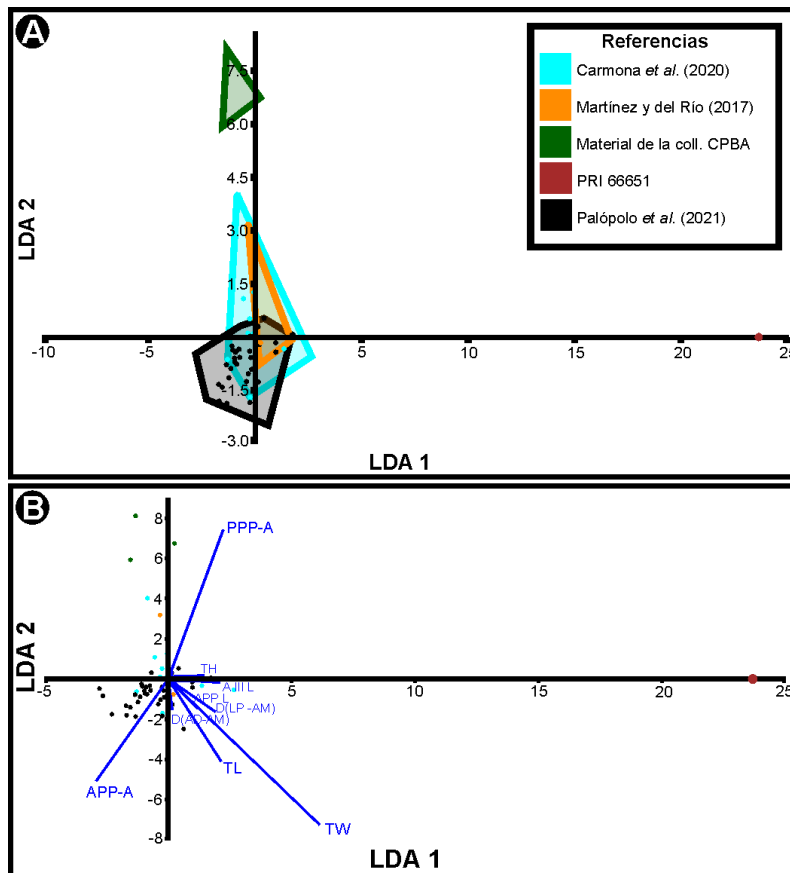


Fig. 42. Resultados del Análisis de Discriminante Lineal (LDA). A: gráfico resumen (*score plot*). Los polígonos coloreados representan cada grupo de ejemplares analizado, con un intervalo de confianza del 95%. Los puntos que son compartidos por dos o más polígonos representan los ejemplares que no poseen diferencias estadísticamente significativas en sus variables, y que pueden ser asignados a más de un grupo. B: Gráfico Bi-Plot. Los vectores muestran la contribución individual de cada variable morfométrica en la varianza total entre grupos.

El análisis de discriminante lineal no mostró diferencias estadísticas significativas entre las medidas morfométricas de los especímenes procedentes de la Formación Chenque (Martínez y del Río, 2017; y Carmona *et al.*, 2020), y aquellos de la Formación Monte León (Palópolo *et al.*, 2021a). No obstante, arrojó una diferencia marcada del grupo anterior con los ejemplares del Palaeontological Research Institution (Formación Monte León) y la



Universidad de Buenos Aires (de las formaciones El Chacay y Gran Bajo del Gualicho) (Fig. 42A-B). Los dos primeros autovalores explican el 92,52% de la variabilidad morfométrica total y la matriz de confusión logra clasificar correctamente el 89,19% de los ejemplares dentro de cada uno de los grupos (se considera que el 10,81% de los ejemplares no clasificados correctamente representa a los especímenes PRI 66651, CPBA 6477, CPBA 6478 y CPBA 17352; Fig. 41C-D).

Las secciones delgadas revelaron que la cementación calcítica ocurrió en la superficie adyacente interna y externa de las testas. Este tipo de cementación sigue un patrón sintaxial, al menos en la superficie externa de los esqueletos y está, en algunos casos, alterada, disuelta o reemplazada por otros minerales y óxidos. Los óxidos de hierro y manganeso están presentes en el interior de las placas o entre los cristales de cemento (Fig. 43, A, E-I). Algunas veces, los óxidos se ubican en la superficie entre el osículo y el cemento. Sin embargo, las placas están muy bien preservadas, conservando la estructura 3D del estereoma (Fig. 43, G-D). El sedimento que rellena y rodea los fósiles contiene un alto porcentaje de material piroclástico, como burbujas de vidrio, trizas vítreas y minerales producto de su alteración. También se observan espículas de esponjas (Fig. 43, A-I).

Las muestras para el análisis sedimentológico mostraron una reacción muy fuerte al ser expuestas a la solución de agua oxigenada. El porcentaje más elevado de sedimento fue retenido en el tamiz de 250 μm . El sedimento de este tamaño posee bajo contenido de material piroclástico (<20%), granos líticos (~40%), las esferas de óxidos de hierro y manganeso y las espinas de equinoideos (~20%). El sedimento retenido en los tamices de menor tamaño (por ejemplo 125 y 62 μm) muestran un incremento del material volcánico y está compuesto en un 60% de trizas vítreas.

En la fracción limo y arcilla, el contenido de óxidos y espinas de equinodermos decrece sustancialmente, y se observan granos de cuarzo y algunos líticos muy escasos. Los óxidos, el cuarzo, las espinas de equinodermos y los líticos conforman el 25-30% de la muestra. El restante 70-75% está compuesto de material piroclástico con diferentes grados de alteración. El cuarzo se encuentra como pequeños cristales amorfos de escala micrométrica agrupados de manera desorientada en la estructura. No se hallaron microfósiles

en ninguna de las muestras observadas.

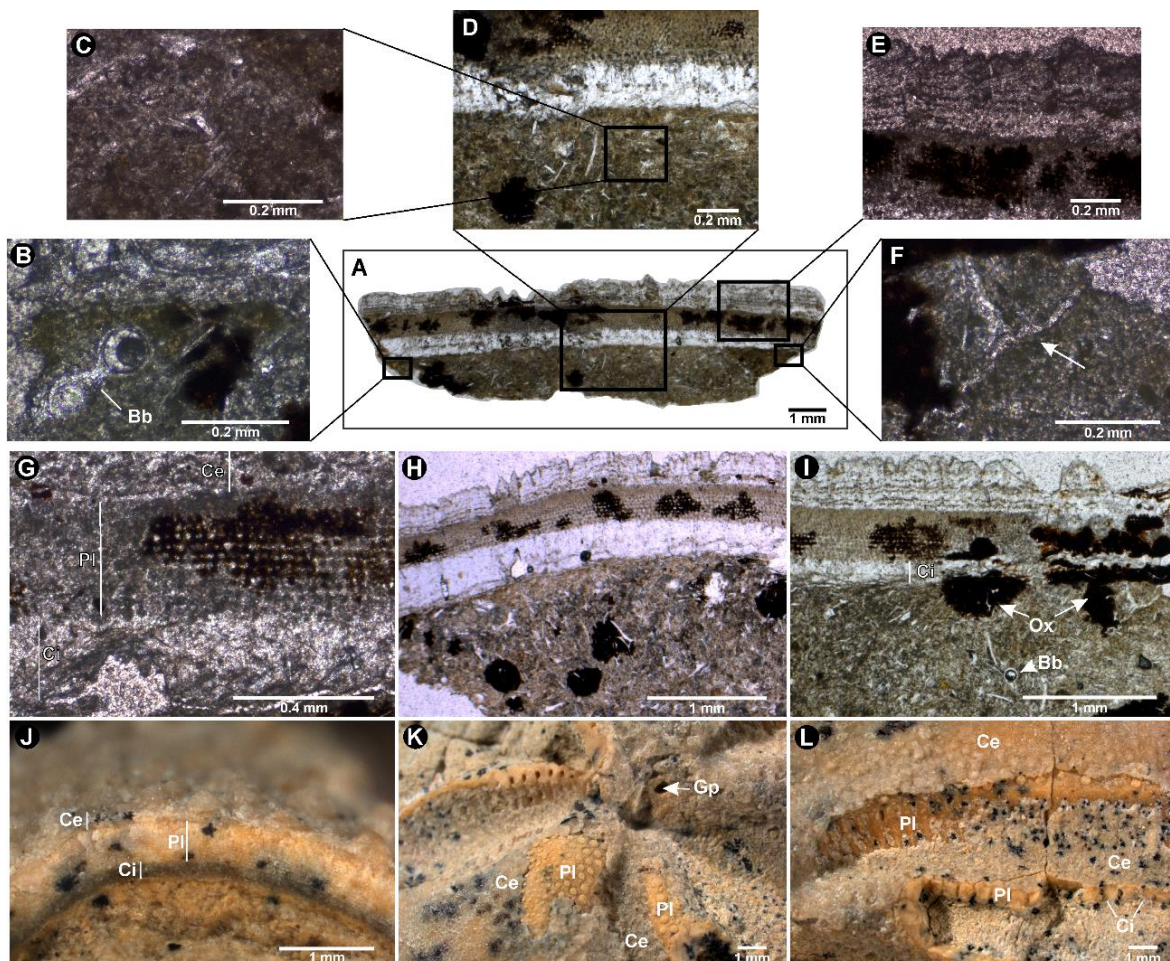


Fig. 43. *Brisaster* aff. *B. iheringi*. A–F: MPM-PI-19254, sección delgada transversal de la placa supraambital del interambulacro 2 (IA 2a-2b). A: vista general. B: detalle del relleno sedimentario en el margen izquierdo de la sección, mostrando una burbuja de vidrio volcánico. C: trizas vítreas triangulares en el sedimento. D: cemento interno masivo y relleno sedimentario de la testa, con alto contenido de óxidos y material piroclástico. E: capa de cemento externo bajo luz polarizada y nicoles cruzados. Nótese que la extinción de los cristales de cemento es paralela al eje de la placa u osículo. F: triza vítrea triangular deformada. G–I: otra sección consecutiva de la placa supraambital del IA 2a-2b. G: vista general de la estructura del estereoma y las capas de cemento. H: óxidos en estructuras botroidales entre los fragmentos de vidrio volcánico y relleno huecos de los osículos. I: destrucción de las estructuras del estereoma y el cemento por formación de óxidos. J: MPM-PI-19254, vista transversal de la zona supraambital en el interambulacro 2 (IA 2a-2b). Nótese la presencia de cemento interno y externo bien desarrollados. K: MPM-PI-19242a, vista del sistema apical y partes adyacentes de los pétalos bajo lupa binocular. Obsérvese la presencia de cemento externo (Ce), zonas del osículo expuestas (sin cobertura de cemento) que todavía preservan detalles de los tubérculos (PI), y posición del gonoporo 4 (Gp). L: MPM-PI-19242a, vista detallada del pétalo 4 bajo lupa binocular, mostrando la disposición del cemento externo (Ce), que cubre toda la superficie, a excepción de la parte proximal de los pétalos (PI).



5.5: Paleontología sistemática

Subphylum Echinozoa Haeckel in Zittel, 1895
Clase Echinoidea Leske, 1778
Subclase Euechinoidea Bronn, 1860
Infraclass Irregularia Latreille, 1825
Orden Spatangoida L. Agassiz, 1840
Suborden Paleopneustina Markov y Solovjev, 2001
Familia Schizasteridae Lambert, 1905
Género *Brisaster* Gray, 1855
Brisaster aff. *B. iheringi* de Loriol, 1902
Figuras 44-47

Descripción (modificado de Palópolo et al., 2021): Largo de la testa (TL) 38,9-53,3 mm (\bar{X} =45,5; DE=3,66; CV=0,08; n=32), ancho de la testa 0,90-1,05% TL (\bar{X} =0,97; DE=0,04; CV=0,04; n=32). Ancho máximo de la testa (TW) cerca del centro de la misma (\bar{X} =44,1; DE=2,68; CV=0,06; n=32). Testa redondeada, de forma aproximadamente circular, suavemente elongada a lo largo del eje anteroposterior, deprimida moderadamente en la superficie aboral (Fig. 44).

Alto de la testa (TH) aproximadamente 15,8-22,2 (\bar{X} =19,5; DE=1,94; CV=0,09; n=17), altura máxima en la zona anterior de los interambulacros 2 y 4 (2a3-2a4, 2b3-2b4, 4a3-4a4 y 4b3-4b4, Loven, 1874), en cercanías del sistema apical. Margen posterior truncado, conformando una pared posterior casi vertical (Fig. 44C, F, I, L; 45C). Sistema apical desplazado hacia el margen posterior de la testa, aproximadamente 24,1-35,1 mm desde el margen anterior (\bar{X} =29,0; DE=2,63; CV=0,09; n=28), 54,59-76,09% TL (\bar{X} =63,25; DE=5,39; CV=0,09; n=26), etmolítico, con tres gonoporos circulares (Fig. 46C-D; 47A-C), placa madreporica (madreporito) extendiéndose hacia la zona posterior; gonoporo 2 ausente.

Ambulacro impar (III) no petaloide, ensanchado y profundo, formando una muesca en el margen anterior (Fig. 44A, D, G; 46A-B), con paredes verticales delimitando el mismo. Dos hileras de 39-42 poros pareados (\bar{X} =40,2; DE=1,09; CV=0,03; n=5). Los poros son circulares y pequeños, cada uno separado de su par correspondiente por un tubérculo pequeño y elevado (Fig. 47D). Amplia zona interporífera (Fig. 46A-B). Espinas largas, finas, tubulares y puntiagudas, orientadas hacia el sistema apical, preservada en varios ejemplares en el

ambulacro III e interambulacros adyacentes (Fig. 47G).

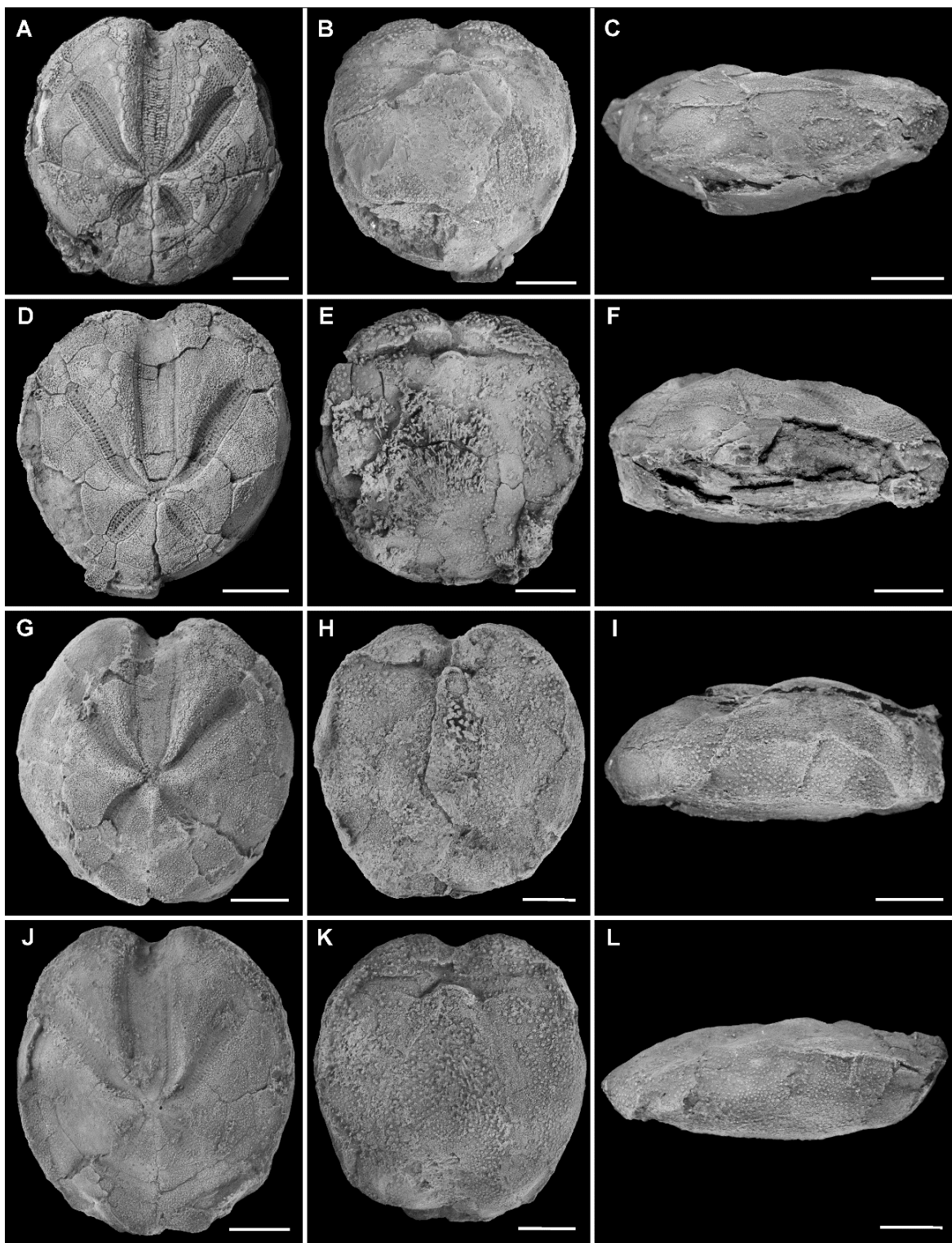


Fig. 44. *Brisaster* aff. *B. iheringi*: imágenes generales de los especímenes en vistas aboral, oral y lateral. A–C: MPM-PI-19274, A: aboral, B: oral, C: lateral; D–F: MPM-PI-19251, D: aboral, E: oral, F: lateral; G–I: MPM-PI-19265, G: aboral, H: oral, I: lateral; J–L: MPM-PI-19247, J: aboral, K: oral, L: lateral. Escalas: 1 cm.

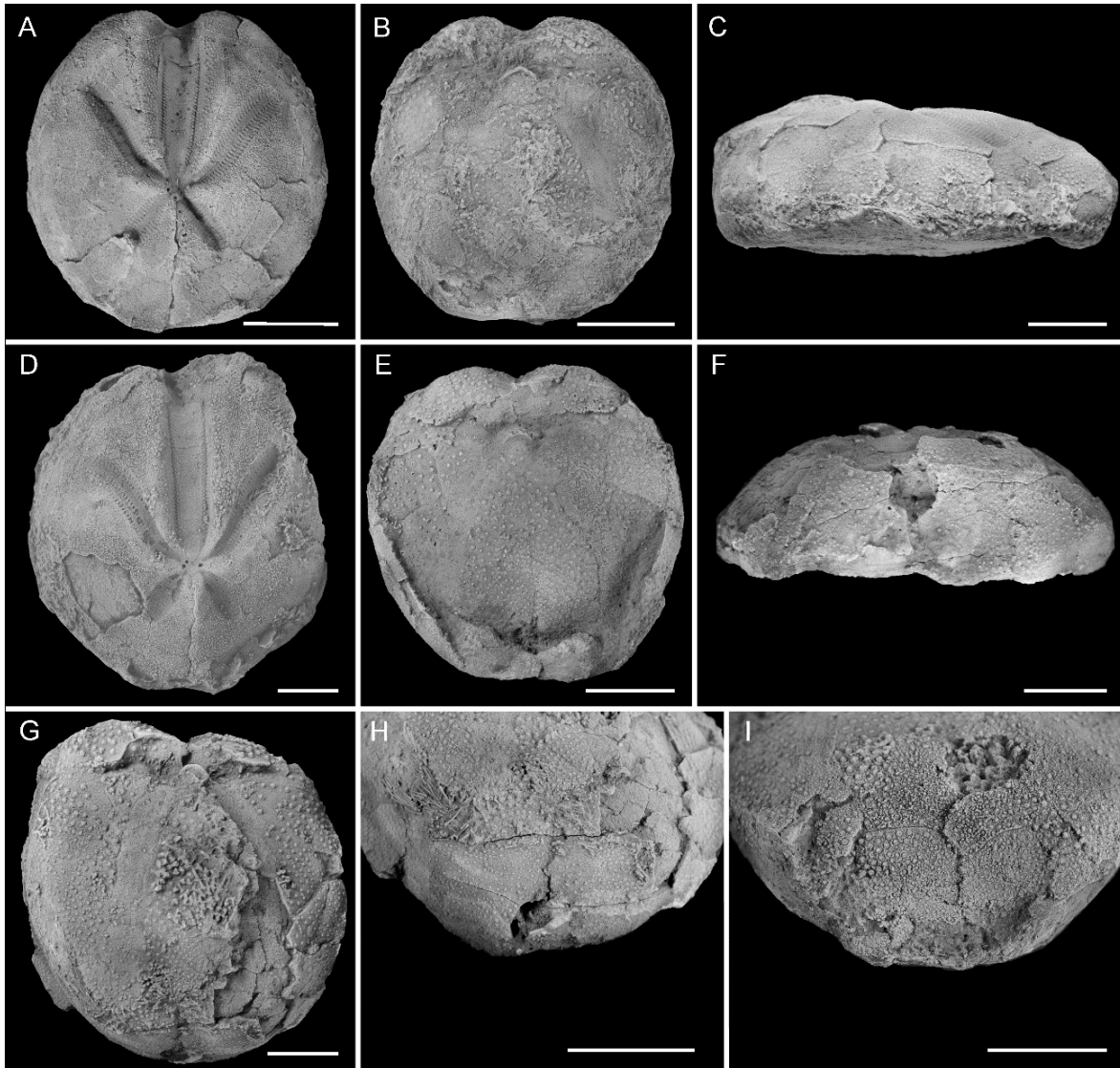


Fig. 45. *Brisaster* aff. *B. iheringi*: imágenes generales de los especímenes en distintas vistas. A–C: MPM-PI-19245, A: aboral, B: oral, C: lateral; D: MPM-PI-19264, aboral; E–F: MPM-PI-19246, E: oral, F: posterior; G–H: MPM-PI-19273, G: oral, H: vista oblicua de la región subanal, I: MPM-PI-19256, vista oblicua de la región subanal, mostrando la ausencia de fasciolas. Escalas: 1 cm.

Pétalos pareados anteriores (II y IV) de 18,5-25,7 mm de largo (APPL, \bar{X} =21,2; DE=1,70; CV=0,08; n=28), aproximadamente 40,34-53,18% TL (\bar{X} =45,62; DE=2,97; CV=0,07; n=24), angostos y con una curvatura distal suave hacia el margen lateral en su tercio anterior (Fig. 47F). Dos filas de poros pareados subcirculares a ovales, más grandes que los observados en el ambulacro III (Fig. 45D; 47F); se observan 32-38 pares de poros en cada columna a ambos lados del ambulacro (\bar{X} =33,5; DE=1,85; CV=0,06; n=8). Zona interporífera angosta, sin tubérculos. El ángulo entre los pétalos posteriores anteriores es



agudo, entre 75° y 86° ($\bar{X}=81,4^\circ$; $DE=3,17$; $CV=0,04$; $n=20$).

Pétalos pareados posteriores (I y V) cortos, de forma ovalada y un poco más profundos que el resto (Fig. 44A; 47E), de 6,3-12,9 mm de largo (PPPL, $\bar{X}=9,4$; $DE=1,27$; $CV=0,13$; $n=21$), aproximadamente 14,55-24,20% TL ($\bar{X}=20,06$; $DE=2,03$; $CV=0,10$; $n=21$), con un ángulo de divergencia agudo a recto, entre 71° y 97° ($\bar{X}=86,6$; $DE=6,14$; $CV=0,07$; $n=18$), de 16 a 18 pares de poros por columna; zona interporífera un poco más ancho que el tamaño de un poro en su zona más ancha, sin tubérculos (Fig. 46E). Interambulacros anteriores elevados, formando una cresta poco desarrollada en cercanías del disco apical (Fig. 44D, G, J; 45A, D).

Peristoma anterior, más ancho que largo, con labio proyectado sobre la abertura (44B, H, K; 45B, E; 47H-I). Labrum agrandado, cubriendo gran parte del peristoma en vista oral. Margen anterior del labrum ubicado a 5,1-11,7 mm del margen anterior ($\bar{X}=7,9$; $DE=1,85$; $CV=0,23$; $n=22$). Labrum con forma de medialuna, un poco más largo que ancho, con un anillo bien definido o labio en el borde adyacente al peristoma (Fig. 46E-G; 47H-I). Placas esternas alargadas, un poco más angostas que largas, bien desarrolladas. Placas de los ambulacros II y IV en superficie oral con tubérculos e isoporos bien definidos (Fig. 45B; 46E). Periprocto subcircular a oval, más largo que ancho, colapsado o pobremente preservado en la mayoría de los ejemplares (Fig. 45F-H).

Fasciola peripetaloide bien definida y demarcada, angosta, con una zona bien diferenciada de tubérculos diminutos (Fig. 46A-B), con una indentación en la zona interambulacral 1b y 4a. Patrón de la fasciola peripetaloide según la notación definida por Smith y Stockley (2005): 4,4 :: 5→7,6 :: 9(?). Fasciola lateroanal ausente en los especímenes examinados (Fig. 44I, L; 45G-I).

Ubicación geográfica y estratigráfica: afloramiento al borde de la Ruta Nacional 3, 40 km al norte de la ciudad de Puerto San Julián, provincia de Santa Cruz (GPS POI: S 48,956°; W 67,648°). Estrato de areniscas finas tufáceas, Miembro Punta Entrada, Formación Monte León, Mioceno temprano.

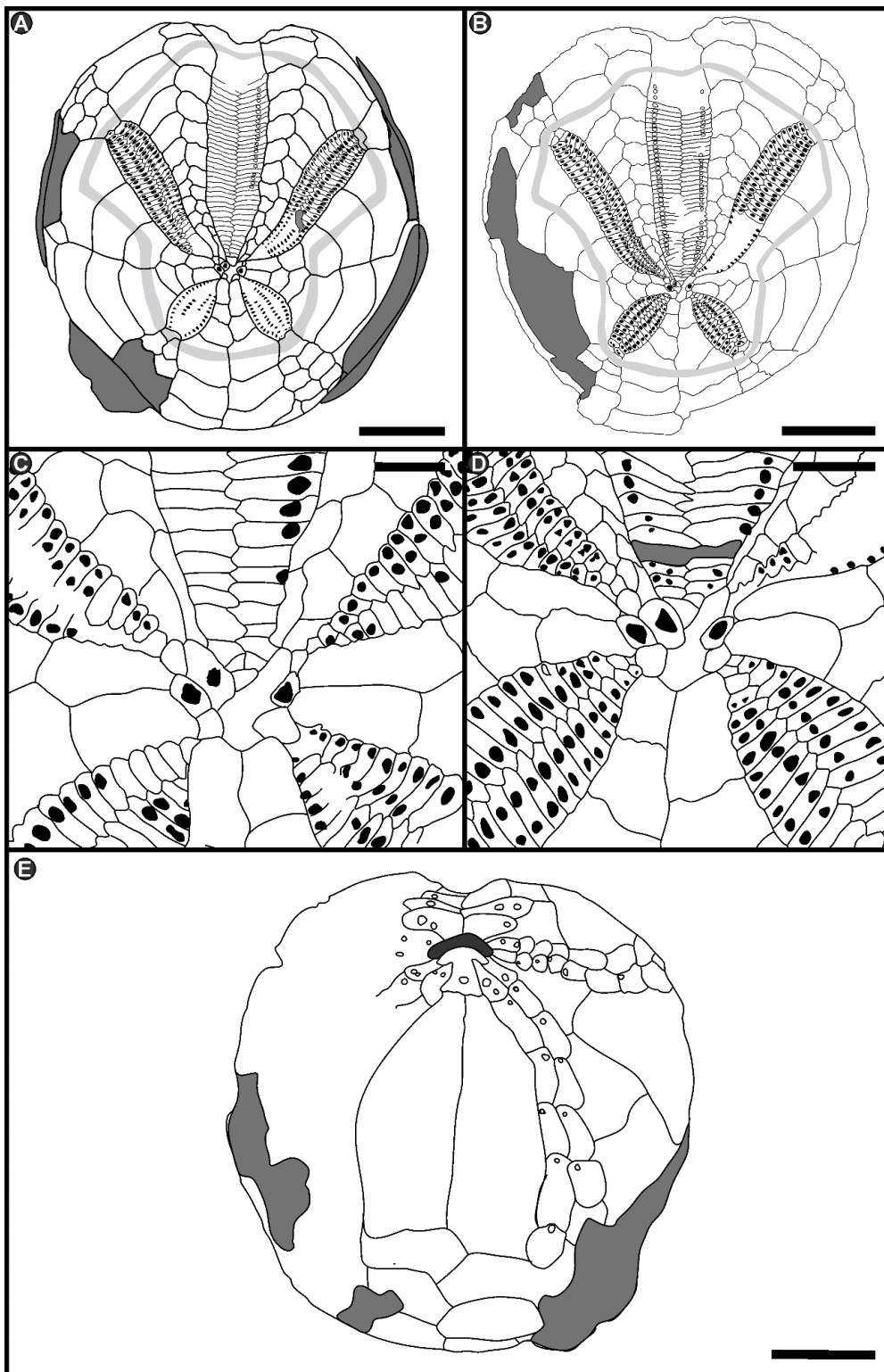


Fig. 46. *Brisaster* aff. *B. iheringi*: diagramas de disposición de placas en el esqueleto. A: MPM-PI-19274, vista aboral; B: MPM-PI-19251, vista aboral; C: MPM-PI-19274, sistema apical; D: MPM-PI-19251, sistema apical; E: MPM-PI-19245, vista oral. Fasciola peripetaloides en gris claro. Las zonas con sombreado gris oscuro indican placas no preservadas o zonas cubiertas por sedimento. Escalas: A, B, E: 1 cm; C-D: 0,4 cm.



Materiales: Testas completas o casi completas de 45 ejemplares examinados (MPM-PI-19236 a MPM-PI-19280), de las cuales 22 fueron utilizadas para la descripción e ilustración (MPM-PI-19237, MPM-PI-19240-42a, MPM-PI-19243, MPM-PI-19245-47, MPM-PI-19249-51, MPM-PI-19254, MPM-PI-19256, MPM-PI-19258-61, MPM-PI-19264-65, MPM-PI-19267, MPM-PI-19274, MPM-PI-19278).

Comentarios: El holotipo de la especie no fue determinado en su descripción original por de Loriol (1902). Según sus propias descripciones y análisis posteriores, al parecer los especímenes estudiados por él estaban en un pobre estado de preservación. Se cree que la muestra ilustrada por de Loriol (1902) en la figura 2 (alojada en el Museo de Historia Natural de Génova) sea posiblemente el espécimen MHNG GEPI 28012, el cual es un molde interno de la testa (Martínez y del Río, 2017: Fig. 4D). Martínez y del Río (2017) presentaron información sobre los posibles acrónimos asignables a *Brisaster iheringi* y la dificultad para asignar un holotipo a la especie. Entre los sintipos potenciales establecidos por estos autores se encuentran MACN-Pi 4524 (depositado en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”) y PRI 66651 (del Paleontological Research Institution, en Estados Unidos), ambos en pobre estado de preservación. La designación de material tipo queda, entonces, sujeta a estudio de nuevos materiales mejor preservados.

Los ejemplares descritos por Martínez y del Río (2017) y mencionados por Carmona *et al.* (2020) provenientes de la Formación Chenque (Mioceno temprano, sur de Chubut y norte de Santa Cruz) difieren de los analizados en esta tesis por la presencia de placas esternales más anchas, disco apical de posición más posterior, pétalos pareados posteriores mucho más cortos, interambulacro III más ancho y menor número de poros pareados en relación con el largo de los ambulacros.

Sin embargo, el análisis de discriminante lineal realizado para los fósiles descritos por Martínez y del Río (2017), Carmona *et al.* (2020) y Palópolo *et al.*, (2021a) no muestra diferencias significativas entre las medidas morfométricas consideradas en el análisis. Se considera que para poder revisar las diferencias entre estos ejemplares se necesitan nuevos materiales y la inclusión de caracteres y medidas morfológicas no disponibles hasta ahora en los ejemplares estudiados. También, la inclusión de un número mayor de ejemplares,

principalmente para la Formación Chenque, es necesario para poder confirmar la identidad taxonómica de los especímenes.

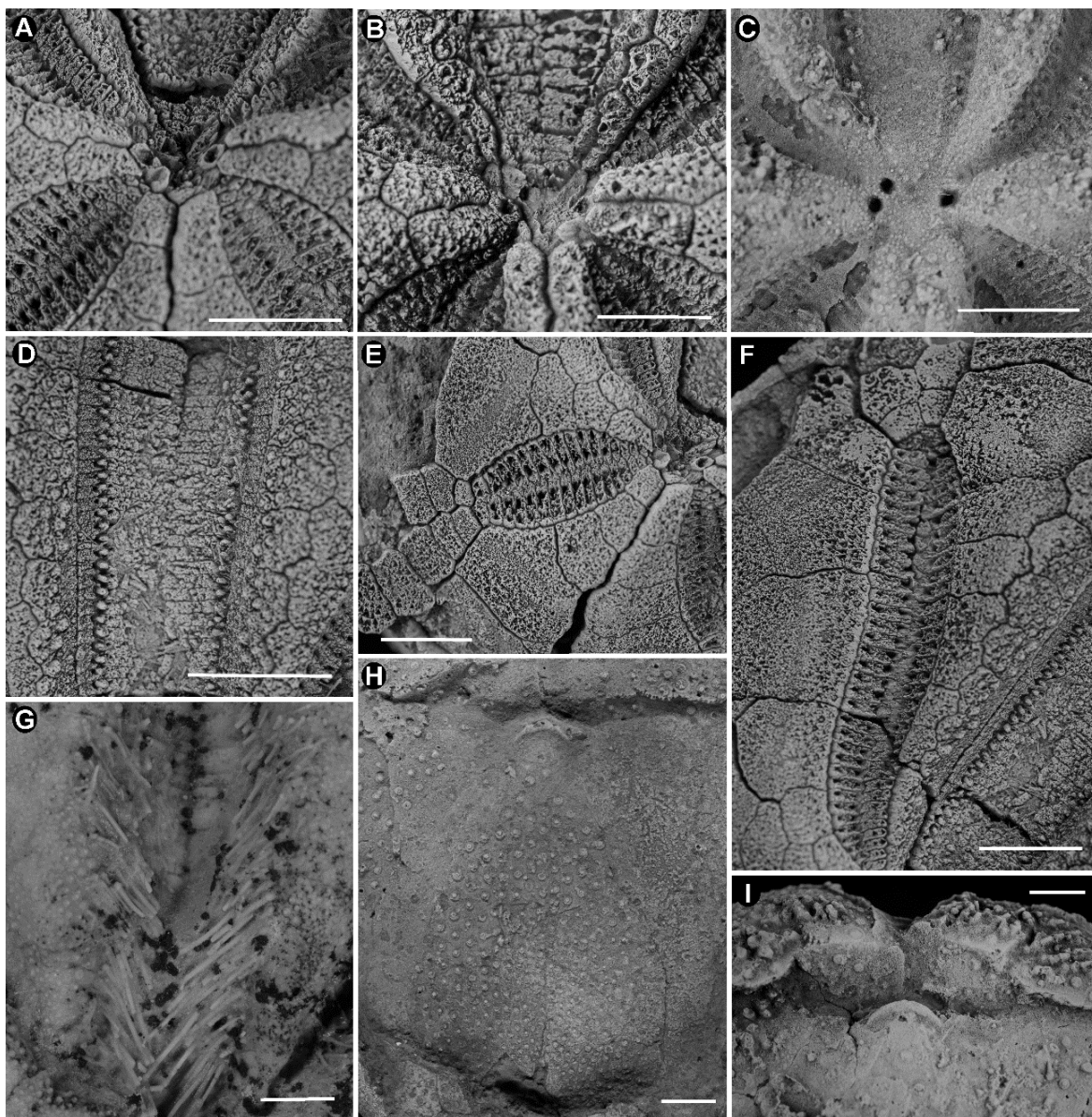


Fig. 47. *Brisaster* aff. *B. iheringi*: imágenes de caracteres importantes. A: MPM-PI-19251, sistema apical; B: MPM-PI-19274, sistema apical; C: MPM-PI-19264, sistema apical; D-F: MPM-PI-19251, D: ambulacro III, E: pétalo V, F: pétalo IV; G: MPM-PI-19258, ambulacro III con espinas en posición de vida; H: MPM-PI-19246, vista general de placas esternales; I: MPM-PI-19274, vista del labrum. Escalas: 0,4 mm.

De acuerdo con los caracteres establecidos por Gibbs (1963) y Smith y Kroh (2011) para el género *Brisaster*, es decir, (i) disco apical etmolítico con tres gonoporos, (ii) ausencia de carena o cresta en interambulacro anterior, entre los ambulacros I y V, (iii) placas esternales grandes y moderadamente ensanchadas, (iv) ausencia de fasciola lateroanal en

adultos, los equinoideos descritos pueden ser claramente asignados a este género. De los 45 ejemplares observados, sólo MPM-PI-19251 (Fig. 45D) muestra pétalos pares posteriores mucho más cortos, con menor cantidad de pares de poros y se asemeja a los ejemplares estudiados por Martínez y del Río (2017). El resto del material del género *Brisaster* proveniente de la Formación Monte León se ajusta más a la morfología de *B. iheringi* que a las otras especies del género estudiadas por Hood y Mooi (1998).

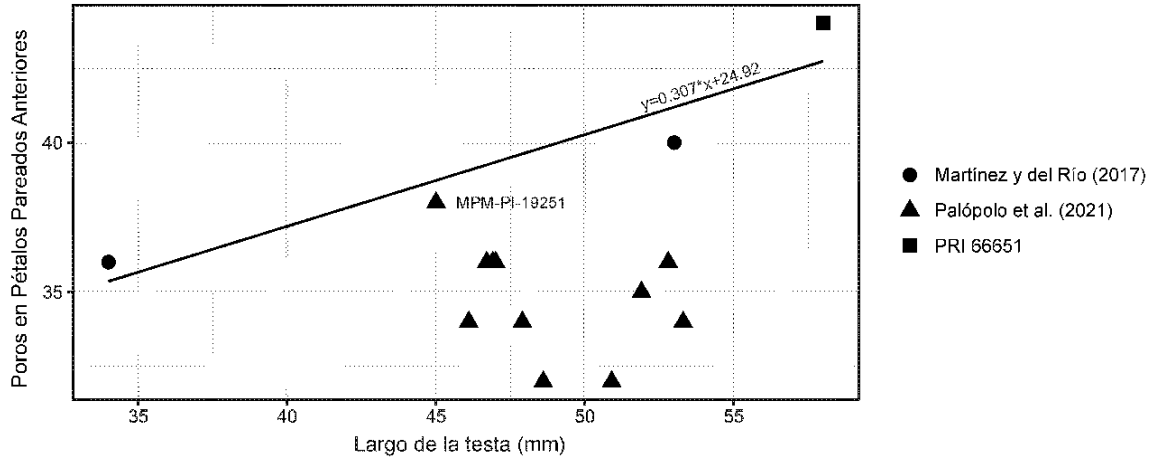


Fig. 48. Gráfico de dispersión de la cantidad de poros en los pétalos pareados anteriores con respecto al largo de la testa, utilizando datos obtenidos de la Formación Monte León (esta tesis), la Formación Chenque (Martínez y del Río, 2017) y un ejemplar de la Formación Monte León alojado en el Paleontological Research Institution, Ithaca, EEUU (PRI 66651). La línea de regresión fue calculada tentativamente utilizando el ejemplar MPM-PI-19251 y aquellos de la publicación de Martínez y del Río (2017). Nótese que la relación entre ambas variables es menor en los nuevos especímenes encontrados.

Hood y Mooi (1998) realizaron un estudio morfométrico y filogenético detallado de las especies recientes del género, definiendo un patrón de evolución morfológica, y sentando las bases para las medidas y caracteres a tener en cuenta en la diferenciación de especies de *Brisaster*. Teniendo en cuenta que las diferencias entre especies del género son sutiles y definidas por variables geométricas y morfométricas, podríamos estar en presencia de una nueva especie (Mooi, comunicación personal). No obstante, no existen evidencias suficientes para poder definir un nuevo taxón hasta tanto no se conozcan mejor las otras especies fósiles del género y para ello se requiere más material.



5.6: Discusión

Los equinoideos espatangoideos son un grupo de erizos irregulares con endoesqueleto delgado y frágil, que pueden sufrir desarticulación y fragmentación por transporte, retrabajo o *winning* (Mancosu *et al.*, 2015). Como se explicó en el capítulo 1, y en apartados anteriores, las espinas, pedicelarios y estructuras frágiles se desarticulan y pierden dentro de la primera semana después de la muerte del organismo (Brett *et al.*, 1997). Además, el transporte por tracción fragmenta rápidamente las testas, y la disolución y compactación dan lugar a esqueletos con fragmentación en mosaico.

Sin embargo, el hábito de vida infaunal de los espatangoideos, que son buenos excavadores activos que se alimentan de la materia orgánica presente en el sedimento, permite que sus esqueletos se preserven casi completos (Kier, 1977; Néraudeau, 1991; Mancosu y Nebelsick, 2017). Su potencial de preservación aumenta en ambientes disódicos o anódicos y cuando el espesor de sedimento depositado impide su escape a la superficie (Mancosu *et al.*, 2015). La acumulación de grandes cantidades de sedimento fino en cortos períodos de tiempo genera estrés y muerte por asfixia en las comunidades de la mayoría de los equinoideos infaunales (Smith, 1984). La mayoría de ellos poseen un canal para la oxigenación que, si se bloquea con sedimento, obliga a los organismos a desplazarse hacia la superficie. Sin embargo, si la capa de sedimento es muy potente, los erizos de mar no consiguen escapar a la superficie, o incluso mueren de asfixia antes de intentar moverse. Schäfer (1972) realizó un estudio actualístico y determinó que una capa de 30 cm de espesor de arenisca fina, depositada en una franja temporal estrecha es suficiente para atrapar a erizos del género *Echinocardium* e impedir su desplazamiento hasta la superficie. Se infiere así que el espesor de sedimento depositado por encima de los equinodermos fue lo suficientemente potente como para provocar su muerte y preservación en posición de vida.

Los fósiles utilizados para este estudio están moderadamente bien a muy bien preservados. Todos los ejemplares colectados pertenecen a una misma especie y fueron hallados en posición de vida, rellenos con el mismo sedimento que el de la capa que los contiene, con espinas articuladas y sin signos de haber sido retrabajados ni transportados. Esta serie de evidencias apoya fuertemente la hipótesis de que los organismos murieron por

el aumento de la tasa de sedimentación.

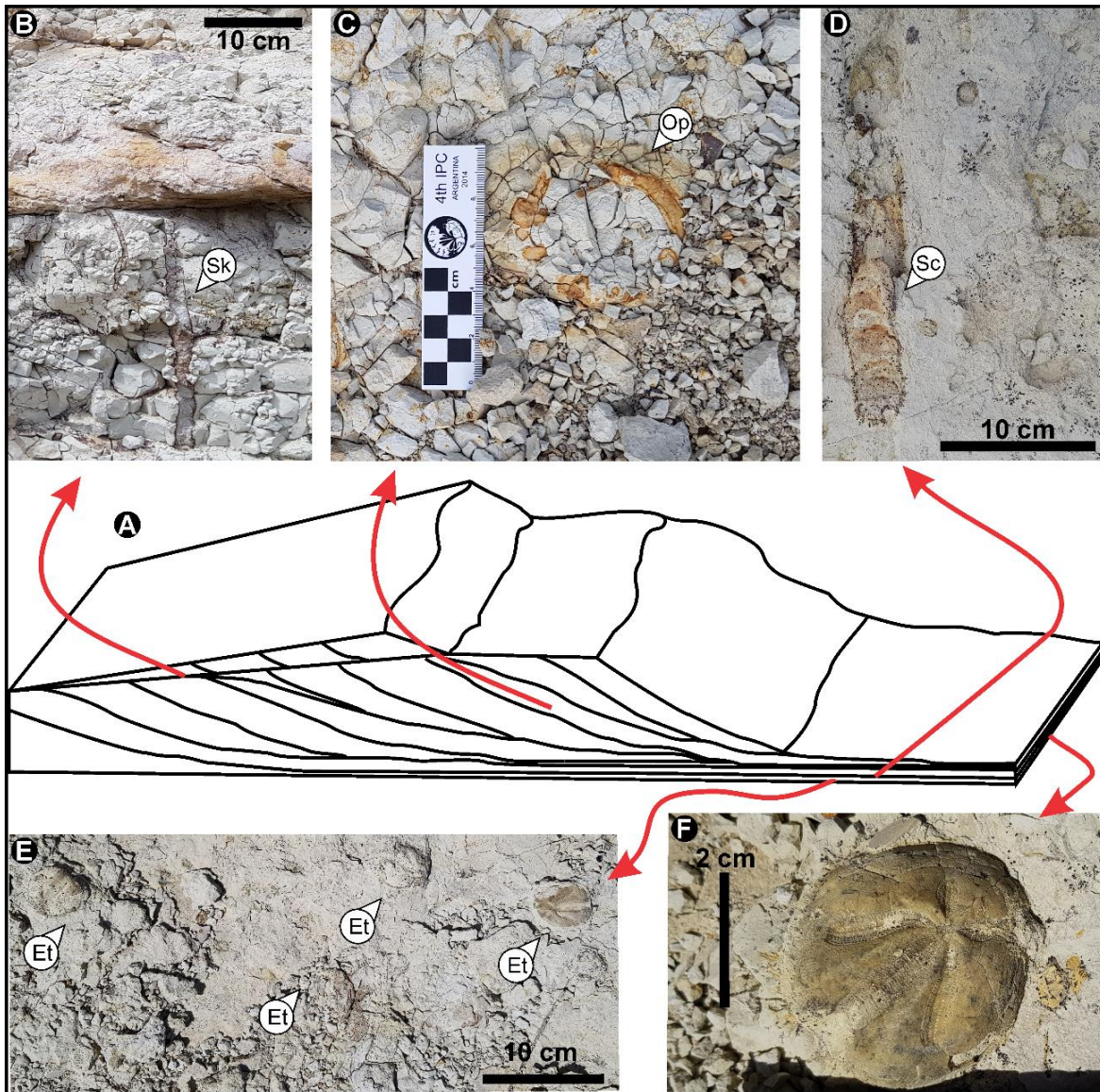


Fig. 49. Interpretación del ambiente de depositación y la posición del estrato que contiene los fósiles. A: diagrama general del ambiente de depositación; B: *Skolithos* isp. (Sk); C: *Ophiomorpha* isp. (Op); D: *Scolicia* isp. (Sc); E: ejemplares de equinoideos (Et) preservados en posición de vida, en el cuadrante 6; F: vista de detalle de uno de los fósiles encontrados en posición de vida, antes de ser extraído de la roca (MPM-PI- 19274).

La asociación estudiada constituye lo que Kidwell *et al.* (1986) definió como una concentración autóctona monotípica. Las concentraciones de este tipo son muy comunes en las formaciones marinas del Mioceno de Patagonia, en donde se encuentran principalmente bivalvos, gasterópodos, decápodos y equinodermos en rocas con alto contenido de material volcánico (del Río *et al.*, 2001; Casadio *et al.*, 2005; Caviglia *et al.*, 2007; Crawford *et al.*,



2008; Martínez y del Río, 2008, 2017; Martínez *et al.*, 2010; Maguire *et al.*, 2016, Carmona *et al.*, 2020).

La presencia de óxidos de hierro y manganeso, en forma de dendritas o estructuras botroidales, sumado a la fuerte reacción del sedimento a la solución de agua oxigenada, sugiere un alto contenido de materia orgánica que indicaría condiciones disóxicas o anóxicas (Schulz *et al.*, 1994). La reacción al agua oxigenada fue significativamente mayor en el sedimento que rodeaba a los equinodermos y a la muestra ubicada inmediatamente por encima.

La recristalización, cementación y fragmentación de los fósiles se debe principalmente a procesos diagenéticos en los estadios tempranos del proceso de fosilización (Maguire *et al.*, 2016).

La recristalización de los osículos parece ser molécula a molécula, ya que no muestra indicios de cambios en la forma y no oblitera la microestructura del esteoroma, conservando las trabéculas y espacios en 3D. La cementación es sintaxial a la estructura de los osículos y, a diferencia de lo que sucede con la recristalización, deforma u oculta caracteres morfológicos finos de los osículos, como la forma de los poros pareados, la ornamentación fina y la forma de los tubérculos. La cementación sintaxial es muy común en sedimentos de areniscas medias a gruesas, en estadios tardíos de la fosilización, como resultado del flujo de solutos en un sedimento con alta porosidad y en ausencia de cementación en las primeras etapas de la fosildiagénesis (Neugebauer, 1979; Nicolaides, 1995; Donovan y Portell, 2000; Dickson, 2001; Knoerich y Mutti, 2003; Kroh y Nebelsick, 2010). En algunos ejemplares existe óxido de hierro entre los cristales del cemento interno y externo, y dentro de los osículos recristalizados, cuestión mucho más marcada en la zona externa entre el endoesqueleto y el cemento externo. Esto podría asociarse a actividad bacteriana en los primeros momentos del proceso de fosilización, posterior al enterramiento definitivo (Maguire *et al.*, 2016).

La presencia de vidrio volcánico en sedimentos del Mioceno de Patagonia es ampliamente conocida en la literatura científica, y se asocia por lo general con la preservación excepcional de taxones de hábito infaunal, principalmente invertebrados (Bertels, 1970; Di



Paola y Marchese, 1973; Riggi, 1978; Casadio *et al.*, 2005; Crawford *et al.*, 2008; Cuitiño, 2011; Parras *et al.*, 2012; Maguire *et al.*, 2016; Parras y Cuitiño, 2018). El alto contenido de material piroclástico se considera un factor importante en la preservación de fósiles, en su mayoría aquellos de esqueletos delicados o multielementales, cuando es acompañado con altas tasas de sedimentación y poco retrabajo de los depósitos (Rodríguez *et al.*, 2008; Cuitiño, 2011; Maguire *et al.*, 2016, 2018).

Carmona *et al.* (2020) estudiaron 10 testas de equinoideos pertenecientes a la especie *Brisaster iheringi* de Loriol, 1902, asociadas a sus trazas fósiles (*Scolicia* isp.) y con espinas preservadas en posición de vida. El ambiente de depositación de esos ejemplares de la Formación Chenque fue interpretado como de *shoreface* inferior, afectado por tormentas de manera episódica e intermitente (Carmona *et al.*, 2020). Los ejemplares de la Formación Chenque son, en líneas generales, morfométricamente similares a los analizados en esta tesis, aunque difieren en algunos caracteres morfológicos generales. Ambos grupos poseen espinas articuladas en posiciones y orientaciones específicas, mostrando claramente que los equinodermos de ambas localidades murieron y fueron preservados por un evento de sedimentación rápida que impidió el escape de los especímenes.

A diferencia de la Formación Chenque, en la Formación Monte León se interpreta que los equinodermos habitaron un ambiente de plataforma con migración de dunas submarinas (Fig. 49), en un ambiente más dinámico y de mayor energía que el reconocido para la Formación Chenque. Durante el período estable del sistema tuvo lugar la colonización del fondo por distintos organismos infaunales excavadores, principalmente detritívoros. Cuando se reactivó la migración de las dunas submarinas, éstas sepultaron a los organismos bajo un espesor de sedimento que les impidió escapar. La bioturbación observada en los depósitos de la parte inferior y las trazas asociadas a los equinoideos muestran que el período de estabilidad y colonización debió ser relativamente largo.

En la actualidad, los erizos espatangoideos tienden a excavar el sedimento en el que viven por encima de la línea de discontinuidad de potencial redox (RPD; Schinner, 1993). Si la tafocenosis estudiada aquí fue sepultada durante un evento episódico, la RPD debe haberse trasladado rápidamente hacia arriba y generó un ambiente anóxico en la zona donde estaban

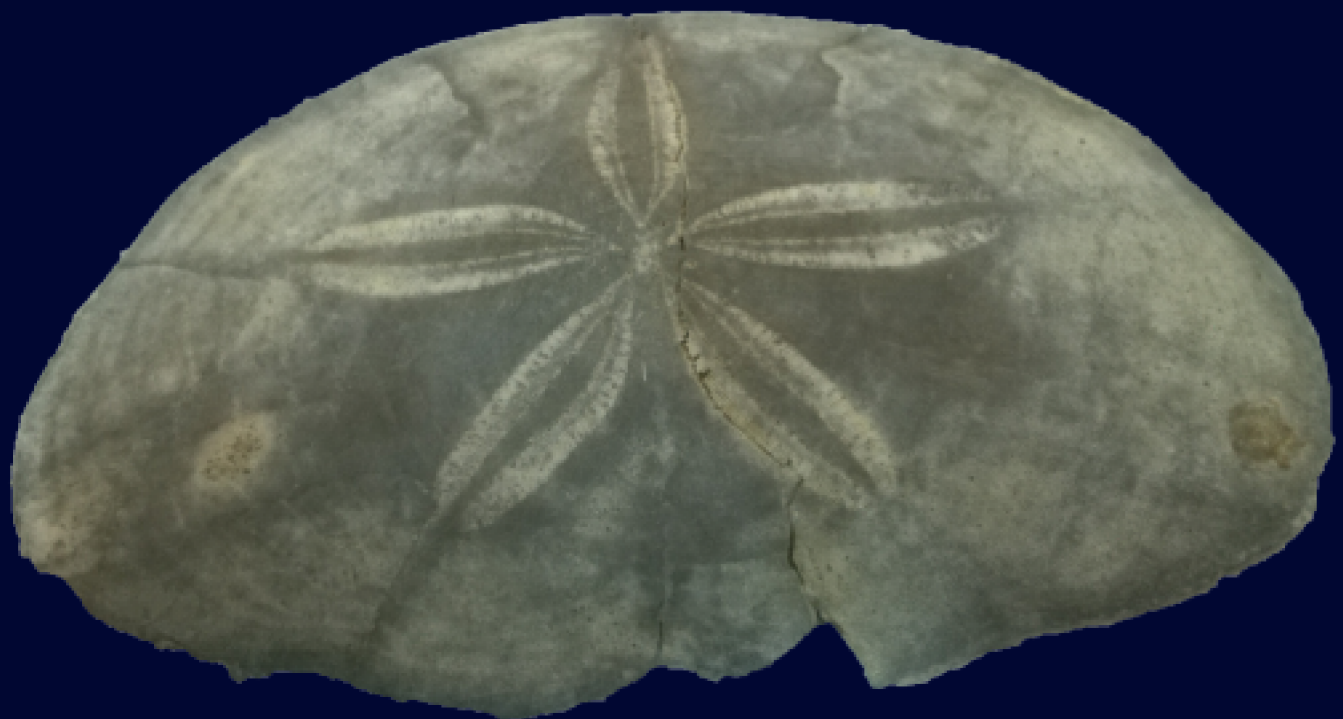


los erizos. Esta situación debió inhibir o retrasar la descomposición aeróbica de los tejidos blandos, favoreciendo la preservación de las espinas articuladas.

El nivel estudiado en esta tesis y su asociación fosilífera posee muchas similitudes con otras concentraciones dominadas por equinodermos espatangoideos en depósitos miocenos. Algunas de estas similitudes son: (i) preservación de testas completas de decenas de equinoideos en una sola capa, (ii) espinas preservadas en posición de vida, (iii) esqueletos asociados comúnmente a sus trazas fósiles, (iv) ambientes de depositación de baja energía, pero sujetos a episodios de altas tasas de sedimentación (Néraudeau *et al.*, 2001; Radwanski y Wysocka, 2001; Kroh y Nebelsick, 2003; Bajo y Borghi, 2009; Stara *et al.*, 2012; Mancosu *et al.*, 2015; Mancosu y Nebelsick, 2016, 2017).

La sucesión estudiada sugiere un ambiente marino somero cercano a la costa, dominado por la migración de dunas submarinas unidireccionales. En estos ambientes, los organismos bentónicos colonizan el fondo marino durante los períodos de baja movilidad de las dunas, para luego ser sepultados en un evento episódico de reactivación de las mismas.

Capítulo 6
**Catálogo actualizado del registro
fósil del Phylum Echinodermata
del Eoceno-Mioceno de Patagonia
Argentina y Antártida**



El registro fósil de equinodermos en el Eoceno-Mioceno
de Patagonia Argentina y Antártida.
Lic. Evangelina Elizabeth Palópolo

Capítulo 6: Catálogo actualizado de los equinodermos del Eoceno-Mioceno de Argentina y Antártida

6.1: Introducción

Los equinodermos son un componente importante del bentos marino como parte de la cadena trófica, además de ser buenos indicadores ambientales. Este phylum posee baja tolerancia a los cambios bruscos de temperatura y salinidad del agua, y al aporte de sedimento y materia orgánica, por ello y, a pesar de todas las variables que pueden afectar negativamente su preservación, su registro representa una excelente oportunidad para conocer aspectos paleoecológicos y paleoambientales.

La diversidad de equinodermos cenozoicos a nivel global presenta dos picos, uno en el Eoceno y otro en el Mioceno. y tres períodos con menor diversidad durante el Paleoceno, el Oligoceno y el Pleistoceno (Kier, 1974; McKinney *et al.*, 1992, 2014). Probablemente, estas fluctuaciones en la abundancia y diversidad del grupo podrían deberse a cambios en la temperatura (McKinney y Oyen, 1989) o, como señaló Smith *et al.* (2012), ser un sesgo en las colecciones. Ager (1993) considera al Mioceno como la “edad de los equinoideos”, debido al aumento muy marcado de la abundancia de concentraciones fósiles a nivel mundial para esta época.

El registro fósil del phylum Echinodermata en el Cenozoico de Argentina ha sido escaso, puntual y fragmentario. Los factores que contribuyeron a esto pueden haber sido, entre otras:

- (i) las primeras colecciones se realizaron con anterioridad al establecimiento de las normas estratigráficas modernas;
- (ii) el extravío de materiales que fueron colectados en las primeras expediciones del siglo XIX y XX tanto en instituciones nacionales como internacionales;
- (iii) la falta de investigadores del área en el país durante largos períodos de tiempo;
- (iv) la falta de continuidad de un equipo de trabajo especializado en el tema.

El objetivo de esta sección es reunir el conocimiento existente sobre los equinodermos del intervalo Eoceno-Mioceno de Argentina y Antártida. Los ejemplares alojados en instituciones nacionales e internacionales fueron revisados, actualizando los datos geológicos

y sistemáticos de cada uno. Esta información es importante para evaluar el potencial bioestratigráfico del grupo, conocer patrones evolutivos y de dispersión de los representantes del phylum en la región. Por otra parte, se realizaron nuevas colecciones en localidades con registros previos en las formaciones San Julián (Fig. 51), Monte León (Fig. 50) y Puerto Madryn (Fig. 52).

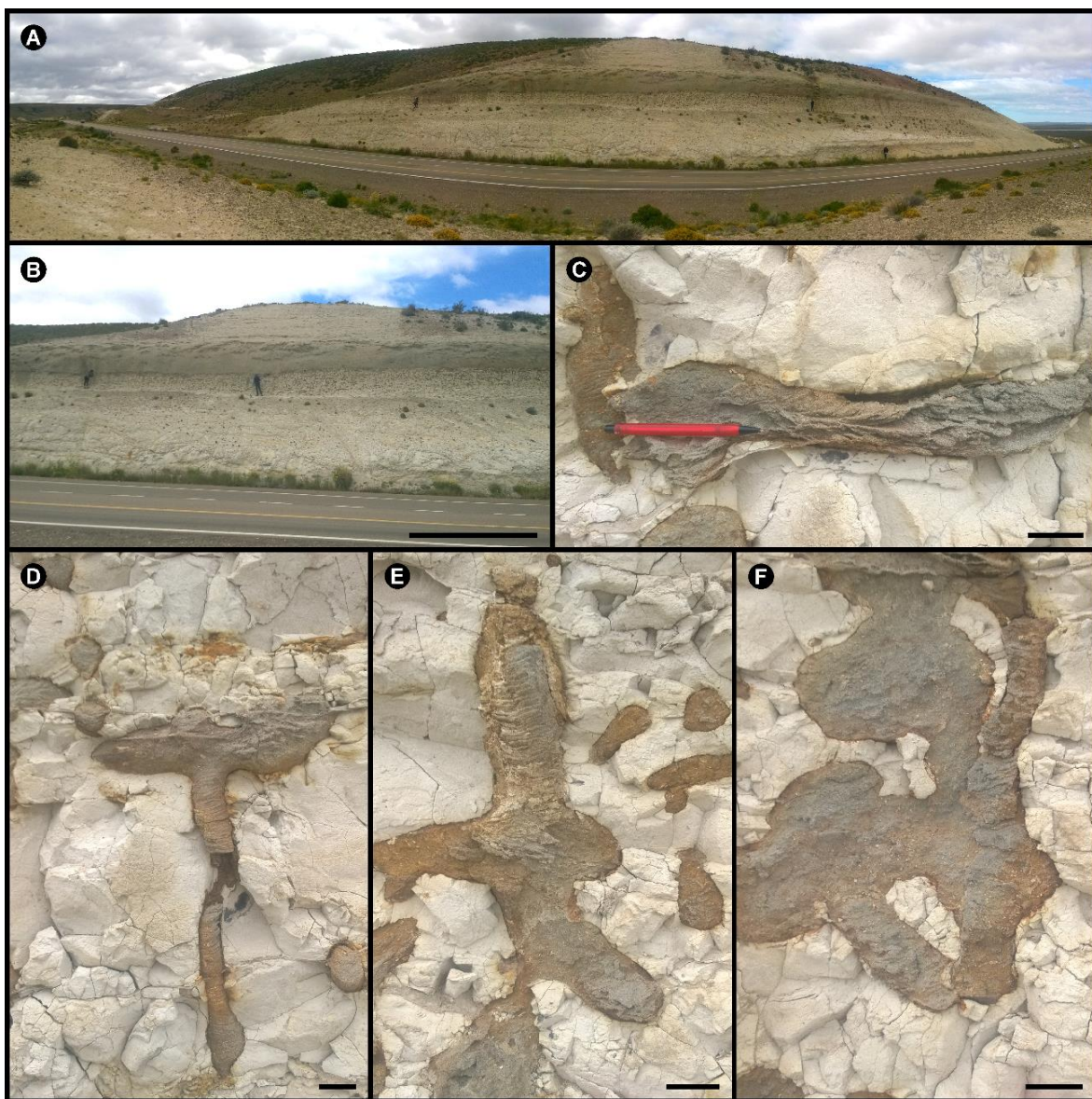


Fig. 50. Formación Monte León, (GPS POI: -48.97° , -67.65°). A-B: Vistas panorámica y general del afloramiento. C-F: *Ophiomorpha* isp. rellenas por el sedimento suprayacente, con estructuras de relleno pasivo.

6.2: Construcción de la base de datos

Para la construcción de la base de datos, en primera instancia, se analizó la información publicada. En los casos posibles, se registró la información proporcionada por los autores: nombre científico, formación, edad, localidad, provincia, punto GPS, imágenes o ilustraciones, registro de materiales tipo, institución donde se albergan los restos, acrónimos y números de colección. A continuación, se separaron todas las fichas obtenidas en las cinco clases de equinodermos y se las organizó por edades.



Fig. 51. Formaciones San Julián y Monte León, en el acantilado de la localidad de Cabo Curioso (GPS POI: -49.12°, -67.39°). A-B: Vistas panorámica y general del afloramiento. C: Detalle de una concentración bioclástica de equinoideos clipeastéridos en la Formación San Julián. D-E: Vistas general y de detalle de un ejemplar de equinoideo espatangoideo, de la parte superior de la Formación San Julián, el cual presenta sus placas sin alteraciones. Obsérvese el detalle de las estructuras (bordes de placas, tubérculos, fasciola peripetaloidea). Escalas (D-E): 1 cm.

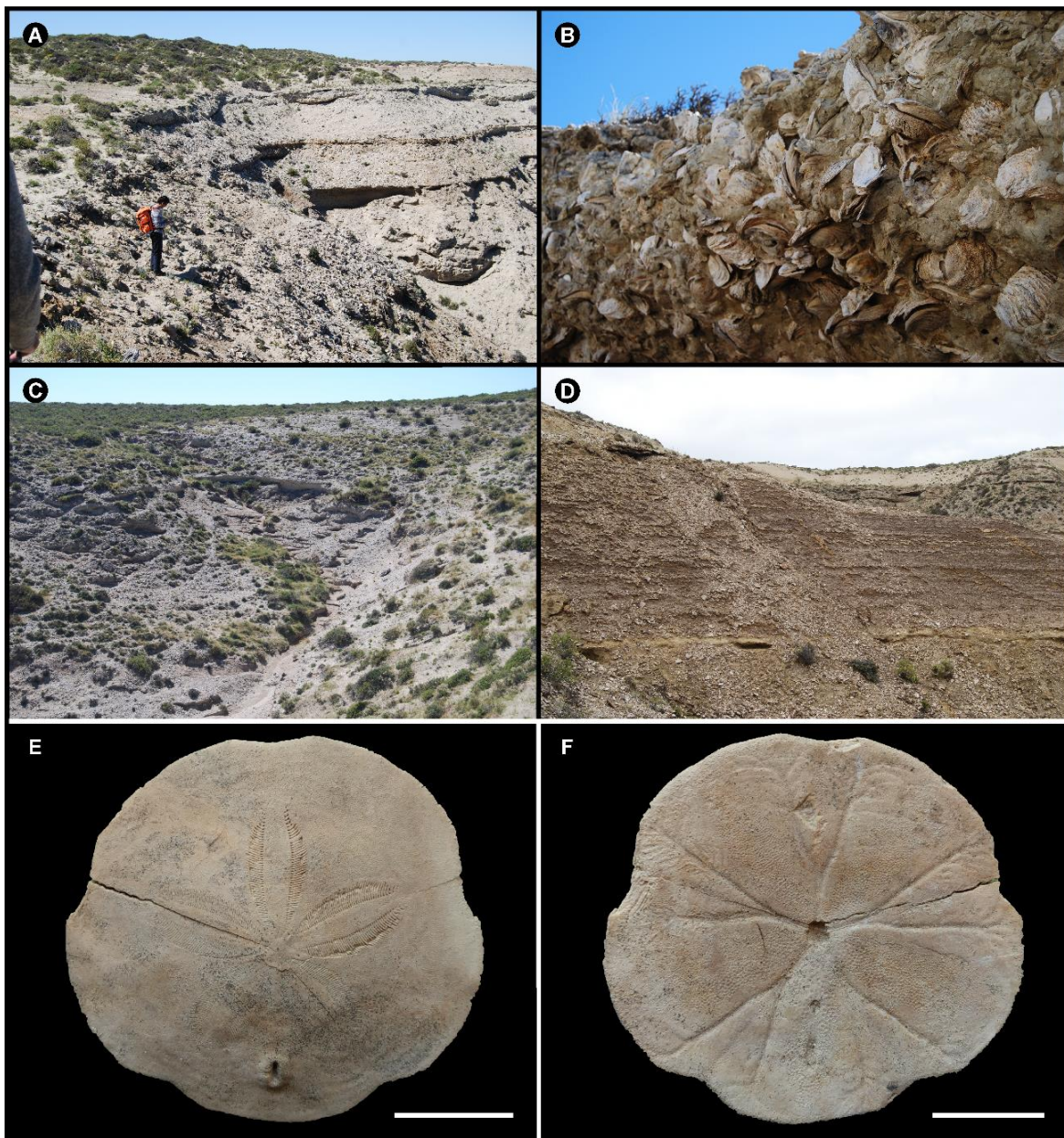


Fig. 52. Formación Puerto Madryn. A: Vista general de la sucesión en cercanías de la localidad de Puerto Pirámide. B: detalle de los bancos de *Crassostrea* en la parte media y superior de la sucesión. C-D: vistas generales de los afloramientos en la localidad de Punta Pardelas (GPS POI: S 42° 37' 03,18''; W 64° 15' 35.22''). E-F: vista aboral (E) y oral (F) de *Monophoraster darwini*, en la parte media de la sucesión aflorante en Puerto Pirámide (GPS POI: S 42° 35' 48,55''; W 64° 15' 16,75''). Escala (E-F): 2cm.

El segundo paso consistió en identificar las instituciones que poseen en sus colecciones material fósil publicado del phylum Echinodermata del Eoceno-Mioceno de Argentina y Antártida, las cuales se listan con sus respectivos acrónimos en la Tabla 7. Con toda la información obtenida, se procedió a contactar a los responsables de las colecciones

para conocer la disponibilidad del material y pedir información más detallada de los mismos (incluyendo fotografías de alta resolución de los ejemplares y sus etiquetas originales).

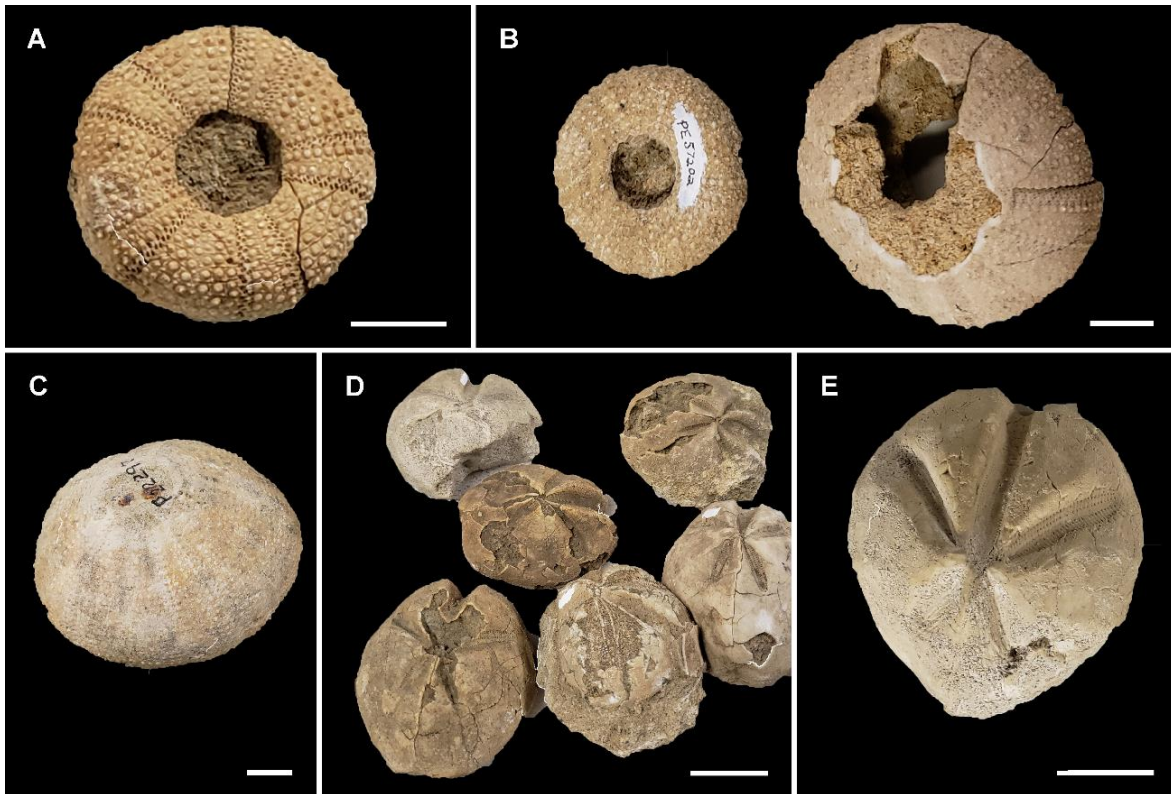


Fig. 53. Fotografías de los materiales provenientes de la localidad Punta Casamayor, provincia de Chubut (Formación Chenque, Mioceno temprano), alojados en el Field Museum of Natural History (FMNH), Chicago, Illinois, USA. A: P22297b. *Isechinus praecursor* (Ortmann, 1900), vista oral. B: PE57202 (numeración anterior P22297), *Hypechinus patagonensis* (d'Orbigny, 1842) vista oral de ejemplar A (derecha) y B (izquierda). C: PE57202 (numeración anterior P22297), *Hypechinus patagonensis*, vista aboral del ejemplar B. D: PE57200 (numeración anterior P22291), *Schizaster ameghinoi* Ihering, 1897, vista aboral de los 6 ejemplares. E: P22291, *Schizaster* sp., vista aboral. Escalas: A-C: 1cm; D-E: 3cm.

En paralelo, se concertaron visitas a las colecciones nacionales para poder ver, describir y fotografiar el material disponible en cada una de ellas. Por último, se revisaron las bases de datos de instituciones de varios países y la base de datos internacional GBIF (Global Biodiversity Information Facility; GBIF.org, 2021), para completar los registros con materiales que se encuentran en las colecciones pero que aún no han sido publicados.

Varios curadores de colecciones del extranjero revisaron las tablas proporcionadas y, en la mayoría de los casos, suministraron datos precisos y fotografías de alta resolución tanto de los materiales como de las etiquetas originales (Figs. 53-56; 58F-I). Se procedió entonces

a la actualización de los acrónimos, números de colección, ubicación estratigráfica e identificación sistemática de los ejemplares.

Tabla 7. Listado de instituciones que poseen materiales de equinodermos fósiles del Eoceno-Mioceno de Argentina y Antártida, con su respectiva localización y acrónimos utilizados.

Institución	Localización	Acrónimo
California Academy of Sciences Geology collection	San Francisco, California, EEUU	CASG
Centro Nacional Patagónico, Colección Paleontología	Puerto Madryn, Chubut, Argentina	CNP-PIIc
Repositorio de Paleontología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires	Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina	CPBA CIRGEO-PI
Centro de Investigaciones Científicas y de Transferencia Tecnológica a la Producción CICYTTP-CONICET	Diamante, Entre Ríos, Argentina	DMT-Pi
Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República	Montevideo, Uruguay.	FCDP
Field Museum of Natural History	Chicago, Illinois, EEUU	FMNH
Colección Paleontología de Invertebrados, Repositorio Antártico de Colecciones Paleontológicas y Geológicas del Instituto Antártico Argentino	San Martín, Buenos Aires, Argentina	IAA-Pi
Natural History Museum of Los Angeles County	Los Ángeles, California, EEUU	LACMIP
Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"	Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina	MACN-Pi
Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas "Pro. Antonio Serrano"	Paraná, Argentina	MAS-Pi
Museum für Naturkunde	Berlín, Alemania	MB
Museum of Comparative Zoology, Harvard	Cambridge, Massachusetts, EEUU	MCZ
Museo de La Plata, FCNyM, UNLP	La Plata, Buenos Aires, Argentina	MLP
Museo Nacional de Historia Natural de Uruguay	Montevideo, Uruguay	MNHN
Muséum National d'Histoire Naturelle	París, Francia	MNHN.F
Museo Paleontológico de Bariloche	Bariloche, Río Negro, Argentina	MPB
Museo Regional Provincial Padre Jesús Molina	Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina	MPM-PI
Natural History Museum London	Londres, Reino Unido	NHMUK.PI
Paleontological Research Institute	Ithaca, Nueva York, EEUU	PRI
Royal Ontario Museum	Toronto, Canadá	ROMIP
Servicio Geológico Minero Argentino	Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina	SEGEMAR

Institución	Localización	Acrónimo
University of California Museum of Paleontology, Berkeley Natural History Museums	Berkeley, EEUU	UCMP
Florida Museum of Natural History, University of Florida	Gainesville, Florida, EEUU	UF-IP
Smithsonian Institution, National Museum of Natural History	Washington DC, EEUU	USNM
Yale University Peabody Museum	New Haven, EEUU	YPM-IP
Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences	Varsovia, Polonia	ZPAL

Por otro lado, las colecciones visitadas en Argentina fueron:

- Repositorio de Paleontología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires (CPBA).
- Colección de Paleontología de Invertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN-Pi).
- Colección Paleontología de Invertebrados, Repositorio Antártico de Colecciones Paleontológicas y Geológicas del Instituto Antártico Argentino (IAA-Pi).

En cada caso, se procedió al estudio del material a simple vista y con lupa, fotografiado de los materiales y etiquetas e identificación de caracteres diagnósticos.

Además, se tomó nota del tipo de preservación, tipo de preparación o tinción, fragmentación, bioerosión y otros atributos tafonómicos del material. Se realizó una evaluación preliminar de la condición de los materiales: si están disponibles, en préstamo, han cambiado el número original de colección o se encuentran extraviados.

Las localidades, edades y nombres de las formaciones de cada registro fósil han sido corregidas y actualizadas según la información provista en las publicaciones mencionadas en el capítulo de Marco Geológico.

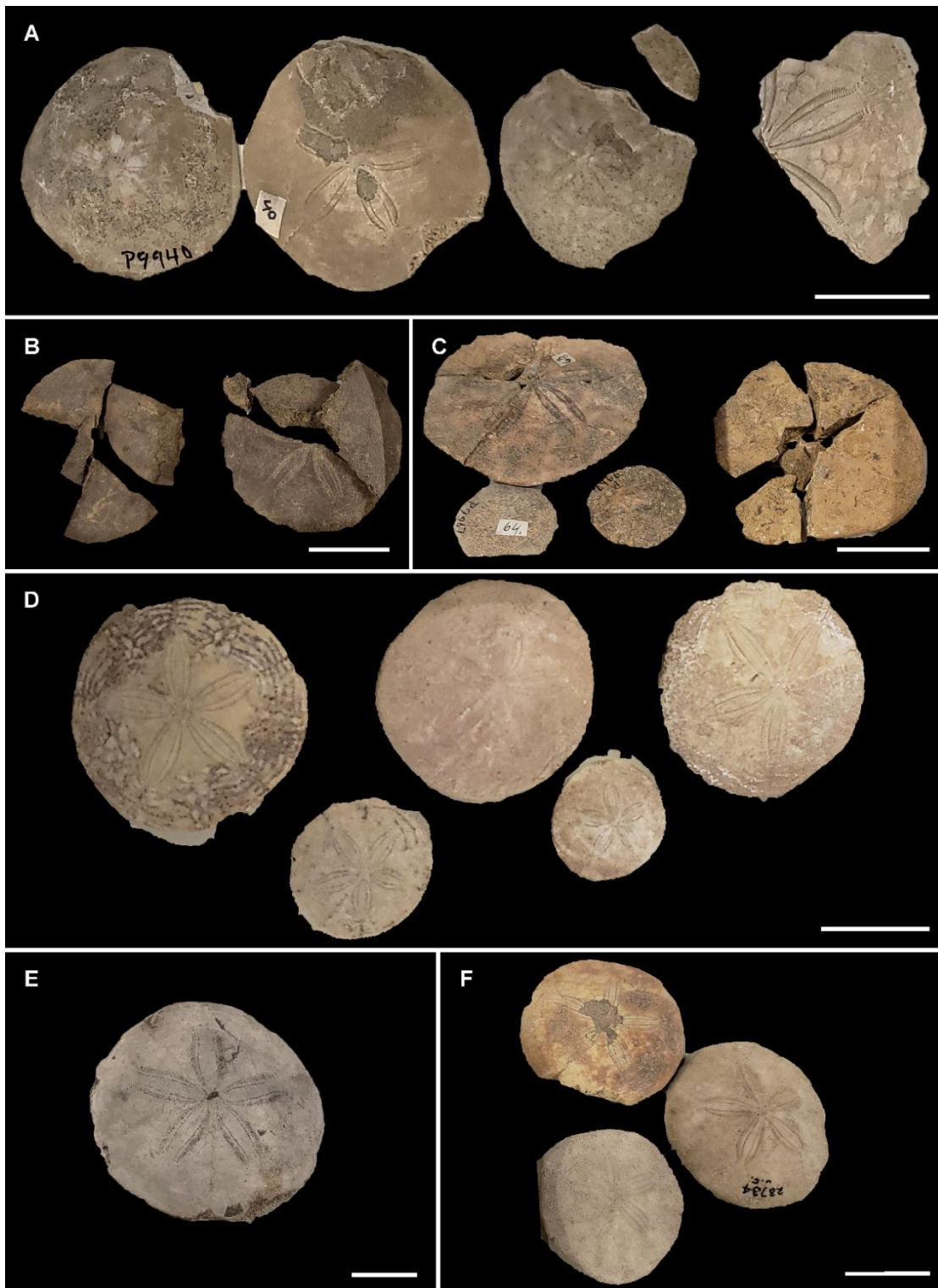


Fig. 54. Fotografías de los materiales de *Iheringiella patagonensis* alojados en el Field Museum of Natural History (FMNH), Chicago, Illinois, USA. A: P9940, Cabo Buen Tiempo, Comodoro Rivadavia, Chubut. B: P9967, ejemplares 1 y 2, Puerto San Julián, Santa Cruz (Formación San Julián, Oligoceno tardío). C: P9967, ejemplares 4 a 8, Puerto San Julián, Santa Cruz (Formación San Julián, Oligoceno tardío). D: P22294, Punta Casamayor, Chubut. Colección Marshall Expedition to Patagonia. E: UC10177, ejemplar 1, Oven Point, Santa Cruz (Formación San Julián, Oligoceno tardío). F: UC23734, ejemplares 1a 3, Bahía Mazarredo, Chubut. Escalas: A-D, F: 3cm. E: 2cm.

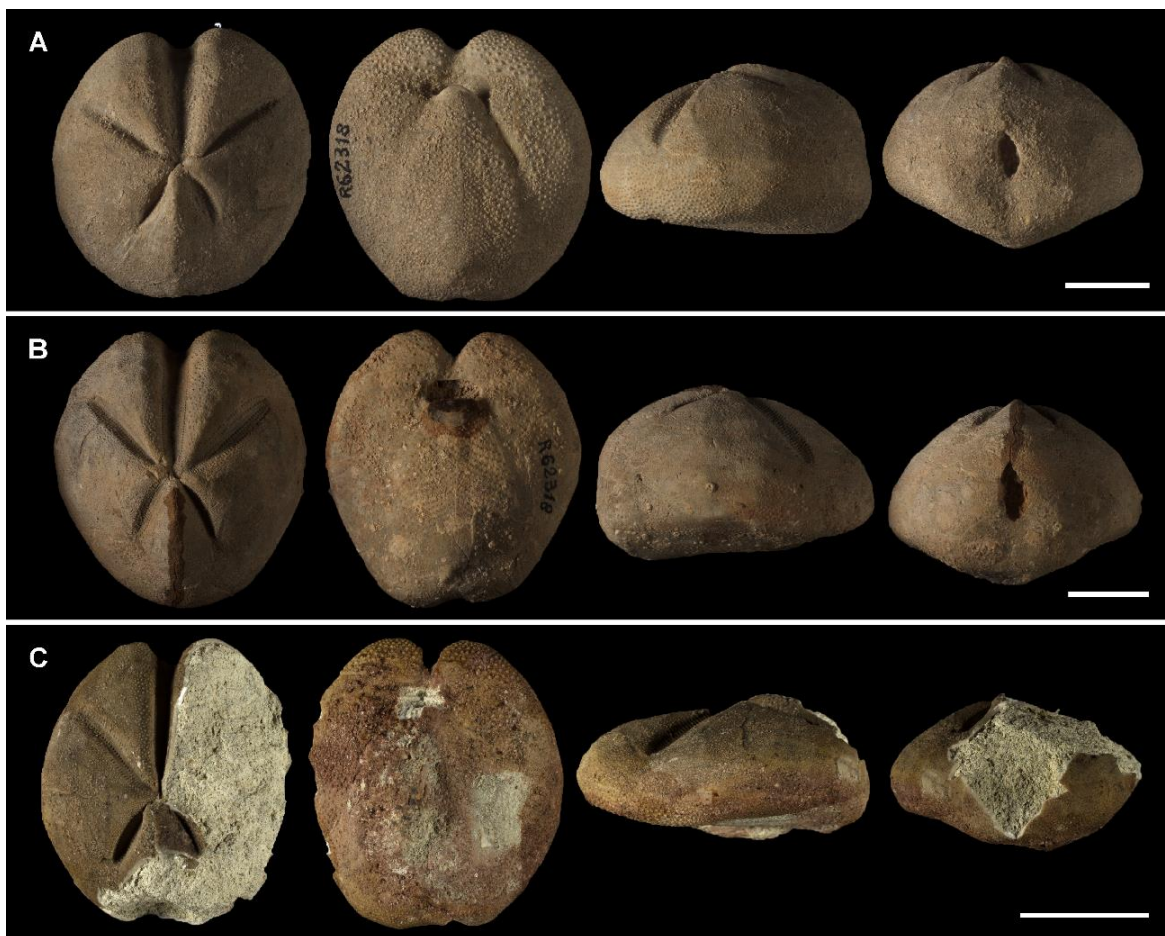


Fig. 55. Fotografías de los materiales de espatangoideos del Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN.F), París, Francia. A: MNHN-F-R62318A, *Linthia gaudryi* Lambert, 1903, Punta Casamayor, Chubut (Formación Chenque, Mioceno temprano). Fotografía: Jocelyn Falconett (RECOLNAT, 2017). B: MNHN-F-R62318B, *Linthia gaudryi*, Punta Casamayor, Chubut (Formación Chenque, Mioceno temprano). Fotografía: Jocelyn Falconett (RECOLNAT, 2017). C: MNHN-F-R62319, *Schizaster patagonensis*, Punta Nava, Chubut. Fotografía: Peter Massicard, 2017. Modificado de la base de datos de la colección de Geología y Paleontología. Escalas: 2cm.

Las localidades en la costa sur del Golfo San Jorge (Cerro Blanco, Punta Nava, Estancia la Porfía, Punta Casamayor, Cañadón el Lobo, Bahía Mazarredo, Monte Loayse, Estancia Las Margaritas, Estancia Floradora, Estancia Pasuco) fueron consideradas como parte de los afloramientos de la Formación Chenque, aunque anteriormente fueron asignados al “Patagoniano” o a la Formación San Julián. Los afloramientos de las localidades mencionadas se ubican al norte del Macizo del Deseado, un área elevada que separa las cuencas del Golfo San Jorge y Austral, y son de edad Mioceno temprano, a diferencia del resto de los afloramientos ubicados al sur (Bajo de San Julián, Cabo Curioso), que son de edad Oligoceno tardío.

En cuanto a los registros de equinoideos en Tierra del Fuego, Bernasconi (1959) no dio referencias específicas sobre la estratigrafía de la zona al describir los ejemplares de *Iheringiella patagonensis*. Feldmann *et al.* (2011) estudiaron crustáceos decápodos de Tierra del Fuego, en la sección Cerro Águila, localidad donde Bernasconi (1959) registró la presencia de *Iheringiella*. Las otras dos localidades citadas por Bernasconi (1959), Castillo e Isla Argentina, poseen ubicación geográfica similar a los afloramientos de la Formación Carmen Silva estudiados por Malumián y Olivero (2005) y Feldmann *et al.* (2011), por lo cual se optó por asignar los afloramientos a la Formación Carmen Silva (Mioceno temprano).

La localidad de Río Gallegos, donde Parma (1989) mencionó la presencia de *Stigmatopygus posthumus*, probablemente correspondería a la localidad de Coyle, al norte de Río Coig, donde afloran los niveles cuspidales de la Formación Monte León, al norte de la ciudad de Río Gallegos (Cuitiño, 2011).

Los nombres de las especies se actualizaron y corrigieron respetando las normas del ICZN para la determinación de nombres válidos y sinónimos. Esto permitió construir una lista sinonímica de cada una de las especies válidas presentes en la Argentina y Antártida para el intervalo estudiado (Anexo 5). Se suman también al anexo los ejemplares de las formaciones La Meseta, Submeseta, Monte León y Chenque, estudiados en los capítulos anteriores.

Una vez terminado el proceso de confección de la base de datos (Anexo 4), se procedió a su estudio de estadística descriptiva y a la obtención de mapas que permiten realizar inferencias bioestratigráficas y biogeográficas.



Fig. 56. Fotografías de los materiales del Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN.F), París, Francia. A: MNHN.F.A14218 (numeración anterior 11211), *Hypechinus patagonensis* (d'Orbigny, 1842), Puerto San Julián, Santa Cruz. Fotografía: Elise Porez (RECOLNAT, 2018). B: MNHN.F.R62317, *Psammechinus tournoueri* Lambert, 1903, Punta Casamayor, (Formación Chenque, Mioceno temprano). Fotografía: Peter Massicard (RECOLNAT, 2017). C: MNHN.F.A14216, *Psammechinus lahillei* Lambert, 1903, Cabo Curioso, Santa Cruz, Fotografía: Peter Massicard (RECOLNAT, 2017). Modificado de la base de datos de la colección de Geología y Paleontología. Escalas: 2cm.

6.3: Resultados y base de datos integradora

La base de datos puede consultarse en el Anexo 4 de esta tesis. Se obtuvieron un total de 490 registros de equinodermos del Eoceno-Mioceno de Argentina y Antártida, que representan más de 1.200 ejemplares.

En cuanto al estado de los materiales, en la Tabla 8 se muestra la cantidad de ejemplares disponibles, en préstamo y extraviados en cada colección. Asimismo, las Figs. 57-60 ilustran el material examinado en cada una de las colecciones.

Tabla 8. Estado de los materiales de equinodermos del Eoceno-Mioceno de Argentina y Antártida en las instituciones especificadas en la Tabla 8. Los ejemplares son considerados extraviados cuando resulta imposible localizarlos dentro de las colecciones o no se ha podido determinar su estado con el curador de la colección.

Acrónimo	Ejemplares disponibles	Ejemplares en préstamo	Ejemplares extraviados	Sin datos	Total de ejemplares
CASG	11	-	-	-	11
CIRGEO-PI	3	-	-	4	7
CNP-PIIc	2	-	-	-	2
CPBA	69	-	-	31	100
DMT-Pi	7	-	-	-	7
FCDP	1	-	-	-	1
FMNH	9	-	-	-	9
IAA-Pi	20+	-	-	-	20+
LACMIP	-	-	-	12	12
MACN-Pi	38	3	11	41	93
MAS-Pi	7	-	-	-	7
MB	2	-	-	-	2
MCZ	15	-	1	-	16
MLP	-	-	-	20	20
MNHN	2	-	-	-	2
MNHN.F	25	-	-	-	25
MPB	2	-	-	8	10
MPM-PI	57	-	-	-	57
NHMUK.PI	33	-	-	-	33
PRI	144	-	-	41	185
ROMIP	4	-	-	-	4
SEGEMAR	1	-	-	5	6
UCMP	3	-	-	-	3
UF-IP	440	-	-	-	440
USNM	126	-	-	-	126
YPM-IP	2	-	-	-	2
ZPAL	24	1	15	-	40
TOTAL	1.047	4	27	162	1.240

Varios ejemplares presentaban identificaciones no válidas o no actualizadas. De la misma manera, en varias etiquetas se podía verificar información desactualizada sobre la edad de los ejemplares y su procedencia estratigráfica (por ejemplo: Terciario, Formación Patagonia, Terraine Tertiaire Patagonien, Patagonien Moyen, Patagoniense, entre otros). Para conocer la procedencia estratigráfica, se buscaron las localidades en el mapa (si poseían información de GPS) o en las publicaciones de geología de las formaciones estudiadas (si no poseían un POI). De acuerdo con la formación a la que pertenecían los ejemplares, el “Terciario” en la base de datos fue sustituido por edades aceptadas según la IUGS (Eoceno medio, Eoceno tardío, Oligoceno, Mioceno temprano, Mioceno medio y Mioceno tardío).

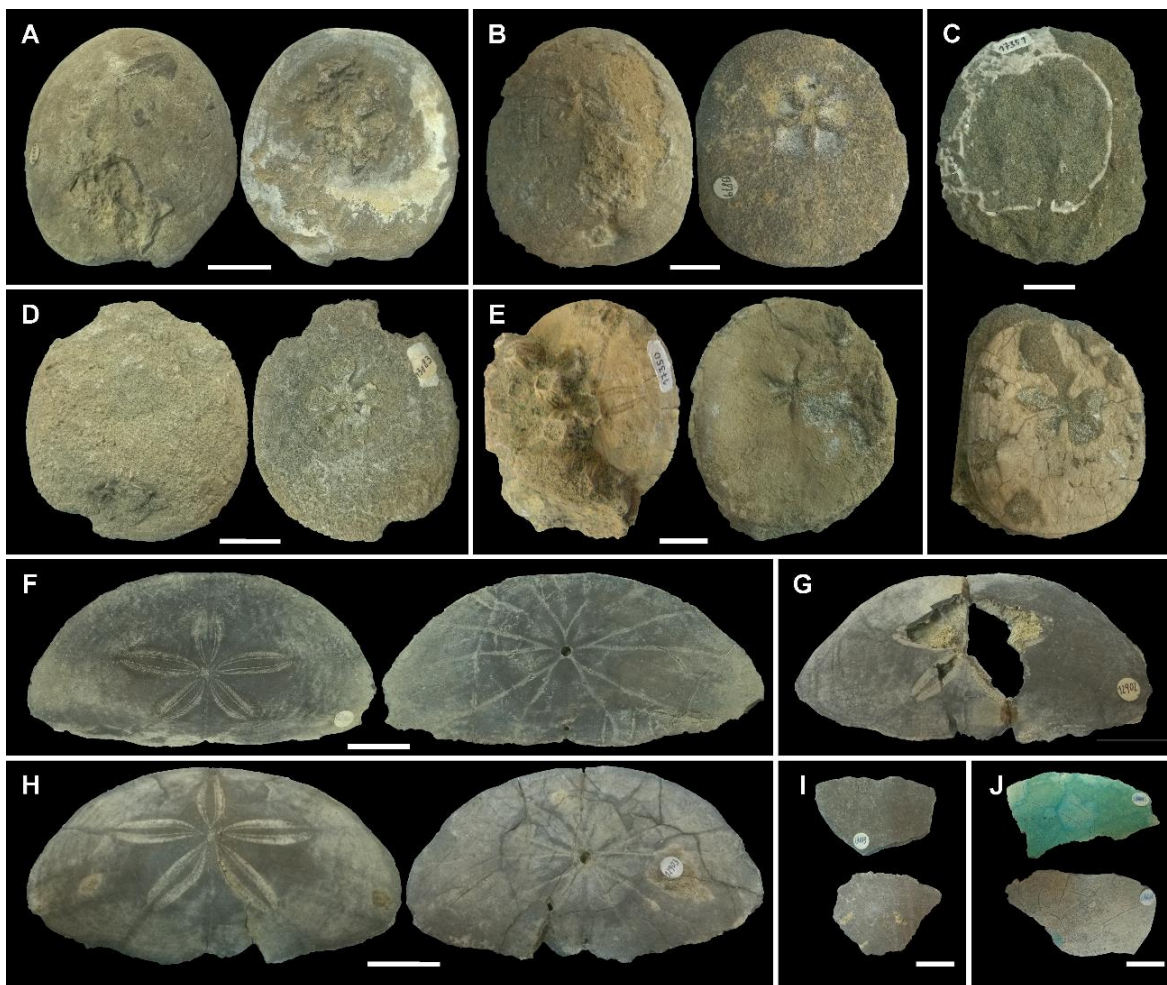


Fig. 57. Fotografías de los materiales estudiados en la Colección de la Cátedra de Paleontología de Invertebrados, FCEN-UBA (CPBA), CABA, Argentina. A-E: *Stigmatopygus posthumus* (Ortmann, 1902). A: CPBA 13878, Estancia Floradora, Santa Cruz, vistas aboral y oral. B: CPBA 13879, Estancia Floradora, vistas aboral y oral. C: CPBA 17351, Lago Posadas, Santa Cruz (Formación El Chacay, Mioceno temprano), vistas aboral y oral. D: CPBA 13883, Punta Nava, Chubut, vistas aboral y oral. E: CPBA 17350, Río Tarde, Santa Cruz (Formación El Chacay, Mioceno temprano), vistas aboral y oral. F-J: *Eoscutella mirandae*, Cerro Blanco, Santa Cruz. F: CPBA 12901, vistas aboral y oral. G: CPBA 12902, vista aboral. H: CPBA 12903, vistas aboral y oral. I: CPBA 13013, fragmentos de un mismo ejemplar. J: CPBA 13015, fragmento en vista oral (con tinción celeste para visualizar los canales alimentarios y bordes de placas) y aboral. Escalas: A-G: 2cm; I-J: 1cm.

Del total de registros de equinodermos, 135 son de Antártida y 330 de la Patagonia. Solamente existen 25 registros en la Argentina continental, por fuera de la zona patagónica, pertenecientes a la Formación Paraná. Por otra parte, si se consideran las edades, 128 registros son del Eoceno (90 del Eoceno medio y 38 del Eoceno tardío), 45 del Oligoceno y 282 del Mioceno (197 del Mioceno temprano, 9 del Mioceno temprano a medio, 16 del mioceno medio y 60 del Mioceno tardío). Existen 35 registros para los cuales no se pudo definir con certeza una edad geológica determinada.

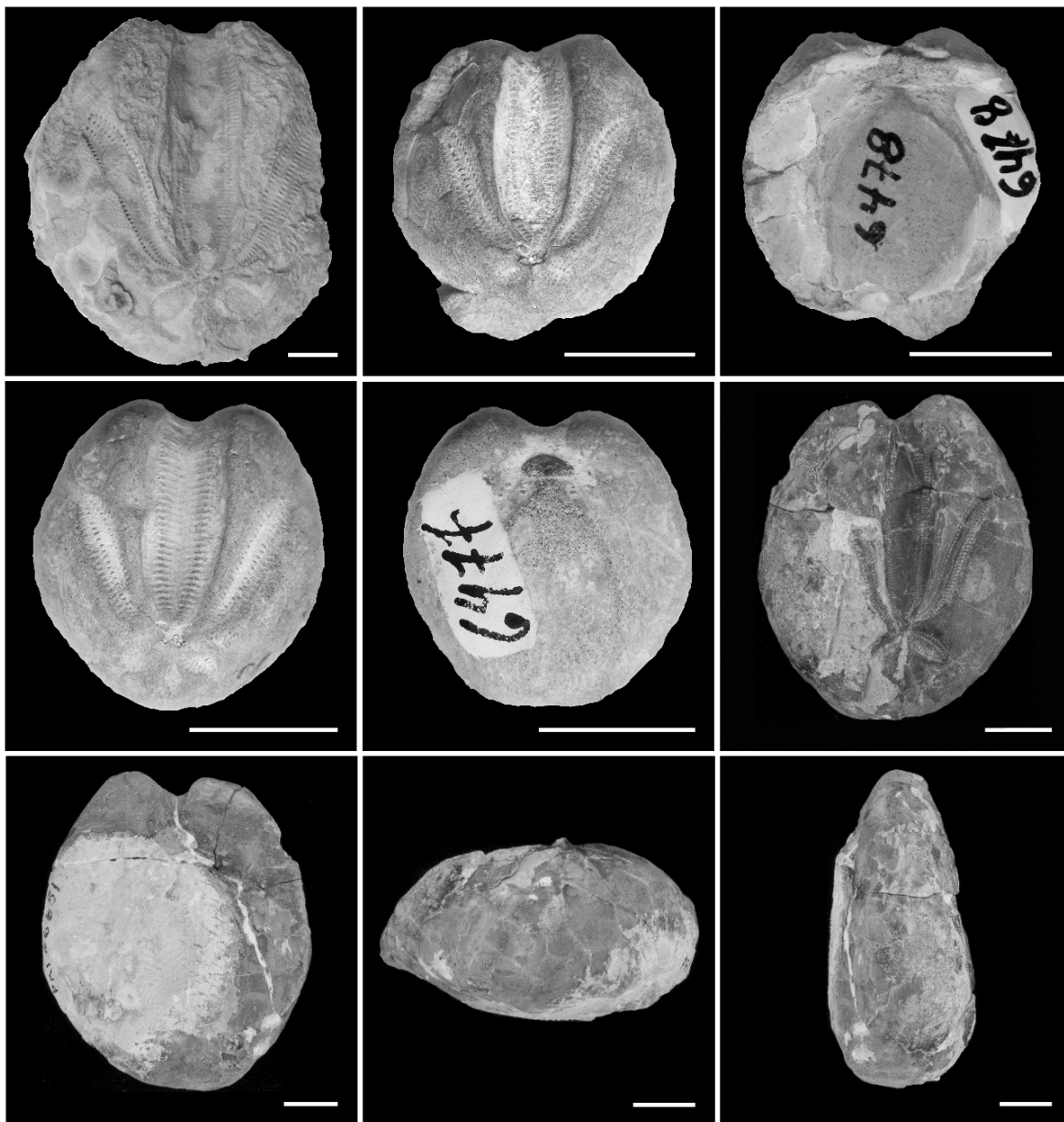


Fig. 58. Fotografías de los materiales del género *Brisaster* de la Colección de la Cátedra de Paleontología de Invertebrados, FCEN-UBA (CPBA), CABA, Argentina. A: CPBA 17352, vista aboral de *Brisaster iheringi*, Lago El Cardiel, Santa Cruz (Formación El Chacay, Mioceno temprano). B-C: CPBA 6478, *Brisaster iheringi*, Bajo del Gualicho, Río Negro (Formación Gran Bajo del Gualicho, Mioceno medio). B: vista aboral. C: vista oral. D-E: CPBA 6477, *Brisaster iheringi*, Comodoro Rivadavia, Chubut (Formación Chenque, Mioceno temprano). D: vista aboral. E: vista oral. F-I: PRI66651, *Brisaster* sp., desembocadura del río Santa Cruz, Santa Cruz (Formación Monte León, Mioceno temprano). F: vista aboral. G: vista oral. H: vista posterior. I: vista lateral izquierda. Escalas: 1 cm.

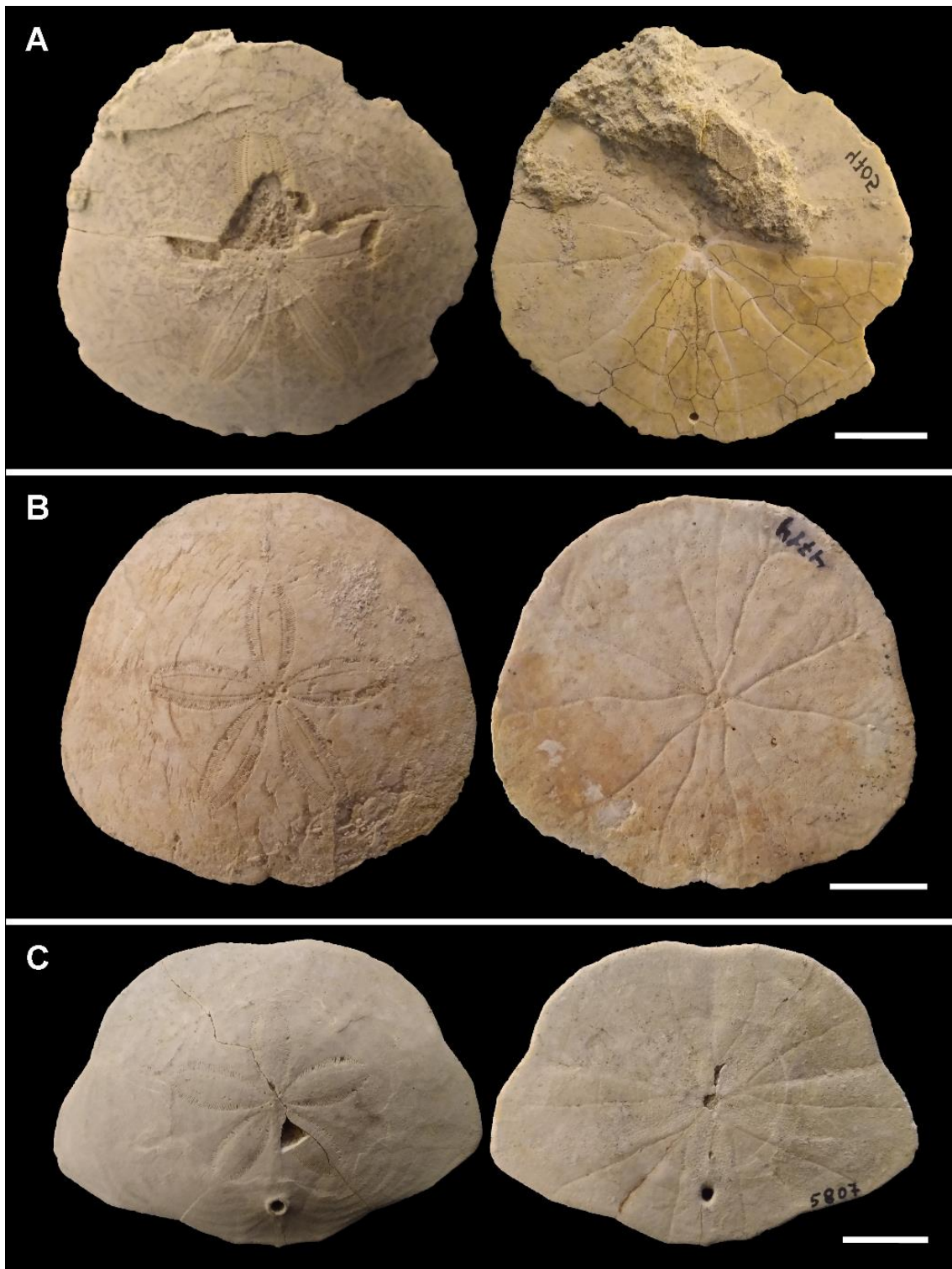


Fig. 59. Fotografías de los materiales de clipeastéridos del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN-Pi), CABA, Argentina. A: MACN-Pi4705, *Abertella gualichensis* Martínez y Mooi, 2005, Salina del Gualicho, Río Negro (Formación Gran Bajo del Gualicho, Mioceno medio). B: MACN-Pi4714, *Abertella gualichensis*, Bajo del Gualicho, Río Negro (Formación Gran Bajo del Gualicho, Mioceno medio). C: MACN-Pi5807, *Monophoraster telfordi* Mooi *et al.*, 2016, Punta Maqueda, Chubut (Formación Chenque, Mioceno temprano). Escalas: 2cm.

El mayor número de ejemplares de equinodermos de la región estudiada se encuentra repartido entre la Universidad de Buenos Aires, el Palaeontological Research Institute, el Museo de Historia Natural de Estados Unidos, la Universidad de Florida y el Museo Argentino de Ciencias Naturales. Las instituciones extranjeras, sin embargo, poseen más materiales del sector antártico que de la parte continental del territorio argentino, cuyos materiales se concentran en las colecciones CPBA, MACN-Pi y CIRGEO-Pi. El resto de la estadística descriptiva se muestra en la Fig. 60.

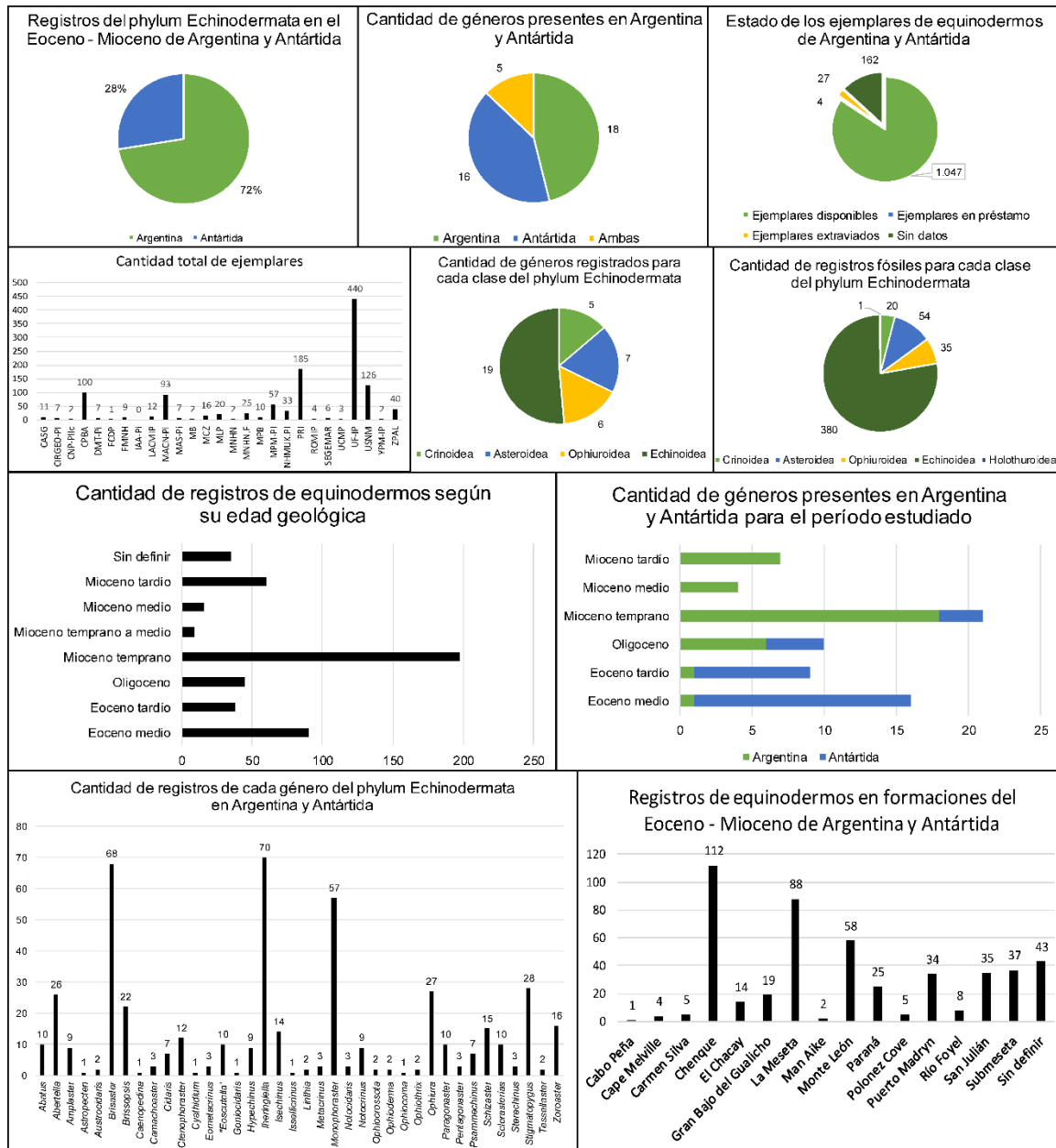


Fig. 60. Gráficos de estadística descriptiva de la base de datos integradora del Anexo 4.

Un aspecto importante a resaltar acerca de los materiales estudiados en las colecciones CPBA y MACN-Pi es que varios de los ejemplares de equinoideos escutélidos fueron preparados por métodos mecánicos como MicroJack, percutor y torno, además de presentar tinciones permanentes. Esto ha hecho que varias de las estructuras como los patrones de tuberculación y los bordes de placas se encuentren oscurecidos, dañados o alterados.

Por otro lado, algunos de los ejemplares de estas colecciones corresponden a moldes internos, siendo difícil en algunos casos su identificación. Sin embargo, en algunos casos, la cantidad de ejemplares fue suficiente para reconocer todos los caracteres diagnósticos y definir su posición sistemática.

La tabla 9 presenta un resumen de los géneros presentes, confirmados con material disponible, tanto en Antártida como en Argentina. Se puede observar que la Formación Chenque es la que presenta la mayor diversidad en Patagonia, mientras que la Formación La Meseta posee el registro más diverso en Antártida. En Patagonia, predominan los registros de la clase Echinoidea, mientras que en Antártida se han colectado e identificado principalmente materiales de crinoideos y asteroideos.

La Fig. 62 es una tabla de presencia-ausencia de géneros en Patagonia (verde), Entre Ríos (rojo) y Antártida (celeste). Se hace notoria la ausencia de registro de crinoideos y asteroideos durante el Oligoceno y el Mioceno de ambas regiones, a pesar de su relativa abundancia y diversidad en la zona antártica y fueguina durante el Eoceno. La clase Asteroidea está representada por seis géneros en el Eoceno medio y tardío de Antártida, mientras que en la Patagonia solo se registra el género *Astropecten* en el Mioceno temprano.

En Antártida, la mayor diversidad de géneros se registró en el Eoceno medio, en capas de la Formación La Meseta (Isla Vicecomodoro Marambio). Dicha formación presenta el registro de 17 géneros, cinco de crinoideos, seis de asteroideos, cinco de equinoideos y uno de ofiuroides. Siete de estos géneros también se hallan presentes en la Formación Submeseta (*Notocrinus*, *Metacrinus*, *Sclerasterias*, *Pentagonaster*, *Stigmatopygus*, *Abatus* y *Schizaster*), uno en la Formación Polonez Cove (*Abatus*) y otro en la Formación Cape Melville (*Schizaster*).

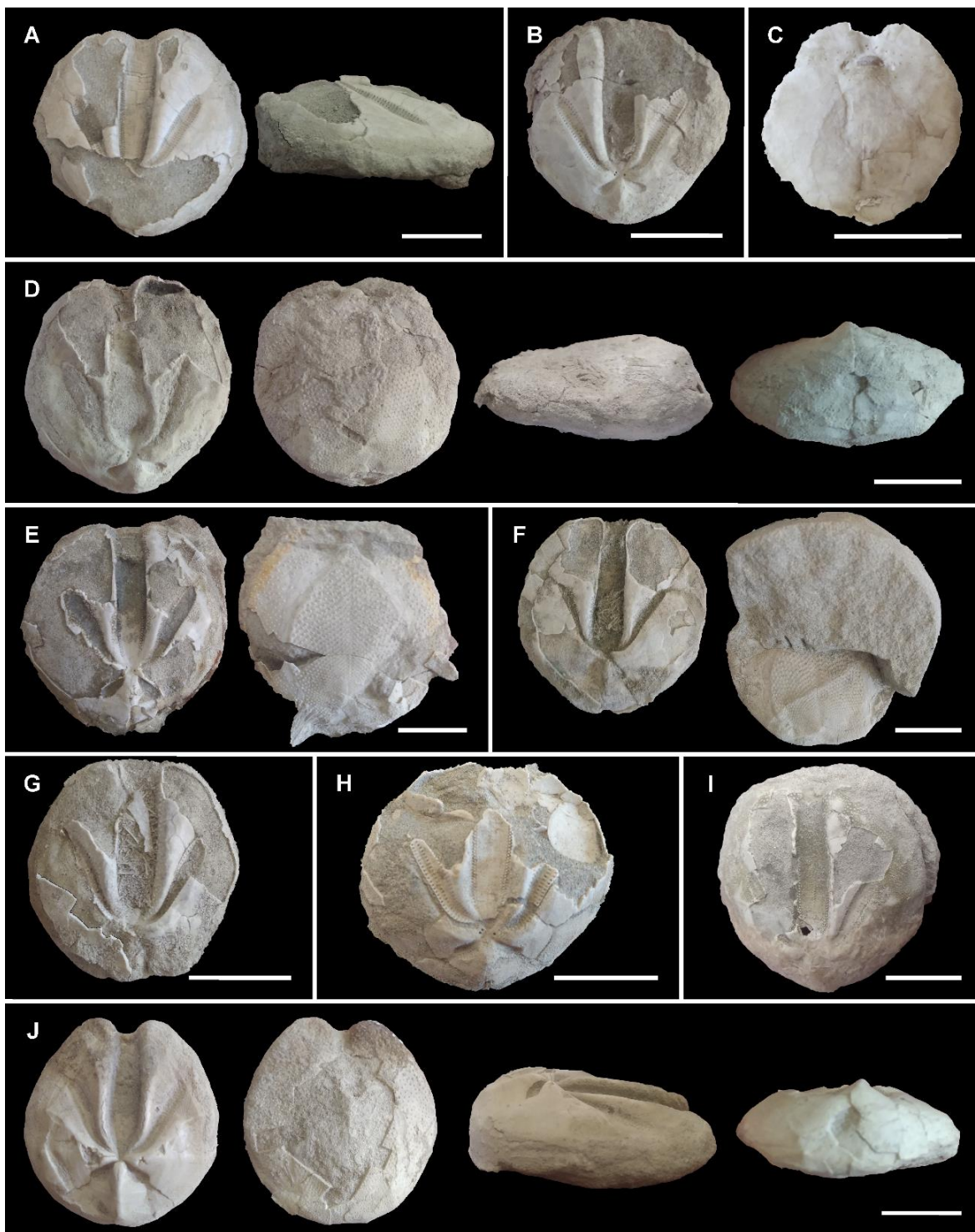


Fig. 61. Fotografías de los materiales de *Brisaster iheringi* (de Loriol, 1902), colectados en la localidad de Playa Las Cuevas, provincia de Santa Cruz (Formación Chenque, Mioceno temprano). A: MPM-PI-19281, vistas aboral y lateral derecha. B: MPM-PI-19283, vista aboral. C: MPM-PI-19284, vista oral. D: MPM-PI-19282, vistas aboral, oral, lateral izquierda y posterior. E: MPM-PI-19285, vista aboral y oral. F: MPM-PI-19287, vista aboral y oral. G: MPM-PI-19286, vista aboral. H: MPM-PI-19289, vista aboral. I: MPM-PI-19290, vista aboral. J: MPM-PI-19288, vistas aboral, oral, lateral derecha, posterior. Escalas: 2cm.

Tabla 9. Tabla de presencia/ausencia de los géneros de equinodermos identificados para el Eoceno-Mioceno de Argentina y Antártida, en las formaciones analizadas. El sombreado negro indica presencia confirmada mediante observación de material en colecciones o en trabajos publicados (Anexo 4). El sombreado rojo indica presencia con dudas por falta de material o datos estratigráficos insuficientes.

	Leticia	Man Aike	San Julián	El Chacay	Río Foyel	Monte León	Estancia 25 de mayo	Chenque	Gran Bajo del Gualicho	Puerto Madryn	Paraná	La Meseta	Submeseta	Polonez Cove	Cape Melville
<i>'Eoscutella'</i>								■							
<i>Abatus</i>								■	■			■	■	■	
<i>Abertella</i>								■	■		■				
<i>Amplaster</i>										■	■				
<i>Astropecten</i>								■							
<i>Austrocidaris</i>								■	■			■			
<i>Brisaster</i>				■		■		■	■						
<i>Brissopsis</i>					■			■							
<i>Caenopedina</i>														■	
<i>Camachoaster</i>								■							
<i>Cidaris</i>			■					■							
<i>Ctenophoraster</i>												■	■		
<i>Cyathidium</i>												■			
<i>Eometacrinus</i>												■			
<i>Goniocidaris</i>			■	■											
<i>Hypechinus</i>		■	■					■							
<i>Iheringiella</i>			■	■		■	■	■							
<i>Isechinus</i>			■	■			■	■							
<i>Isselicrinus</i>	■											■			
<i>Metacrinus</i>												■	■		
<i>Monophoraster</i>			■					■	■	■	■				
<i>Notocidaris</i>												■	■	■	■
<i>Notocrinus</i>												■	■		
<i>Ophiocoma</i>											■	■	■		
<i>Ophiocrossota</i>								■							
<i>Ophioderma</i>										■					
<i>Ophioplocus</i>										■					
<i>Ophiotrrix</i>											■				
<i>Ophiura</i>	■											■	■		
<i>Paragonaster</i>												■	■		
<i>Pentagonaster</i>												■	■		
<i>Schizaster</i>			■		■			■				■	■		■
<i>Sclerasterias</i>												■	■		
<i>Sterechinus</i>												■	■	■	■
<i>Stigmatopygus</i>				■		■	■	■				■	■		
<i>Tessellaster</i>												■			
<i>Zoroaster</i>												■			

En la Patagonia, la mayor diversidad de géneros se registró durante el Mioceno temprano, coincidiendo con la máxima inundación del segundo ciclo de la ingresión patagónica, hace aproximadamente 20 Ma (Parras y Cuitiño, 2021). Existen dos géneros

compartidos entre la Patagonia y Antártida durante el Eoceno (*Isselocrinus* y *Ophiura*), aunque los registros de estos géneros son más antiguos en la región antártica.

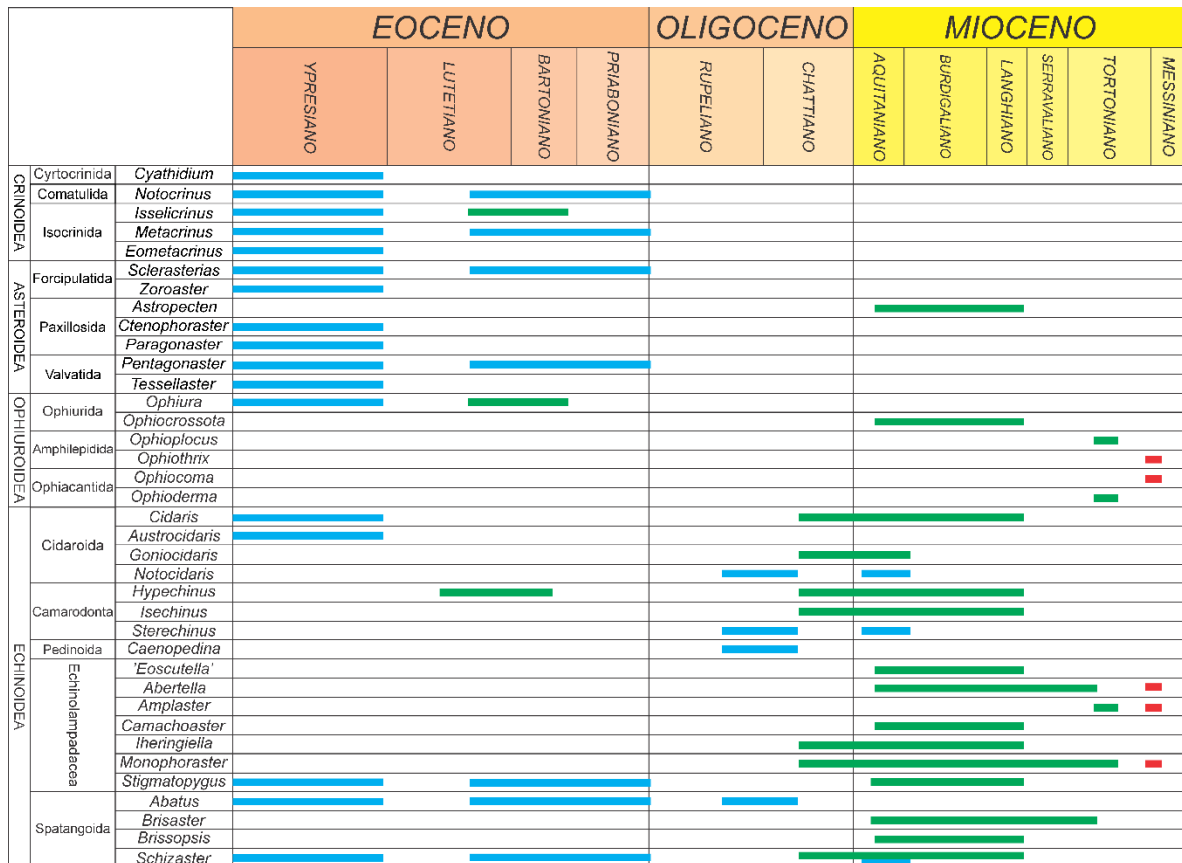


Fig. 62. Distribución temporal de los géneros registrados en Patagonia (verde), Entre Ríos (rojo) y Antártida (celeste) Argentina.

La Clase Echinoidea es la mejor representada en el Oligoceno y el Mioceno de ambas regiones, con 19 géneros. En Patagonia, se registran 12 géneros de equinoideos, nueve de ellos son endémicos de esta región. *Schizaster* es el único género que se reporta simultáneamente para Patagonia y Antártida, tanto en el Mioceno temprano como en la actualidad. Éste, junto con *Stigmatopygus*, poseen la particularidad de ser hallados en el Eoceno de Antártida y en el Mioceno temprano de Patagonia, siendo los ejemplares muy similares entre sí, pero presentando un tamaño mayor en la Patagonia. El género *Abatus* se encuentra presente solamente al sur del círculo polar antártico aparentemente desde el Eoceno medio hasta la actualidad, y es un caso muy marcado de endemismo en la zona antártica.

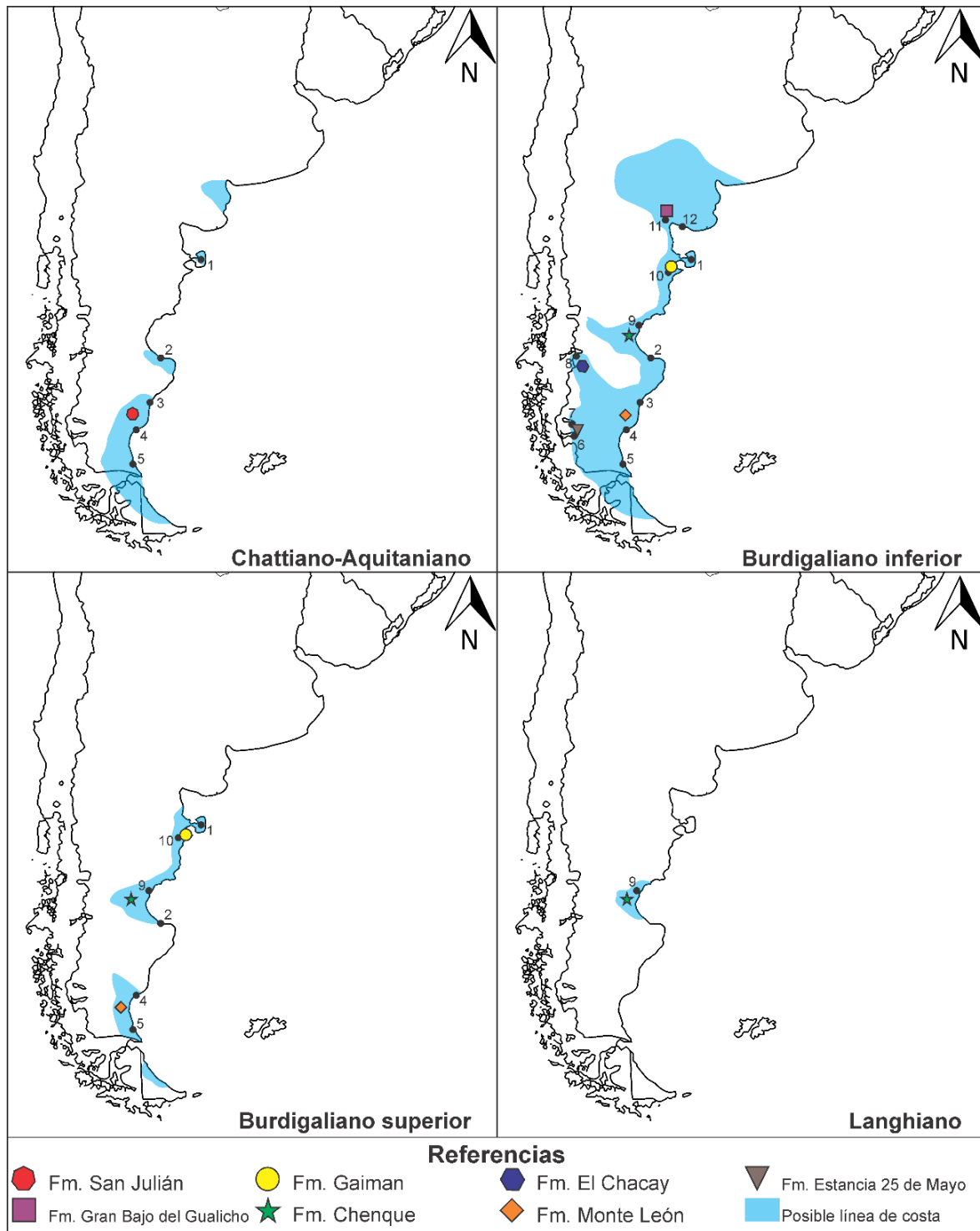


Fig. 63. Mapas de la ingesión del Oligoceno-Mioceno, con las distintas formaciones que la representan en sus cuatro estadios. Principales localidades fosilíferas: 1: Península Valdés, 2: Bahía Mazarredo, 3: Puerto San Julián, 4: Puerto Santa Cruz, 5: Río Gallegos, 6: Lago Argentino, 7: Lago Viedma, 8: Lago Pueyrredón, 9: Comodoro Rivadavia, 10: Gaiman, 11: Bajo del Gualicho, 12: Barranca Final. Mapas modificados de Parras y Cuitiño (2021); del Río y Martínez (2021).

Los equinoideos espatangoideos y los clipeastéridos son mucho más abundantes y diversos que el resto de los grupos de equinodermos, al menos para el Oligoceno-Mioceno. Esto podría deberse a que estos grupos presentan mayor potencial de preservación y han sido mejor estudiados. Por último, se observa que desde el inicio del Mioceno y hasta el Mioceno medio los géneros de equinoideos se diversifican y se dispersan, estando presentes no solo en la cuenca Austral-Magallanes, sino en las cuencas del Golfo San Jorge, de Península Valdés y del Colorado. El pico de mayor diversidad específica del phylum en Patagonia para el período estudiado se da cerca del límite Mioceno temprano-medio, coincidiendo con la superficie de máxima inundación del mar “Patagoniense”. En contraparte, en Antártida y la cuenca Austral-Magallanes existen dos momentos de máxima diversidad, correspondientes al Eoceno temprano-medio y el límite Eoceno-Oligoceno, justo antes de la apertura del Pasaje de Drake y los primeros registros de glaciación en el continente.

La fig. 63 muestra los mapas de distribución de los grupos taxonómicos en el Eoceno, Oligoceno, Mioceno temprano y Mioceno tardío respectivamente, obtenidos con la información geográfica de cada uno de los hallazgos. Se cotejaron los datos obtenidos para poder evaluar posibles similitudes entre la fauna de equinodermos de Argentina y Antártida.

6.4. Interpretaciones paleogeográficas y paleoecológicas.

En varios países del mundo los equinodermos (en especial los equinoideos) han sido considerados como buenos indicadores biogeográficos y estratigráficos (Oyen y Portell, 2001; Nebelsick, 2004; Saucedo *et al.*, 2013). Este tipo de estudios no se ha desarrollado en Argentina, a excepción del trabajo de del Río y Martínez (2021) sobre equinoideos escutélidos de Patagonia. La mayoría de los trabajos se ha centrado exclusivamente a la sistemática del grupo y descripción de nuevas especies. Si bien muchos registros en un primer momento fueron imprecisos en cuanto a sus edades y ubicación geográfica y estratigráfica, durante los últimos años, se ha llegado a un consenso sobre las edades de las formaciones y se ha logrado establecer la ubicación de algunas localidades visitadas por los naturalistas en las expediciones de principios del siglo XIX.

Si se compara el registro de equinodermos de la Patagonia y Antártida durante el Eoceno-Mioceno con los de otras regiones, se puede observar una anomalía marcada entre el

Eoceno de Antártida y el resto del mundo, así como una cierta similitud en los registros del Mioceno de Patagonia con los de otros lugares del mundo. En Antártida, la característica más importante está dada por la dominancia de crinoideos y asteroideos durante el Eoceno. La relativa abundancia y diversidad de especies en esta región habitando ambientes someros y templados, con escasez de depredadores durófagos y gran aporte de materia orgánica (Aronson *et al.*, 2009), habría favorecido la abundancia y diversidad de los isocrínidos y asteroideos en ambientes someros hasta fines del Eoceno. Con posterioridad, el aumento de la presión de predación habría causado la migración de este grupo desde ambientes someros hacia aguas más profundas. Los datos obtenidos en esta tesis corroboran ambas hipótesis, aunque la ausencia de depósitos de ambiente marino profundo de edad oligocena y miocena en Antártida y la Patagonia impide obtener mayores precisiones al respecto.

El registro de equinoideos de Antártida es mucho más reducido que el de Patagonia. Los géneros de equinoideos espatangoideos y (en parte) cidáridos antárticos también están presentes en Nueva Zelanda y Patagonia. La similitud a nivel genérico de las faunas en estas regiones para el intervalo Eoceno-Mioceno también se presenta en otros grupos, como los bivalvos, gastrópodos, decápodos, briozoos y ostrácodos, lo cual podría indicar la existencia de una ruta de dispersión de larvas de invertebrados durante el Paleoceno-Oligoceno, entre Nueva Zelanda, Antártida y Sudamérica. (Feldmann y Zinsmeister, 1984; Szczechura, 2001; Saucedo *et al.*, 2013). Zinsmeister (1979) y Lazarus y Caulet (1993) propusieron que podría existir una corriente cálida que podría haber transportado las larvas de organismos bentónicos por largas distancias, incluso sin que las regiones estén en estrecha proximidad. Quaglio *et al.* (2008) propusieron la existencia de una corriente cálida que circulaba desde Australia y Nueva Zelanda hasta el borde austral de Sudamérica antes de la apertura del Pasaje de Drake, la cual permitió la dispersión de dos géneros de bivalvos ausentes hasta el momento en Antártida y Patagonia. Luego de la apertura del Pasaje de Drake y el enfriamiento de las aguas subantárticas, esta conexión se habría perdido y habría dado lugar a la diversificación de los géneros en cada una de las regiones por separado (Crame, 1999; Beu *et al.*, 1997).

En la actualidad existen dos hipótesis acerca de la trayectoria de dispersión de los géneros durante Paleoceno-Oligoceno (Fig. 64). Quaglio *et al.* (2008), en coincidencia con otros investigadores, afirmaron que lo más probable sea que los organismos siguiesen la

misma trayectoria de dispersión que la parte occidental de la actual corriente circumpolar antártica (Lazarus y Caulet, 1993; Exon *et al.*, 2001). Por otro lado, Casadío *et al.* (2010) propusieron que durante el Oligoceno existió una conexión somera entre Patagonia y Nueva Zelanda a través del *West Antarctic Rift System* que separaba la Antártida Oriental de la Occidental. Esta última hipótesis podría explicar mejor la presencia de los equinoideos en el borde oriental de la Península Antártica y la migración sur-norte de muchos géneros en Patagonia durante el Oligoceno-Mioceno.

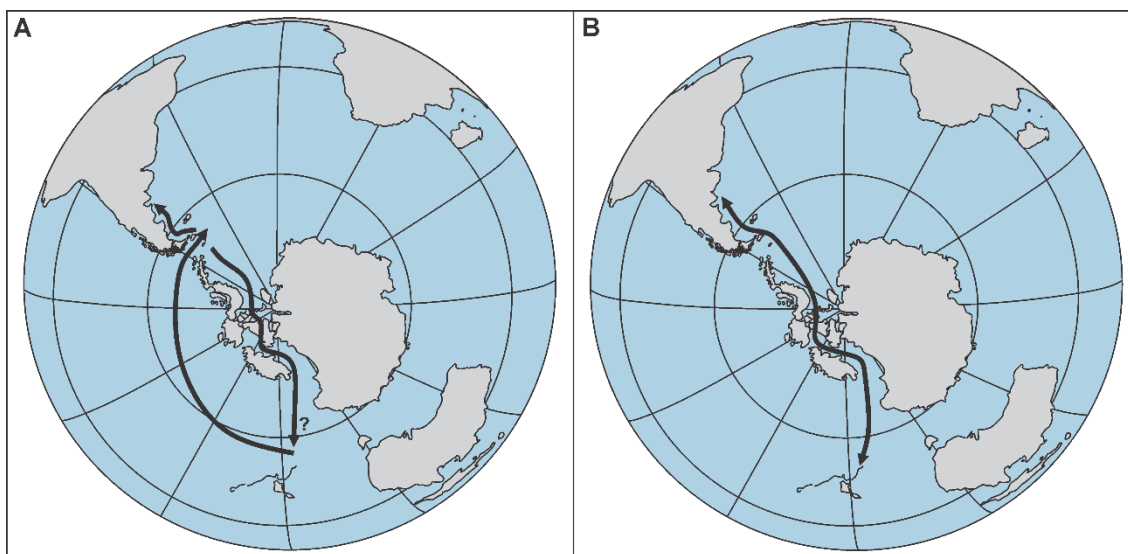


Fig. 64. Rutas posibles de dispersión de los géneros de invertebrados en el Eoceno-Oligoceno temprano. A: Quaglio *et al.* (2008). B: Casadío *et al.* (2010). Mapa base: Cantrill y Poole (2012).

Se observa una mayor diversidad específica de equinoideos clipeastéridos y espatangoideos para la región antártica y patagónica, debido a los rasgos morfológicos y ecológicos que favorecen su preservación (Nebelsick, 1996, 2004; Parma, 2007). Los clipeastéridos poseen forma plana y una testa reforzada por tabiques transversales. Los espatangoideos, por su parte, a pesar de tener testas finas y frágiles, son organismos infaunales con mayor potencial de preservación (Mancosu, 2013). Por lo tanto, es posible que la biodiversidad de estos grupos esté sobreestimada en el registro del Cenozoico, tanto en Patagonia como en el resto del mundo.

Entre los equinoideos clipeastéridos, la familia Monophorasteridae es endémica de América del Sur y probablemente tendría un origen tropical (Mooi *et al.*, 2000). Los

equinoideos de los órdenes Echinolampadacea, Spatangoida y Camarodonta están presentes en el Eoceno de Antártida, el Oligoceno del Sur de Santa Cruz, el Mioceno temprano del norte de Santa Cruz y sur de Chubut, y el Mioceno medio y tardío del norte de Chubut, Río Negro y Entre Ríos. Puede vislumbrarse un patrón de distribución, que va de sur a norte desde el Eoceno y hasta el Mioceno tardío, además de un aumento de tamaño de los ejemplares registrados en el Mioceno, con respecto a aquellos de la misma especie en depósitos más antiguos. Se desconoce la razón de estos patrones, los cuales podrían ser estudiados en el futuro.

Se pueden dilucidar algunos patrones bioestratigráficos en el registro de equinodermos de Patagonia Argentina durante el Eoceno-Mioceno, a saber:

- *Hypechinus* es el único género de equinoideos registrado antes del Oligoceno en Patagonia (se lo encuentra en el Eoceno de la Formación Man Aike). También, es el único género de equinodermos que atraviesa el límite Eoceno – Oligoceno.
- Los géneros *Cidaris*, *Goniocidaris*, *Hypechinus*, *Monophoraster*, *Isechinus*, *Iheringiella* y *Schizaster* se encuentran desde el Oligoceno tardío (Chattiano).
- Los géneros '*Eoscutella*', *Abertella*, *Camachoaster*, *Stigmatopygus*, *Brisaster* y *Brissopsis* no se registran en Patagonia antes del límite Oligoceno – Mioceno.
- Ocho géneros (*Cidaris*, *Hypechinus*, *Isechinus*, *Iheringiella*, *Schizaster*, '*Eoscutella*', *Camachoaster* y *Stigmatopygus*) se extinguen durante el Langhiano.
- Existen solo cinco géneros registrados durante el Mioceno tardío (*Ophioderma*, *Ophioplocus*, *Abertella*, *Amplaster* y *Monophoraster*). De ellos, *Amplaster* se registra solo en el Mioceno tardío.
- *Monophoraster* es el género con el biocrón más extendido (Chattiano – Messiniano). Otros géneros con un biocrón amplio son *Iheringiella*, *Isechinus*, *Hypechinus* y *Schizaster* (Chattiano – Langhiano tardío). En coincidencia con del Río y Martínez (2021), los géneros *Camachoaster* y '*Eoscutella*' podrían ser indicadores para el Mioceno temprano, mientras que *Abertella* y *Amplaster* lo serían para el Mioceno medio y tardío, respectivamente.

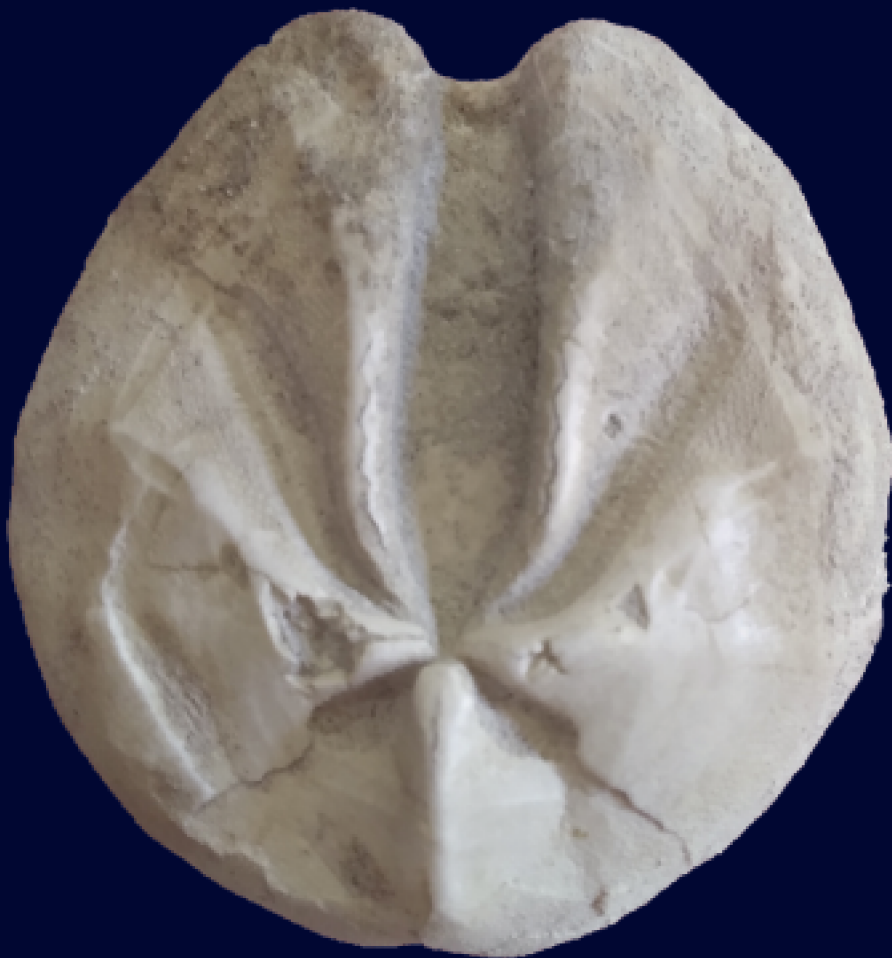
- En Patagonia, el período de mayor diversidad de equinodermos coincide con el pico de diversificación del Mioceno temprano a nivel mundial. No se observa el mismo patrón de diversidad que en otras zonas del mundo, donde existe otro pico durante el Eoceno, con un descenso de la diversidad en el Paleoceno, el Oligoceno y el Plioceno. Son necesarios estudios futuros para poder determinar si la diversidad observada en los equinodermos de Patagonia es real o fruto de un artefacto tafonómico o estratigráfico.

Existen varios temas para abordar en el futuro en cuanto al registro de equinodermos en Patagonia y Antártida. Algunos de ellos serían:

- Mejorar el conocimiento del registro del phylum en las formaciones Man Aike y Leticia podría ayudar a establecer patrones bioestratigráficos más detallados y, además, dilucidar si hubo una conexión entre el Pacífico y el Atlántico en ese período. Hasta ahora el único género conocido para la Formación Man Aike es *Hypechinus*.
- Identificar las variables paleoecológicas y tafonómicas que favorecen la preservación de equinodermos, los hábitos de vida de los organismos y su rol en los ecosistemas el Cenozoico, a través del análisis de las concentraciones fósiles del phylum preservadas *in situ* en la costa patagónica.

Capítulo 7

Conclusiones



El registro fósil de equinodermos en el Eoceno-Mioceno
de Patagonia Argentina y Antártida.
Lic. Evangelina Elizabeth Palópolo



Capítulo 7: Conclusiones

- Este trabajo contiene una revisión del registro del phylum en la República Argentina, incluyendo Antártida e Islas del Atlántico Sur, del Eoceno al Mioceno tardío, que facilitará posteriores estudios sobre el grupo. Es importante conocer la sistemática y distribución de los numerosos taxa del grupo, para abordar luego aspectos relacionados con la paleoecología, tafonomía y paleobiogeografía.
- El registro de equinodermos del Eoceno-Mioceno de Argentina y Antártida no es tan incompleto ni fragmentario como se creía. Si bien no ha recibido la suficiente atención, existen más de 1.200 ejemplares alojados en 27 instituciones, nueve de ellas radicadas en la República Argentina. Se conocen hasta ahora un total de 37 géneros agrupados en 14 órdenes, pertenecientes a todas las clases vivientes del phylum, excepto la clase Holothuroidea. La revisión de las localidades que constan en las etiquetas de los ejemplares permitió actualizar toda la información estratigráfica y evaluar la diversidad en cada período.
- Se describió una nueva especie de la familia Zoroasteridae, identificada utilizando metodologías de preparación e imágenes de alta resolución (MEB y microtomografía). Los materiales muestran una preservación excepcional en bancos monoespecíficos del Alomiembro Cucullaea I de la Formación La Meseta, en Isla Marambio. Los ejemplares de *Zoroaster marambioensis* se encuentran por decenas en superficies reducidas, mostrando un patrón de comportamiento gregario. El tipo de preservación ha permitido identificar posturas de muerte y enterramiento similares a las identificadas en bancos de ofiuroides recientes y fósiles, abriendo una puerta para poder comprender sus hábitos de vida.
- Se identificó la presencia de los géneros *Abatus*, *Schizaster* y *Stigmatopygus* en el Eoceno de las Formaciones La Meseta y Submeseta, en Isla Marambio, en nuevas localidades. Algunos ejemplares solo se conocían para el alomiembro Cucullaea I de la Formación La Meseta y ahora fueron hallados en el Alomiembro Submeseta de la formación homónima. La suma de estos registros con la base de datos integradora permite realizar inferencias sobre posibles conexiones entre Nueva Zelanda, Australia, Antártida y Patagonia Argentina.



- Se estudió una capa con equinoideos del género *Brisaster* en la Formación Monte León. Los ejemplares se encuentran asociados a sus propias trazas. La preservación excepcional de los mismos se vio favorecida por el aporte de material piroclástico y el aporte de gran cantidad de sedimento en un evento episódico que mató y sepultó a los equinoideos simultáneamente.
- Tal como se observa en los registros del resto del mundo, la clase Echinoidea es la más abundante en los registros fósiles y la más estudiada entre los equinodermos. Esto se debe a su potencial de preservación y a su amplia distribución en todos los ambientes y profundidades. Los equinoideos alcanzan su máxima diversidad en el Mioceno temprano a medio en todo el mundo, algo que también se observa en Patagonia Argentina.
- La República Argentina y Antártida presentan concentraciones con equinodermos de casi todas las clases con un excelente estado de preservación (ejemplares incluso con espinas articuladas, o con ausencia de pocas placas), sugiriendo sepultamiento casi inmediato. Por lo general, se trata de ambientes marinos someros por debajo del nivel de olas de tormenta.
- El estudio de las dos superficies estudiadas con ejemplares de *Zoroaster* y *Brisaster*, permitió determinar patrones de distribución espacial y posturas de enterramiento. Al ser los equinodermos organismos de comportamiento gregario, es mucho más fácil acceder a un buen número de ejemplares que permiten realizar estudios morfométricos y paleoecológicos.
- Es notoria la ausencia de crinoideos y asteroideos en las formaciones San Julián, Monte León, El Chacay, Estancia 25 de Mayo, Chenque, Río Foyel y Gran Bajo del Gualicho. Esto contrasta con la abundancia de ambas clases en estratos del Eoceno de las formaciones Leticia, La Meseta y Submeseta. Se ha planteado que existió una migración de los crinoideos y asteroideos desde los ambientes someros al mar profundo a fines del Eoceno. La falta de depósitos marinos profundos del Oligoceno-Mioceno de la Patagonia impiden realizar colecciones que permitan confirmar esta hipótesis.
- Los registros analizados, en conjunto con el análisis de la base de datos integradora muestran una similitud de géneros de equinodermos entre Australia, Nueva Zelanda,



Antártida y Patagonia durante el Paleógeno. Quaglio *et al.* (2008) postularon que la dispersión de larvas de equinodermos y otros organismos marinos podría haberse dado a través del borde occidental de Antártida, como sucede actualmente a través de la Corriente Circumpolar Antártica. Sin embargo, los registros de equinodermos coinciden más con la hipótesis de Casadío *et al.*, (2010), quienes propusieron la existencia de una ruta de dispersión a través del West Antarctic Rift System, que habría favorecido el intercambio faunístico entre Oceanía, Antártida y Sudamérica.

- Para el futuro existen varios temas de investigación a ser considerados. Uno de ellos sería la búsqueda de equinodermos en facies marinas profundas en la porción meridional de la cuenca Austral, en la parte norte de la provincia de Tierra del Fuego.
- El estudio en profundidad de los fósiles de equinoideos de la Formación Río Foyel y sus equivalentes en Chile (hasta ahora no registrados) sería importante para determinar si hubo o no una conexión entre el Atlántico y el Pacífico durante el Mioceno temprano en la zona occidental de Río Negro.
- Los equinodermos pueden utilizarse como elementos de calibración bioestratigráfica, tal como sucede en otras partes del mundo. Hasta ahora, ese tipo de estudios con equinodermos de Argentina solo se realizó en equinoideos escutelídeos. Es necesario desarrollar este tipo de investigación en el resto de los órdenes de (al menos) la clase Echinoidea. Los equinoideos de los órdenes Camarodonta, Cidaroida y Spatangoida podrían ser marcadores biogeográficos si se realizara un estudio de detalle.
- No existen registros de la clase Holothuroidea para el período y la zona estudiada. Esto se debe, principalmente, a su bauplan corporal. A diferencia del resto de las clases, los holoturoideos pueden ser identificados mediante estudios micropaleontológicos. Se podría, de esta forma, también explorar sedimentos provenientes de afloramientos y subsuelo en búsqueda de este tipo de materiales, ampliando el conocimiento del phylum en Patagonia.
- Sería importante identificar en las sucesiones niveles de sustratos duros donde generalmente viven los equinoideos regulares. Hasta ahora, este tipo de depósitos no han sido prospectados lo suficiente. El estudio de los equinoideos regulares

puede revelar datos importantes sobre la paleobiogeografía y la paleoecología de este grupo en Patagonia y Antártida.

Bibliografía



El registro fósil de equinodermos en el Eoceno-Mioceno
de Patagonia Argentina y Antártida.
Lic. Evangelina Elizabeth Palópolo

Bibliografía

Abel, R.L., Laurini, C.R., y Richter, M. (2012). A palaeobiologist's guide to 'virtual' micro-CT preparation. *Palaeontologia Electronica*, 15(2):1-16.

Aceñolaza, F.G. (1976). Consideraciones bioestratigráficas sobre el Terciario marino de Paraná y alrededores. *Acta Geológica Lilloana*, 13(2):91-108.

Acosta Hospitaleche, C. (2014). New giant penguin bones from Antarctica: Systematic and paleobiological significance. *Comptes Rendus Palevol*, 13(7):555-560.

Acosta Hospitaleche, C., Márquez, G., Pérez, L.M., Rosato, V., y Cione, A.L. (2011). Lichen bioerosion on fossil vertebrates from the Cenozoic of Patagonia and Antarctica. *Ichnos*, 18(1):1-8.

Acosta Hospitaleche, C., Reguero, M.A., y Santillana, S. (2017). *Aprosdokitos mikrotero* gen. et sp. nov., the tiniest Sphenisciformes that lived in Antarctica during the Paleogene. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 283(1):25-34.

Acosta Hospitaleche, C., Tambussi, C., Donato, M., y Cozzuol, M. (2007). A new Miocene penguin from Patagonia and its phylogenetic relationships. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52:299-314.

Acosta Hospitaleche, C., y Gelfo, J.N. (2017). Procellariiform remains and a new species from the latest Eocene of Antarctica. *Historical Biology*, 29(6):755-769.

Acosta Hospitaleche, C., y Reguero, M. (2020). Additional Pelagornithidae remains from Seymour Island, Antarctica. *Journal of South American Earth Sciences*, 99:102504.

Agassiz, L. (1836). *Prodrome d'une Monographie des Radiaires ou Echinodermes*. Mémoires de la Société des Sciences Naturelles de Neuchâtel, 1:168-199.

Agassiz, L., (1840). *Catalogus Systematicus Ectyporum Echinodermatum Fossilium*. Musei Neocomensis. Apud O. Petitpierre, 20 pp, 22 pl.

Ager, D.V. (1993). *The Nature of the Stratigraphic Record* (3^o edición). John Wiley and Sons, Chichester, 151 pp.



Aguirre-Urreta, M.B. y Farinati, E.A. (1997). Paleobiogeografía de las faunas de moluscos marinos del Neógeno y Cuaternario del Atlántico Sudoccidental. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 12:93-112.

Alcock, A. (1893). Natural History notes from the HM Indian Marine Survey Steamer Investigator, 7. An account of the collection of deep-sea Asteroidea. *Annals of the Magazine of Natural History*, 11:73-121.

Allison, P.A., y Briggs, D.E.G. (1991). Taphonomy of nonmineralized tissues. *In* Allison, P.A., y Briggs, D.E. (eds.), *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*, 25-70. Plenum Press.

Allison, P.A., y Briggs, D.E.G. (1993). Exceptional fossil record: distribution of soft-tissue preservation through the Phanerozoic. *Geology* 21:527-530.

Alvarado, J.J. (2011). Echinoderm diversity in the Caribbean Sea. *Marine Biodiversity*, 41(2):261-285.

Alvarado, J.J., y Solís-Marín, F.A. (2013). *Echinoderm research and diversity in Latin America*. Springer, Berlin, Heidelberg. 658pp.

Alvarado, J.J., Zeledón, L.A., y Boyd, R. (2006). Notas sobre equinodermos fósiles de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 54(1):287-299.

Alvarez, M.J., del Río, C.J., y Marensi, S.A. (2014). Revisión del género *Retrotapes* del Río (Bivalvia: Veneridae) en el Eoceno de la Antártida. *Ameghiniana*, 51(1):61-78.

Ameghino, F. (1898). Sinopsis geológico-paleontológica de la Argentina. *In* Segundo Censo Nacional de la República Argentina; Territorio, 1:115-228.

Ameghino, F. (1906). Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *Anales del Museo Nacional Buenos Aires, Serie 3*, 8:1-568.

Amenábar C.R., Montes M., Nozal F., y Santillana S. (2020). Dinoflagellate cysts of the La Meseta Formation (middle to late Eocene), Antarctic Peninsula: implications for biostratigraphy, palaeoceanography and palaeoenvironment. *Geological Magazine*, 157(3):351-366.

Amenábar, C., Montes, M., Concheyro, A., Nozal, F., y Santillana, S. (2018). Quistes de dinoflagelados del Eoceno de la Formación La Meseta, (Isla Seymour, Península Antártica): modelo



de edad en discusión. Resúmenes/Abstracts IX Simposio de Estudios Polares CN-SCAR, CSIC, IGME. Madrid, 18.

Amenábar, C., Montes, M., Nozal, F., y Santillana, S. (2019). Dinoflagellate cysts of the La Meseta Formation (middle to late Eocene), Antarctic Peninsula: implications for biostratigraphy, palaeoceanography and palaeo-environment. *Geological Magazine*, 1-16. DOI: 10.1017/S0016756819000591.

Anelli, L.E., Dos Santos, P.R., Rocha-campos, A.C., Perinotto, J.A.D. y Tomio, A. (2003). Bivalves from the Cape Melville formation, Moby Dick group (early Cenozoic), King George Island, Antarctica. *In XI Seminário Sobre Pesquisa Antártica*, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. Boletim de Resumos, 27.

Anelli, L.E., Rocha-Campos, A.C., Dos Santos, P.R., Perinotto, J.A.D. y Quaglio, F. (2006). Early Miocene bivalves from the Cape Melville Formation, King George Island, West Antarctica. *Alcheringa*, 30:111–132.

Aronson, R.B. (1989). Brittlestar beds: low-predation anachronisms in the British Isles. *Ecology*, 70(4):856-865.

Aronson, R.B., Blake, D.B., y Oji, T. (1997). Retrograde community structure in the late Eocene of Antarctica. *Geology*, 25(10):903-906.

Aronson, R.B., Moody, R.M., Ivany, L.C., Blake, D.B., Werner, J.E., y Glass, A. (2009). Climate change and trophic response of the Antarctic bottom fauna. *PloSOne*, 4 (2):e4385.

Aronson, R.B., y Blake, D.B. (2001). Global climate change and the origin of modern benthic communities in Antarctica. *American Zoologist*, 41:27-39.

Asensio, M. A., Cornou, M. E., Malumián, N., Martínez, M. A., y Quattrocchio, M. E. (2010). Formación Río Foyel, Oligoceno de la cuenca de Ñirihuau: la transgresión pacífica en la Cordillera Norpatagónica. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 66(3):399-405.

Ausich, W.I., Jangoux, M., y Lawrence, J.M. (2001). Echinoderm taphonomy. *In* Jangoux, M. y Lawrence, J.M. (eds.), *Echinoderm studies*, 6:171-227. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Ratón, Florida.



Babcock, R.C. (1995). Synchronous multispecific spawning on coral reefs: potential for hybridization and roles of gamete recognition. *Reproduction, Fertility and Development*, 7(4):943-950.

Babcock, R.C., y Mundy, C.N. (1992). Reproductive biology, spawning and field fertilization rates of *Acanthaster planci*. *Marine and Freshwater Research*, 43(3):525-533.

Bajo, I., y Borghi, E. (2009). *Tripneustes gahardensis* (Echinoidea) en el Mioceno de la Cuenca del Guadalquivir. *Batalleria*, 14, 11–20.

Ball, C., y Lambert, P. (2011). Glossary for the Echinoidea. Disponible en http://taxonomy.royalbcmuseum.bc.ca/Taxonomy/get_pdf.ashx?keyId=26 (último acceso: 3/9/2021).

Barbaglio, A., Tricarico, S., Di Benedetto, C., Fassini, D., Lima, A.P., Ribeiro, A.R., y Barbosa, M. (2013). The smart connective tissue of echinoderms: a materializing promise for biotech applications. *Cahiers de Biologie Marine*, 54:713-720.

Barreda, V.D. (1989). Palinología estratigráfica de las sedimentitas Terciarias del Patagoniano en los alrededores de la ciudad de Comodoro Rivadavia, Provincias de Chubut y Santa Cruz. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 494pp.

Barreda, V.D. (1996). Bioestratigrafía de polen y esporas de la Formación Chenque, Oligoceno tardío?-Mioceno de las provincias de Chubut y Santa Cruz, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 33:35-96.

Barreda, V.D. (1997a). Palinoestratigrafía de la Formación San Julián en el área de Playa La Mina (provincia de Santa Cruz), Oligoceno de la Cuenca Austral. *Ameghiniana*, 34:283–294.

Barreda, V.D. (1997b). Palynomorph assemblage of the Chenque Formation, Late Oligocene?-Miocene from Golfo San Jorge Basin, Patagonia, Argentina. Part 1. Terrestrial algae, trilete and monolete spores. *Ameghiniana*, 34:69–80.

Barreda, V.D. (1997c). Palynomorph assemblage of the Chenque Formation, Late Oligocene-Miocene from Golfo San Jorge Basin, Patagonia, Argentina. Part 2: gymnosperm and colpate pollen. *Ameghiniana*, 34:81–92.



Barreda, V.D. (1997d). Palynomorph assemblage of the Chenque Formation, Late Oligocene?-Miocene from Golfo San Jorge Basin, Patagonia, Argentina. Part 3. Polycolpate and tricolporate pollen. *Ameghiniana*, 34:131–144.

Barreda, V.D., Limarino, C., Fauqué, L., Tripaldi, A., y Net, L. (2003). Primer registro palinológico del miembro inferior de la Formación Cerro Morado (Mioceno), Precordillera de la Rioja. *Ameghiniana*, 40:81-87.

Barreda, V.D., Palazzesi, L., y Tellería, M.C. (2008). Fossil pollen grains of Asteraceae from the Miocene of Patagonia: Nassauviinae affinity. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 151(1-2):51-58.

Barreda, V.D., y Bellosi, E. (2003). Ecosistemas del Mioceno Temprano de la Patagonia central, Argentina: primeros avances. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 5(2):125-134.

Baumiller, T.K., Mooi, R. y Messing, C.G. (2008). Urchins in the meadow: paleobiological and evolutionary implications of cidaroid predation on crinoids. *Paleobiology*, 34:22–34.

Baumiller, T.K., y Gaździcki, A. (1996). New crinoids from the Eocene La Meseta formation of Seymour island, Antarctic peninsula. *Palaeontologia Polonica*, 55:101-116.

Beamud, E., Montes, M., Santillana, S., Nozal, F., y Marensi, S. (2015). Magnetostratigraphic dating of Paleogene sediments in the Seymour Island (Antarctic Peninsula): A preliminary chronostratigraphy. Abstract, AGU. Fall Meeting. San Francisco. GP51B-1331.

Bechis, F., Encinas, A., Concheyro, A., Litvak, V.D., Aguirre-Urreta, B., y Ramos, V.A. (2014). New age constraints for the Cenozoic marine transgressions of northwestern Patagonia, Argentina (41–43 S): Paleogeographic and tectonic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 52:72-93.

Belaústegui, Z., Muñiz, F., Nebelsick, J.H., Domènech, R., y Martinell, J. (2017). Echinoderm ichnology: bioturbation, bioerosion and related processes. *Journal of Paleontology*, 91(4):643-661.

Belaústegui, Z., Nebelsick, J.H., de Gibert, J.M., Domènech, R. y Martinell, J. (2012). A taphonomic approach to the genetic interpretation of clypeasteroid accumulations from the Miocene of Tarragona, NE Spain. *Lethaia*, 45:548–565.



Belloso, E.S. (1987). Litoestratigrafía y sedimentación del “Patagoniano” en la cuenca San Jorge, Terciario de Chubut y Santa Cruz, Argentina. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, 252 pp.

Belloso, E.S. (1990). Formación Chenque: Registro de la transgresión patagoniana (Terciario medio) de la cuenca de San Jorge, Argentina. XI Congreso Geológico Argentino, Actas, 2:57-60.

Belloso, E.S. (1995). Paleogeografía y cambios ambientales de la Patagonia central durante el Terciario medio. Boletín de Informaciones Petroleras (B.I.P.), Tercera época, Año 11, 44:50-83.

Belloso, E.S., y Barreda, V.D. (1993). Secuencias y palinología de Terciario medio en la Cuenca San Jorge, registro de oscilaciones eustáticas en Patagonia. 12° Congreso Geológico Argentino y 2° Congreso de exploración de Hidrocarburos (Mendoza), Actas, 1:78-86.

Bernasconi, I. (1959). Equinoideos fósiles de la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales. *Physis*, 21(61):137-176.

Bertels, A. (1965). Noticia sobre el hallazgo de restos de equinodermos en el Paleoceno de General Roca (Pcia. Río Negro). *Ameghiniana*, 4(3):84-99.

Bertels, A. (1970). Sobre el “Piso Patagoniano” y la representación de la época del Oligoceno en Patagonia Austral, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 25:495-501.

Bertels, A. (1975). Bioestratigrafía del Paleógeno en la República Argentina. *Revista Española de Micropaleontología*, 7(3):429-450.

Bertels, A. (1977). Estratigrafía y micropaleontología de la Formación San Julián en su área tipo, provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Ameghiniana*, 14:233-293.

Bertels, A. (1980). Estratigrafía y foraminíferos (Protozoa) bentónicos de la Formación Monte León (Oligoceno) en su área tipo, Provincia de Santa Cruz, República Argentina. 2° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1° Congreso Latinoamericano de Paleontología (Buenos Aires), Actas, 2:213-273.

Bertels, A., y Ganduglia, P. (1977). Sobre la presencia de foraminíferos del Piso Leoniano en Astra (provincia del Chubut). *Ameghiniana*, 14:308.



Beu, A.G., Griffin, M. y Maxwell, P.A. (1997). Opening of Drake Passage gateway and Late Miocene to Pleistocene cooling reflected in Southern Ocean molluscan dispersal: evidence from New Zealand and Argentina. *Tectonophysics*, 281:83–97.

Bijl, P.K., Bendle, J.A., Bohaty, S.M., Pross, J., Schouten, S., Tauxe, L., Stickley, C.E., McKay, R.M., Röhl, U., Olney, M., Sluijs, A., Escutia, C., Brinkhuis, H., y Expedition 318 Scientists. (2013). Eocene cooling linked to early flow across the Tasmanian Gateway. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110:9645-9650.

Birkenmajer, K. (1982). Pliocene tillite-bearing succession of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Studia Geologica Polonica*, 74:7-72.

Birkenmajer, K. (1984). Geology of the Cape Melville area, King George Island (South Shetland Islands, Antarctica): pre-Pliocene glaciomarine deposits and their substratum. *In* Birkenmajer, K. (ed.), *Geological results of the Polish Antarctic expeditions. Part IV. Studia Geologica Polonica*, 79:7–36.

Birkenmajer, K. (1987). Oligocene–Miocene glacio–marine sequences of King George Island (South Shetland Islands), Antarctica. *In* Gaździcki, A. (ed.), *Palaeontological results of the Polish Antarctic expeditions. Part I. Palaeontologia Polonica*, 49:9–36.

Birkenmajer, K. y Gaździcki, A. (1986). Oligocene age of the Pecten Conglomerate on King George Island, West Antarctica. *Bulletin of the Polish Academy of Science, Earth Sciences*, 34:219–226.

Birkenmajer, K., Gaździcki, A., Kreuzer, H., y Müller, P. (1985). K–Ar dating of the Melville Glaciation (Early Miocene) in West Antarctica. *Bulletin of the Polish Academy of Sciences, Earth Sciences*, 33:15–23.

Birkenmajer, K., Gaździcki, A., y Wrona, R. (1983). Cretaceous and Tertiary fossils in glacio–marine strata at Cape Melville, Antarctica. *Nature*, 303:56–59.

Birkenmajer, K., y Łuczkowska, E. (1987) Foraminiferal evidence for a Lower Miocene age of glaciomarine and related strata, Moby Dick Group, King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Studia Geologica Polonica*, 90:81–123

Bitner, M.A. (1996). Brachiopods from the Eocene La Meseta Formation of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeontologia Polonica*, 55:65-100.

Bitner, M.A. y Thomson, M.R.A. (1999). Rhynchonellid brachiopods from the Oligocene of King George Island, West Antarctica. *Polish Polar Research*, 20:83–88.

Bitner, M.A., y Crame, J.A. (2002). Brachiopods from the Lower Miocene of King George Island, West Antarctica. *Polish Polar Research*, 23(1):75–84.

Blainville, H.M. de (1830). Zoophytes. *Dictionaire des Sciences Naturelles*. 60 pp. F.G. Levrault, Strasbourg.

Blake, D.B. (1987). A classification and phylogeny of post-Palaeozoic sea stars (Asteroidea: Echinodermata). *Journal of Natural History*, 21:481-528.

Blake, D.B. (1990). Adaptive zones of the class Asteroidea (Echinodermata). *Bulletin of marine Science*, 46(3):701-718.

Blake, D.B., y Aronson, R.B. (1998). Eocene stelleroids (Echinodermata) at Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Journal of Paleontology*, 72(2):339-353.

Blake, D.B., y Hotchkiss, F.H. (2004). Recognition of the asteroid (Echinodermata) crown group: implications of the ventral skeleton. *Journal of Paleontology*, 78:359-370.

Blake, D.B., y Zinsmeister, W.J. (1979). Two early Cenozoic sea stars (class Asteroidea) from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Journal of Paleontology*, 53(4):1145-1154.

Blake, D.B., y Zinsmeister, W.J. (1988). Eocene asteroids (Echinodermata) from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Memoirs of the Geological Society of America*, 169:489-498.

Blaszyk, J. (1987). Ostracods from the Oligocene Polonez Cove Formation of King George Island, West Antarctica. *Palaeontologia Polonica*, 49:63–81.

Bogan, S., y Agnolin, F.L. (2011). Descripción de una nueva especie de bagre marino fósil (Teleostei, Siluriformes, Ariidae) del Mioceno de la provincia de Río Negro, Argentina. *Papeis Avulsos de Zoologia*, 51(25):373-382.

Boots, B.N., y Getis, A. (1988). *Point Pattern Analysis*. Reprint. Edited by Grant Ian Thrall. WVU Research Repository, 2020.



Bostelmann, E., Ugalde, R., Oyarzún, J.L., y Griffin, M. (2015). The Patagonian transgression, early Miocene (Burdigalian age), in Aysén and Magallanes. XIV Congreso Geológico Chileno La Serena, Chile.

Bottjer, D.J., y Jablonski, D. (1988). Paleoenvironmental patterns in the evolution of post-Paleozoic benthic marine invertebrates. *Palaios*, 3:540–560.

Brett, C.E. (2003). Durophagous predation in Paleozoic marine benthic assemblages. *In* Kelley, P.H. (ed.), *Predator—prey interactions in the fossil record*, 401-432. Springer, Boston, MA.

Brett, C.E., Moffat, H.A., y Taylor W.L. (1997). Echinoderm taphonomy, taphofacies and lagerstätten. *Palaeontological Society Papers*, 3:147-190.

Brezina, S.S., Cech, N., Serralta, D.M., y Casadío, S. (2016). Cannibalism in Naticidae from the La Meseta Formation (Eocene, Antarctica). *Antarctic Science*, 28(3):205-215.

Briggs, K.B., Richardson, M.D., y Young, D.K. (1996). The classification and structure of megafaunal assemblages in the Venezuela Basin, Caribbean Sea. *Journal of marine research*, 54(4):705-730.

Broadhead, T.W., y Waters, J.A. (eds.). (1980). *Echinoderms: notes for a short course*. University of Tennessee, Department of geological sciences, 235pp.

Brogger, M.I., y Signorelli, J.H. (2018). Nuevos registros de Ophiuroidea (Echinodermata) del Mioceno Tardío de Península Valdés, Chubut. Reunión anual de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. Puerto Madryn, Resúmenes: 46.

Bromley, R.G. (1975). Trace fossils at omission surfaces. *In* Frey, R.W. (ed.), *The study of trace fossils*, 399-428. Springer Berlin Heidelberg.

Brusca, R.C., y Brusca, G.J. (2003). *Invertebrates (2nd Edition)*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 936 pp. [ISBN 0–87893–097–3].

Buono, M.R., Fernández, M.S., Reguero, M.A., Marensi, S.A., Santillana, S.N., y Mörs, T. (2016). Eocene basilosaurid whales from the la Meseta formation, Marambio (Seymour) Island, Antarctica. *Ameghiniana*, 53(3):296-315.



Buono, M.R., Viglino, M., Cozzuol, M.A., y Lucero, S. (2016). Descifrando la historia evolutiva de los Neoceti (Mammalia: Cetacea): aportes del registro fósil del Neógeno del Atlántico Sudoccidental. XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, (Buenos Aires), Contribuciones del MACN, 6:323–334.

Burmeister, H. (1876). Description physique de la Republique Argentine. Vol. 1:1-360 y Vol. 2:1-407. Paris, Francia.

Camacho, H.H. (1967). Sobre las Transgresiones del Cretácico superior y Terciario de la Argentina. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 22(4):253-280.

Camacho, H.H. (1969). La Paleogeografía Patagónica y la historia del Océano Atlántico. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 24(4):357 -360.

Camacho, H.H. (1974). Bioestratigrafía de las formaciones marinas del Eoceno y Oligoceno de la Patagonia. Anales de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 26:39-57.

Camacho, H.H. (1979). Significado y usos de “Patagoniano”, Patagoniense”, “Formación Patagonia” y otros términos de la estratigrafía del terciario marino argentino. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 34(3):235-242.

Camacho, H.H. (2007). Los invertebrados fósiles. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Universidad de Maimónides, Buenos Aires, Argentina, 2 tomos, 800pp.

Camacho, H.H., Chiesa, J.O., Parma, S.G. (1998). Relaciones estratigráficas entre formaciones terciarias en el occidente de la Provincia de Santa Cruz. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 53(2):273-281.

Camacho, H.H., Chiesa, J.O., Parma, S.G., y Reichler, V. (2000). Invertebrados marinos de la Formación Man Aike (Eoceno medio), Provincia de Santa Cruz, Argentina. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, 64:187-208.

Cantrill, D.J., y Poole, I. (2012). After the heat: late Eocene to Pliocene climatic cooling and modification of the Antarctic vegetation. The Vegetation of Antarctica through Geological Time, 390-457.



Caramés, A., Malumián, N., y Náñez, C. (2004). Foraminíferos del Paleógeno del Pozo Península Valdés (PV.es-1), Patagonia septentrional, Argentina. *Ameghiniana*, 4:461–474.

Carmona, N.B. (2006). *Iconología del Mioceno marino en la región del Golfo San Jorge*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Ciencias Geológicas, Universidad de Buenos Aires, 295pp.

Carmona, N.B., Buatois, L.A., Mángano, M.G., y Bromley, R.G. (2008). Ichnology of the Lower Miocene Chenque formation, Patagonia, Argentina: Animal-substrate interactions and the modern evolutionary fauna. *Ameghiniana*, 45(1):93-122.

Carmona, N.B., Mángano, M.G., Buatois, L.A., Bromley, R.G., Bellosi, E., Ponce, J.J., y Parma, G. (2011). Análisis del icnogénero *Scolicia* y su organismo productor en depósitos de la Formación Chenque (Miocenos temprano), provincia de Santa Cruz, Argentina: Implicancias morfo-etológicas. First Latin American Echinoderm Congress, Puerto Madryn, Argentina. Resúmenes, 101.

Carmona, N.B., Mángano, M.G., Buatois, L.A., Bromley, R.G., Ponce, J.J., Asgaard, U., y Bellosi, E. (2020). *Scolicia* and its producer in shallow-marine deposits of the Miocene Chenque Formation (Patagonia, Argentina): functional morphology and implications for understanding burrowing behavior. *Ichnos*, DOI: 10.1080/10420940.2020.1744589.

Carmona, N.B., Mángano, M.G., Buatois, L.A., y Ponce, J.J. (2010). Taphonomy and paleoecology of the bivalve trace fossil *Protovirgularia* in deltaic heterolithic facies of the Miocene Chenque Formation, Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology*, 84(4):730-738.

Carrizo, R., Malumián, N., Náñez, C., Caramés, A., y Concheyro, A. (1990). Micropalantología y correlación del Terciario del área carbonífera de Río Turbio, provincia de Santa Cruz, Argentina. 2º Simposio sobre el Terciario de Chile, Actas, 1:29-50

Casadío, S., De Angeli, A., Feldmann, R. M., Garassino, A., Hetler, J.L., Parras, A., y Schweitzer, C.E. (2004). New decapod crustaceans (Thalassinidea, Galatheiodea, Brachyura) from the Middle Oligocene of Patagonia, Argentina. *Annals of the Carnegie Museum*, 73:85–107.

Casadío, S., Feldmann, R.M., Parras, A., y Schweitzer, C.E. (2005). Miocene fossil Decapoda (Crustacea: Brachyura) from Patagonia, Argentina, and their paleoecological setting. *Annals of Carnegie Museum*, 74:151–188.



Casadío, S., Feldmann, R.M y Foland, K.A. (2000). $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ age and oxygen isotope temperature of the Centinela Formation, southwestern Argentina: An Eocene age for crustacean-rich "Patagonian" beds. *Journal of South American Earth Sciences*, 13:123-132.

Casadío, S., Griffin, M., Marensi, S., Net, L., Parras, A., Rodríguez Raising, M. y Santillana, S. (2009). Paleontology and sedimentology of middle Eocene rocks in Lago Argentino area, Santa Cruz Province, Argentina. *Ameghiniana*, 46(1):27-48.

Casadío, S., Nelson, C., Taylor, P., Griffin, M., y Gordon, D. (2010). West Antarctic Rift System: A possible New Zealand-Patagonia Oligocene paleobiogeographic link. *Ameghiniana*, 47:129-132.

Casadío, S., Parras, A., Marensi, S. y Griffin, M. (2001). Edades $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann) - Bivalvia, Ostreoidea – en el "Patagoniano" de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana*, 38(4):30R.

Casadío, S., Parras, A., Marensi, S., y Deladino, S. (2002). Características paleoambientales del mar "Patagoniano" a partir del $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en la ostra *Crassostrea? hatcheri*, límite Oligoceno-Mioceno de Argentina. *Actas 8ª Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales*, 79-81.

Casadío, S., y Griffin, M. (2009). Sedimentología y paleontología de una sucesión marina miocena citada por primera vez por Darwin en Puerto Deseado. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 64(1):83-89.

Cataldi, L. (2017). Geología del sector norte de la Meseta Belgrano, provincia de Santa Cruz, Argentina. Tesis de grado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 117 pp. (http://digital.bl.fcen.uba.ar/download/seminario/seminario_nGEO001110_Cataldi.pdf).

Caviglia, C. (1978). Discusión de la edad del denominado "Piso Patagoniano" sobre la base de la presencia de cetáceos. 7 Congreso Geológico Argentino (Buenos Aires), *Actas*, 2:385-392.

Caviglia, S.E., Martínez, S., y del Río, C.J. (2007). A new Early Miocene species of *Ophiocrossota* (Ophiuroidea) from Southern Patagonia, Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 245(2):147-152.

Cech, N., Brezina, S., Palópolo, E., Casadío, S., y Santillana, S. (2017). Clams à la carte: Study on predation traces in venerids from the Eocene of Antarctica. *In* Guaiquil, I., Leppe, M., Rojas, P., y Canales, R., (eds.). *Visiones de Ciencia Antártica, Libro de Resúmenes*, IX Congreso

Latinoamericano de Ciencias Antártica, Punta Arenas-Chile, 165-168. Publicación del Instituto Antártico Chileno.

Celestron LLC., (2021). Celestron MicroCapture Pro Software. URL: <https://www.celestron.com/pages/manuals-software>

Chiesa J.O., y Camacho H.H. (2001). Invertebrados marinos eocenos de la parte inferior de la Formación Río Foyel, Provincia de Río Negro, Argentina. *Revista española de paleontología*, 16(2):299- 316.

Chiesa, J.O. (1996). Trazas fósiles de la Formación El Chacay (Eoceno), en la Meseta Belgrano, Santa Cruz, Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 4(1):103-110.

Chiesa, J.O. y Camacho, H.H. (1997a). Estratigrafía y paleontología de la Formación Man Aike (Eoceno), Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. Ameghiniana* 34(1):117.

Chiesa, J.O. y Camacho, H.H. (1997b). Bioestratigrafía de la Formación El Chacay (Paleógeno). Noroeste de la Provincia de Santa Cruz. Argentina. *8º Congreso Geológico Chileno (Antofagasta)*, Actas 1, Sección 3:470-474.

Chiesa, J.O., Parma, S.G., y Camacho, H.H. (1995). Invertebrados marinos de la Formación El Chacay (Eoceno), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Sistemática y bioestratigrafía. Monografía de la Academia Nacional de Ciencias Exactas y Naturales, Buenos Aires*, 11:17-68.

Chiesa, J.O., y Camacho, H.H. (1995). Litoestratigrafía del Paleógeno marino en el noroeste de la provincia de Santa Cruz, Argentina. *Monografías de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Buenos Aires*, 11:9-15

Cione A.L., Reguero, M.A., y Acosta Hospitaleche, C. (2007). Did the continent and sea have different temperatures in the northern Antarctic Peninsula during the middle Eocene? *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 62(4):586-596.

Cione, A.L., Cozzuol, M.A., Dozo, M.T., y Acosta Hospitaleche, C. (2011). Marine vertebrate assemblages in the southwest Atlantic during the Miocene. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103:423–440.

- Clark, A.M., y Downey, M.E. (1992). Starfishes of the Atlantic. 792 pp. Chapman & Hall, London.
- Clark, E.G., Bhullar, B.A., Darroch, S.A., y Briggs, D.E. (2017). Water vascular system architecture in an Ordovician ophiuroid. *Biology letters*, 13(12):20170635.
- Clark, H.L. (1913). Echinoderms from Lower California, with descriptions of new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 32:185-236.
- Clark, H.L. (1916). Report on the sea-lilies, starfishes, brittle-stars and sea-urchins obtained by the F.I.S. "Endeavour" on the coasts of Queensland, New South Wales, Tasmania, Victoria, South Australia, and Western Australia. *Biological Results of the Fishing experiments carried on by the F.I.S. Endeavour 1909-1914*, 4(1):1-123.
- Clark, H.L. (1920). Reports on the scientific results of the expedition to the Eastern Tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission Steamer "Albatross", from October, 1904, to March, 1905, Lieut. Commander L.M. Garrett, U.S.N., commanding, XXXII: Asteroidea. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 39:75-113.
- Clarke, A., y Johnston, N.M. (2003). Antarctic marine benthic diversity. *Oceanography and marine biology*, 41:47-114.
- Concheyro, A. (1991). Nanofósiles calcáreos de la Formación Man Aike (Eoceno, sudeste del Lago Cardiel), Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana*, 28:385-399.
- Córdoba, M.B.N. (2012). Comunidades de organismos incrustantes y perforantes asociadas a pectínidos: *Reticulochlamys proximus* (Ihering) un caso de estudio del Mioceno de Patagonia, Argentina. Tesis de grado, Universidad Nacional de La Pampa, 93 pp.
- Cornou, M.E., Martínez, M.A., Quattrocchio, M.E., y Asensio, M.A. (2012). Estudio palinológico de esporas de la Formación Salto del Macho, Paleógeno de la Cuenca de Ñirihuau, Argentina. *Ameghiniana*, 49(1):26-37.
- Cornou, M.E., Quattrocchio, M.E., y Martínez, M.A. (2014). Palinoestratigrafía de la Formación Salto del Macho, Paleógeno de la Cuenca de Ñirihuau, Argentina. *Ameghiniana*, 51(6):556-571.
- Cotteau, G. (1884). Échinides nouveaux ou peu connus. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 7:328-342.



Cozzuol, M.A. (2001). A “northern” seal from the Miocene of Argentina: implications for phocid phylogeny and biogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21:415–421.

Crame, J.A. (1999). An evolutionary perspective on marine faunal connections between southernmost South America and Antarctica. *Scientia Marina*, 63(1):1–14.

Crawford, R.S., Casadío, S., Feldmann, R.M., Griffin, M., Parras, A., y Schweitzer, C.E. (2008). Mass mortality of fossil decapods within the Monte León Formation (early Miocene), southern Argentina: victims of Andean volcanism. *Annals of Carnegie Museum*, 77(2):259-287.

Croneis, C., y Cormack, J.M. (1932). Fossil Holothuroidea. *Journal of Paleontology*, 6:111-148.

Cuitiño, J.I. (2011). Registro sedimentológico e isotópico de paleoambientes marinos y transicionales en el Patagoniano (Mioceno) del Lago Argentino. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires), 264pp.

Cuitiño, J.I., Dozo, M.T., del Río, C.J., Bueno, M.R., Palazzesi, L., Fuentes, S., y Scasso, R.A. (2017). Miocene marine transgressions: Palaeoenvironments and Paleobiodiversity. *In* Bouza, P. y Bilmes, A. (eds.), *Late Cenozoic of Península Valdés, Patagonia, Argentina*. Springer, Cham., 47–84.

Cuitiño, J.I., Pimentel, M.M., Ventura Santos, R., y Scasso, R.A. (2012). High resolution isotopic ages for the “Patagoniense” transgression in southwest Patagonia: stratigraphic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 38:110-122.

Cuitiño, J.I., Santos, R.V., Muruaga, P.J.A., y Scasso, R.A. (2015a). Sr-stratigraphy and sedimentary evolution of early Miocene marine foreland deposits in the northern Austral (Magallanes) Basin, Argentina. *Andean Geology*, 42(3):364-385.

Cuitiño, J.I., Scasso, R.A., Santos, R.V., y Mancini, L.H. (2015b). Sr ages for the Chenque Formation in the Comodoro Rivadavia región (Golfo San Jorge basin, Argentina): stratigraphic implications. *Latin American journal of sedimentology and basin analysis*, 22(1):3-12.

Cuitiño, J.I., y Scasso, R.A. (2010). Sedimentología y paleoambientes del Patagoniano y su transición a la Formación Santa Cruz al sur del Lago Argentino, Patagonia Austral. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 66(3):406-417.



d'Orbigny, A.D. (1842). Voyage dans l'Amérique meridionale (Le Bresil, l'Uruguay exsecute pendant les anne 1826-1833). Paleontologie et Geologie, 3(4):1-152. París, Francia.

Darwin, C. (1846). Geological observations on South America: Being the third part of the geology of the voyage of the Beagle, under the command of Capt. Fitzroy, RN during the years 1832 to 1836. Smith, Elder and Company.

Darwin, C. (1846). Geological Observations on the volcanic Islands and parts of south America visited during" the voyage of H.M.S. "Beagle", 648 pp. London.

David, B., y Mooi, R. (1999). Contributions of the extraxial-axial theory to understanding the echinoderms. Bulletin de la Societé Geológica de France, 170(1):91-101.

De Gibert, J.M. y Goldring, R. (2007). An ichnofabric approach to the depositional interpretation of the intensely burrowed Bateig Limestone, Miocene, SE Spain. Sedimentary Geology, 194(1-2):1-16.

De Gibert, J.M. y Goldring, R. (2008). Spatangoid-produced ichnofabrics (Bateig Limestone, Miocene, Spain) and the preservation of spatangoid trace fossils. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 270(3-4):299-310.

De la Fuente Fernández, S. (2011). Análisis discriminante. Facultad de Ciencias Económicas y Empresariales UAM, 1-42.

de Loriol, P. (1902). Notes pour servir à l'étude des echinoderms (series 2): Georg & Cie, Bale and Genève/Berlin, Georg & Co./Friedländer, no. 1, 52 pp.

del Río, C.J. (2004). Tertiary marine molluscan assemblages of eastern Patagonia (Argentina): a biostratigraphic analysis. Journal of Paleontology, 78(6):1097-1122.

del Río, C.J. (1990). Composición, Origen y Significado Paleoclimático de la malacofauna "Entrerriense" (Mioceno medio) de la Argentina. Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 42:205-224.

del Río, C.J. (2000). Malacofauna de las Formaciones Paraná y Puerto Madryn (Mioceno marino, Argentina): su origen, composición y significado bioestratigráfico. El Neógeno de Argentina, Serie Correlación Geológica, 14:77-101.



del Río, C.J. (2002). Moluscos del Terciario marino. *In* Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio del 15 Congreso Geológico Argentino (El Calafate), 2-9.

del Río, C.J. (2006). El género *Nodipecten* Dall (Bivalvia, Pectinidae) en el Neógeno de la Patagonia (Argentina). *Ameghiniana*, 43(4):745-756.

del Río, C.J., Camacho, H.H., Aguirre, M., Caramés, A., Cuminsky, G., De Francesco, C., ... y Morton, S. (2007). Invertebrados del Cenozoico de la Argentina. Publicación Especial Ameghiniana 50° aniversario, 221-235.

del Río, C.J., Griffin, M., Mc Arthur, J., Martínez, S.A., y Thirwall, M.F. (2013). Evidence for early Pliocene and late Miocene transgressions in southern Patagonia (Argentina): 30 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ages of the pectinid "*Chlamys*" *actinodes* (Sowerby). *Journal of South American Earth Sciences*, 47:220-229.

del Río, C.J., Martínez, S., Stilwell, J.D. y Concheyro, A.G. (2007). Paleontology of the Danian Cerros Bayos section (La Pampa Province, Argentina). *Alcheringa*, 31:241-269.

del Río, C.J., Martínez, S., y Scasso, R.A. (2001). Nature and origin of Spectacular Miocene Shell beds of Northeastern Patagonia (Argentina): Paleocological and Bathymetric Significance. *Palaios*, 16:3–25.

del Río, C.J., y Martínez, S.A. (2021). Diversity and biostratigraphy of the late Oligocene-late Miocene sand dollars (Echinoidea: Scutelliformes) of Argentina and Uruguay. *Revista de Biología Tropical*, 69(S1):35-50.

Desjardins, P.R., Buatois, L.A., y Mangano, M.G. (2012). Tidal flats and subtidal sand bodies. *In* Knaust, D., y Bromley, R.G. (eds.), Trace fossils as indicators of sedimentary environments. *Developments of Sedimentology*, 64:529-561.

Desor, E. (1847). Sur quelques oursins fossiles de la Patagonie. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (2) 4:287–288.

Desor, E. (1858). Synopsis des échinides fossiles: Synopsis des échinides fossiles. Reinwald. 700pp

Di Paola, E.C., y Marchese, H.G. (1973). Litoestratigrafía de la Formación Patagonia en el área tipo (Bajo de San Julián – desembocadura del río Santa Cruz), Provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Actas del V Congreso Geológico Argentino*, 3:207-222.



- Díaz, A., González-Wevar, C.A., Maturana, C.S., Palma, A.T., Poulin, E., y Gerard, K. (2012). Restricted geographic distribution and low genetic diversity of the brooding sea urchin *Abatus agassizii* (Spatangoidea: Schizasteridae) in the South Shetland Islands: A bridgehead population before the spread to the northern Antarctic Peninsula? *Revista chilena de historia natural*, 85(4):457-468.
- Dickson, J.A.D. (2001). Transformation of echinoid Mg calcite skeletons by heating. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 65:443–454.
- Dingle, R., y Lavelle, M. (1998): Antarctic Peninsula cryosphere: early Oligocene (c.30 Ma) initiation and a revised glacial chronology. *Journal of Geological Society of London*, 155:433-437.
- Dingle, R.V., McArthur, J.M. y Vroon, P. (1997). Oligocene and Pliocene interglacial events in the Antarctic Peninsula dated using strontium isotope stratigraphy. *Journal of the Geological Society, London*, 154:257–264.
- Dix, G.R., y Parras, A. (2014). Integrated diagenetic and sequence stratigraphy of a late Oligocene–early Miocene, mixed-sediment platform (Austral Basin, southern Patagonia): Resolving base-level and paleoceanographic changes, and paleoaquifer characteristics. *Sedimentary Geology*, 307:17-33.
- Doering, A. (1882). Informe oficial de la Comisión Científica agregada al Estado Mayor General de la Expedición al Río Negro (Patagonia). Entrega 2–Geología. Congreso de la Nación, Buenos Aires.
- Doktor, M., Gaździcki, A., Jerzmanska, A., Porębski, S.J., y Zastawniak, E. (1996). A plant-and-fish assemblage from the Eocene La Meseta Formation of Seymour Island (Antarctic Peninsula) and its environmental implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55:127-146.
- Dominguez, P., Jacobson, A.G., y Jefferies, R.P. (2002). Paired gill slits in a fossil with a calcite skeleton. *Nature*, 417:841–844.
- Donovan, S.K. (2001). Evolution of Caribbean echinoderms during the Cenozoic: moving towards a complete picture using all of the fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 166(1-2):177-192.
- Donovan, S.K. y Portell, R.W. (2000) Incipient “crystal apples” from the Miocene of Jamaica. *Caribbean Journal of Science*, 36:168–170.



Donovan, S.K., Portell, R.W., y Veltkamp, C.J. (2005). Lower Miocene echinoderms of Jamaica, West Indies. *Scripta Geologica*, 129:91-135.

Donovan, S.K., y Rowe, D.A.C. (2000). Spatangoid echinoids from the Eocene of Jamaica. *Journal of Paleontology*, 74(4):654-661.

Douglas, P.M.J., Affek, H.P., Ivany, L.C., Houben, A.J.P., Sijp, W.P., Sluijs, A., Schouten, S., y Pagani, M. (2014). Pronounced zonal heterogeneity in Eocene southern high-latitude sea surface temperatures. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111:1–6.

Downey, M.E. (1970). Zorocallida, new order, and *Doraster constellatus*, new genus and species, with notes on the Zoroasteridae (Echinodermata: Asteroidea). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 64:1-18.

Dudicourt, J.C., Neraudeau, D., Nicolleau, P., Ceulemans, L., y Boutin, F. (2005). An outstanding fauna of marsupiate echinoids in the Pliocene of Vendée (western France). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 176(6):545-557.

Dudziak, J. (1984). Cretaceous calcareous nannoplankton from glaciomarine deposits of the Cape Melville area, King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Studia Geologica Polonica*, 79:37–51.

Durham, J.W., y Caster, K.E. (1963). Helicoplacoidea: A New Class of Echinoderms. *Science*, 140(3568):820–822. DOI:10.1126/science.140.3568.820

Dutton, A.L., Lohmann, K.C., y Zinsmeister, W.J. (2002). Stable isotope and minor element proxies for Eocene climate of Seymour Island, Antarctica. *Paleoceanography*, 17. DOI: 10.1029/2000PA000593.

Eagle, M.K. (2006). A new asteroid (Forcipulatida: Zoroasteridae) from the Eocene of Whangarei, Northland, New Zealand. *Records of the Auckland Museum*, 43:81-96.

Echevarría, A.E. (2002). Ostrácodos de la Formación Monte León (Oligoceno tardío- Mioceno temprano) del noreste de Gobernador Gregores, Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana*, 39(4):405-414.



Elattaar, A.A. (2018). A new species of *Hypselaster* (Echinoidea, Spatangoida) from the Middle Eocene Midawara Formation of the Eastern Desert, Egypt. *Swiss Journal of Palaeontology*, 137(2):379-387.

Encinas, A., Folguera, A., Bechis, F., Finger, K.L., Zambrano, P., Pérez, F., y Ramos, V.A. (2018). The late Oligocene–early Miocene marine transgression of Patagonia. *In* Folguera, A., Contreras-Reyes, E., Heredia, N., Encinas, A., Iannelli, S.B., Oliveros, V., Dávila, F.M., Collo, G., Giambiagi, L., Maksymowicz, A., Iglesia Llanos, M.P., Turienzo, M., Naipauer, M., Orts., D., Litvak, V.D., Alvarez, O., Arriagada, C. (eds.), *The Evolution of the Chilean-Argentinean Andes*, 443-474. Springer, Cham.

Erdmann, S., Bellosi, E., y Morra, G. (2008). Una nueva especie de coral solitario (Scleractinia, Turbinoliidae) de la Formación San Julián (Oligoceno superior, Santa Cruz) en su contexto estratigráfico y paleoambiental. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie*, 10(2):255-262.

Erdmann, S., y Morra, G. (1985). Nuevos moluscos de la formación San Julian, provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana*, 22(3-4):289-295.

Esteban-Vázquez, B.L. (2018). Biodiversidad de estrellas de mar (Echinodermata: Asteroidea) del estado de Veracruz, México. BSc Thesis, UNAM, 377 pp.

Exon, N.F., Kennett, J.P., Malone, M.J., Brinkhuis, H., Chaproniere, G.C.H., Ennyu, A., Fothergill, P., Fuller, M.D., Grauert, M., Hill, P.J., Janecek, T.R., Kelly, D.C., Latimer, J.C., Nees, S., Ninnemann, U.S., Nuernberg, D., Pekar, S.F., Pellaton, C.C., Pfuhl, H.A., Robert, C.M., Roessig, K.L., Roehl, U., Schellenberg, S.A., Shevenell, A.E., Sticley, C.E., Suzuki, N., Touchard, Y., Wei, W., y White, T.S. (2001). The Tasmanian Gateway: Cenozoic climatic and oceanographic development, sites 1168–1172. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Initial Reports*, 189, 98 pp.

Fau, M., y Villier, L. (2018). Post-metamorphic ontogeny of *Zoroaster fulgens* Thomson, 1873 (Asteroidea, Forcipulatacea). *Journal of Anatomy*, 233:644-665.

Fedorov, A., Beichel, R., Kalpathy-Cramer, J., Finet, J., Fillion-Robin, J-C., Pujol, S., Bauer, C., Jennings, D., Fennessy, F.M., Sonka, M., Buatti, J., Aylward, S.R., Miller, J.V., Pieper, S., y Kikinis, R. (2012). 3D Slicer as an Image Computing Platform for the Quantitative Imaging Network.

Magnetic Resonance Imaging, 30:1323-1341.

Feldmann, R.M., Schweitzer, C.E., Casadío, S., y Griffin, M. (2011). New Miocene Decapoda (Thalassinidea; Brachyura) from Tierra del Fuego, Argentina: Paleobiogeographic implications. *Annals of Carnegie Museum*, 79(2):91-123.

Feldmann, R.M., y Crame, A. (1998). The significance of a new nephropid lobster from the Miocene of Antarctica. *Palaeontology*, 41:807–814.

Feldmann, R.M., y Woodburne, M.O. (1988). Geology and paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Memoirs of the Geological Society of America*, 169, 566pp. Geological Society of America, Boulder, Colorado, USA.

Feldmann, R.M., y Zinsmeister, W.J. (1984). New fossil crabs (Decapoda: Brachyura) from the La Meseta Formation (Eocene) of Antarctica: paleogeographic and biogeographic implications. *Journal of Paleontology*, 58(4):1046-1061.

Ferguson, J.C. (1992). The function of the madreporite in body fluid volume maintenance by an intertidal starfish, *Pisaster ochraceus*. *Biological Bulletin*, 183:482-489.

Fernández Begazo, E. (2018). Descripción anatómica, análisis filogenético y morfológico de un cráneo de Odontoceti de la Formación Gran Bajo del Gualicho (Oligoceno superior–Mioceno medio), San Antonio Oeste, provincia de Río Negro, Argentina. Tesis de grado, Universidad Nacional de Río Negro, 129 pp.

Ferrario, C., Sugni, M., Somorjai, I.M., y Ballarin, L. (2020). Beyond adult stem cells: dedifferentiation as a unifying mechanism underlying regeneration in invertebrate deuterostomes. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 8:587320.

Feruglio, E. (1938). Relaciones estratigráficas entre el Patagoniano y el Santacruciano en la Patagonia austral. *Revista Museo de La Plata (n.s.), sección geología*, 1:129-159.

Feruglio, E. (1949). Descripción Geológica de la Patagonia. Dirección General de Yacimientos Petrolíferos Fiscales, 3 Tomos, T1: 1-323; T2: 1-349; T3: 1-331. Buenos Aires.

Fisher, W.K. (1905). New starfishes from deep water off California and Alaska. *Bulletin of the Bureau of Fisheries*, 29 (for 1904):291-320.



Fisher, W.K. (1906). The starfishes of the Hawaiian islands. *Bulletin of the United States Fish Commission*, 23:987-1130.

Fisher, W.K. (1916). New east Indian starfishes. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 29:27-36.

Fisher, W.K. (1919). North Pacific Zoroasteridae. *Annals and Magazine of Natural History*, 3(9):387-353.

Fisher, W.K. (1928). Asteroidea of the North Pacific and adjacent waters, Part 2: Forcipulata (Part). *Bulletin of the United States National Museum*, 76:1-245.

Fleagle, J.G., Bown, T.M., Swisher, C., y Buckley, G. (1995). Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations. *6 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas*, 1:129-135.

Foix, N., Paredes, J.M., y Giacosa, R.E. (2013). Fluvial architecture variations linked to changes in accommodation space: Río Chico Formation (late Paleocene), Golfo San Jorge basin, Argentina. *Sedimentary Geology*, 294:342-355.

Förster, R., Gaździcki, A., y Wrona, R. (1987). Homolodromid crabs from the Cape Melville Formation (Lower Miocene) of King George Island, West Antarctica. *In* A. Gaździcki (ed.), *Palaeontological results of the Polish Antarctic expeditions. Part I. Palaeontologia Polonica*, 49:147-161.

Frenguelli, J. (1929). Apuntes de geología Patagónica. Descripción de algunos perfiles de la zona petrolífera de Comodoro Rivadavia. *Boletín de Informaciones Petroleras*, 6:575-606.

Fucks, E.E., Schnack, E.J., y Charó, M. (2012). Geological and geomorphological aspects of the North sector of San Matías Gulf, Río Negro, Argentina. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 25:95-105.

Fuentes, S.N., Cuitiño, J I., Martz, P., Pérez Panera, J.P., Guler, V., Palazzesi, L., ... y Scasso, R.A. (2019). Palaeoenvironmental Reconstruction of the Puerto Madryn Formation (Middle to Late Miocene), Northeast of Patagonia: Palynology, Nannofossils and Stratigraphy. *Ameghiniana*, 56(1):28-52.



Fuentes, S.N., Guler, M.V., Cuitiño, J.I., Palazzesi, L., Scasso, R.A., y Barreda, V.D. (2016). Bioestratigrafía basada en quistes de dinoflagelados del Neógeno en el noreste de la Patagonia, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*, 19:303–314.

Furque, G. (1973). Descripción geológica de la Hoja 58b Lago Argentino. *Boletín del Servicio Nacional Minero y Geológico*, 140:1-49. Buenos Aires.

Furque, G. y Camacho, H.H. (1949). El Cretácico Superior de la costa atlántica de Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 4:263-297.

Furque, G., y Camacho, H.H. (1972). El Cretácico Superior y terciario de la región austral del Lago Argentino (provincia de Santa Cruz). *Actas 4º Jornadas Geológicas Argentinas*, 61-75.

Gale, A. (2011). The phylogeny of Post-Paleozoic Asteroidea (Neoasteroidea: Echinodermata). *Special Papers in Paleontology*, 85:1-112.

Gale, A., y Villier, L. (2013). Mass mortality of an asteriid starfish (Forcipulatida, Asteroidea, Echinodermata) from the late Maastrichtian (Late Cretaceous) of Morocco. *Palaeontology*, 56(3):577-588.

Galloway, T.W. (1915). *Zoology: A text-book for Universities, Colleges and Normal Schools*. Third Edition, revised, with 255 illustrations. P. Blakiston's Son & Co., 546 pp.

Gandolfo, M.A., Marensi, S.A., y Santillana, S.N. (1998). Flora y paleoclima de la Formación La Meseta (Eoceno medio), isla Marambio (Seymour), Antártida. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 5(1):0328-347X198\$00.00+.50.

Gaździcki, A. y Pugaczewska, H. (1984). Biota of the “Pecten conglomerate” (Polonez Cove Formation, Pliocene) of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Studia Geologica Polonica*, 79:59–120.

Gaździcki, A., Gruszczyński, M., Hoffman, A., Małkowski, K., Marensi, S., Hałas, S., y Tatur, A. (1992). Stable carbon and oxygen isotope record in the Paleogene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctica. *Antarctic Science*, 4:461–468.

Gaździcki, A., y Majewski, W. (2012). Foraminifera from the Eocene La Meseta Formation of Isla Marambio (Seymour Island), Antarctic Peninsula. *Antarctic Science*, 24(4):408-416.



Gaździcki, A., y Wrona, R. (1986). Polish paleontological investigations in West Antarctica in 1986. *Przeгляд Geologiczny*, 11:609-617.

GBIF.org (2021). The Global Biodiversity Information Facility. Disponible en <https://www.gbif.org/what-is-gbif> [28/7/2021].

Gelós, E., Schillizzi, R., y Spagnuolo, J. (1993). El Cenozoico de la costa norte del Golfo San Matías, Río Negro. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 47:135-140.

Genta Iturrería, S.F. (2014). Revisión de la familia Mytilidae en el Cenozoico de Patagonia: sistemática, paleoecología y paleobiogeografía. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata. 253pp.

Giacosa, R.E., y Heredia, N. (2004). Estructura de los Andes Nordpatagónicos en los cordones Piltriquitrón y Serrucho y en el valle de El Bolsón (41° 30' -42 ° 00' S), Río Negro. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 59(1):91-102.

Gibbs, P.T. (1963). Functional morphology and ecology of the spatangoid genus *Brisaster* Gray. M.S. thesis, University of British Columbia, 95pp.

Gimond, M. (2021). Intro to GIS and Spatial Analysis. (disponible online en <https://mgimond.github.io/Spatial/index.html>, visitado el 02/01/2021).

Goin, F.J., Case, J.A., Woodburne, M.O., Vizcaíno, S.F., y Reguero, M.A. (1999). New discoveries of “opposum-like” marsupials from Antarctica (Seymour Island, Medial Eocene). *Journal of Mammalian Evolution*, 6(4):335-365.

Goloboff, P.A., y Catalano, S.A. (2016). TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32:221-238.

Gorzalak, P. (2021). Functional Micromorphology of the Echinoderm Skeleton (Elements of Paleontology). Cambridge: Cambridge University Press. DOI:10.1017/9781108893886

Gorzalak, P., Salamon, M.A., y Baumiller, T.K. (2012). Predator-induced macroevolutionary trends in Mesozoic crinoids. *Proceedings of the National Academic of Sciences of the United States of America*, 109:7004-7007.



Gray, J.E. (1855). An arrangement of the families of Echinida, with descriptions of some new genera and species. Proceedings of the Zoological Society, London, 23:35-39.

Greenstein, B.J. (1991). An integrated study of echinoid taphonomy. Predictions for the fossil record of four echinoid families. *Palaios*, 6:519–540.

Greenstein, B.J. (1992). Taphonomic bias and the evolutionary history of the family Cidaridae (Echinodermata: Echinoidea). *Paleobiology*, 18:SO-79.

Greenstein, B.J. (1993). Is the fossil record of regular echinoids really so poor a comparison of living and subfossil assemblages? *Palaios*, 8:587-601.

Griffin, M., Pérez., L.M., y Muravchik, M. (2002). Moluscos terciarios del Cerro Plataforma, en el noroeste de Chubut. 8 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Resúmenes, 101.

Griffin, M., y Pastorino, G. (2005). The genus *Trophon* Monfort, 1810 (Gastropoda: Muricidae) in the Tertiary of Patagonia. *Journal of Paleontology*, 79(2):296-311.

Griffin, M., y Pastorino, G. (2006). The genus *Offadesma* Iredale, 1930 (Bivalvia: Periplomatidae) in the Miocene of Patagonia. *The Veliger*, 48(2):75-82.

Grun, T.B., Dehkordi, L.K.F., Schwinn, T., Sonntag, D., von Scheven, M., Bischoff, M., Knippers, J., Menges, A., y Nebelsick, J.H. (2016). The skeleton of the sand dollar as a biological role model for segmented shells in building construction: a research review. *Biomimetic Research for Architecture and Building Construction*, 217-242.

Haller, M.J. (1978). Estratigrafía de la región al poniente de Puerto Madryn, provincia del Chubut, República Argentina. 7º Congreso Geológico Argentino (Buenos Aires), Actas, 1:285–297.

Haller, M.J., Monti, A.J., y Meister, C.M. (2000). Hoja Geológica 4363- I Península Valdés, Provincia del Chubut. Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina, 1:250.000. Servicio Geológico Minero Argentino, Buenos Aires. Boletín 266, 34 pp.

Hammer, Ø., Harper, D.A., y Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), art. 4, 9pp., 178kb.

Hara U. (2001). Bryozoa from the Eocene of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeontologia Polonica*, 60:33–156.



Hara, U. (2015). Bryozoan internal moulds from the La Meseta Formation (Eocene) of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Polish Polar Research*, 36(1):25-49.

Hara, U., y Crame, J.A. (2004). A new aspidostomatid bryozoan from the Cape Melville Formation (Lower Miocene) of King George Island, West Antarctica. *Antarctic Science*, 16(3):319–327.

Harrington, H.J., y Leanza, A.F. (1957). Ordovician trilobites of Argentina. University of Kansas, Special Publication, 1, 276 pp.

Hatcher, J.B. (1900). Sedimentary Rocks of Southern Patagonia. *American Journal of Science*, 4:85-108.

Hatcher, J.B. (1903). Narrative of the Expeditions. Geography of Southern Patagonia Reports 01 the Princeton University to Palagonia, 1896-1899. VoL 1. Stuttgart, 314 pp.

Hayashi, R. (1943). Contributions to the Classification of the Sea-stars of Japan.: II. Forcipulata, with the Note on the Relationships between the Skeletal Structure and Respiratory Organs of the Sea-stars. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido Imperial University, Series VI, Zoology* 8:133-281.

Hayashi, R. (1961). Asteroidea of the Second Japanese Antarctic Research Expedition (1957-1958). Special Publications from the Seto Marine Biological Laboratory, 1(16):1-8.

Hayward, J.P., Nelson-Smith, A., y Shields, C. (1996). Collins pocket guide to the seashore. Harper Collins, London, 352 pp.

Hernández, R.M., Jordan, T.E., Dalenz Farjat, A., Echavarría, L., Idleman, B.D., y Reynolds, J.H. (2005). Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of the Paranense and Caribbean marine transgressions in Southern Bolivia and Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 19:495–512.

Hess, H. (1974). Neue Funde des Seesterns *Terminaster cancriformis* (Quenstedt) aus Callovien und Oxford von England, Frankreich und der Schweiz. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 67:647–659.

Holmes, F.C. (2014). A late Miocene record of the echinoid *Maretia* (Echinoidea, Spatangoida) from Victoria, Australia. *Memoirs of Museum Victoria*, 72:63-72.

Hood, S., y Mooi, R. (1998). Taxonomy and phylogenetics of extant *Brisaster* (Echinoidea: Spatangoida). *Echinoderms: San Francisco*, 681-686.



Hotchkiss, F.H., y Fell, H.B. (1972). Zoogeographical implications of a Paleogene echinoid from east Antarctica. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 2(3):369-372.

Hotchkiss, F.H.C. (1982). Antarctic Fossil Echinoids: Review and Current Research. *In* Craddock, C. (ed.), *Antarctic Geoscience*. The University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, 679–684.

Howell, K.L., Rogers, A.D., Tyler, P.A., y Billett, D.S. (2004). Reproductive isolation among morphotypes of the Atlantic seastar species *Zoroaster fulgens* (Asteroidea: Echinodermata). *Marine Biology*, 144:977-984.

Ihering, H. von. (1907). Les mollusques fossiles du Tertiaire et du Cretace supérieur de l'Argentine. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, XIV, serie 3:1-611.

Ihering, H.I. von. (1897). Os Molluscos dos terrenos terciarios da Patagonia. *Revista do Museu Paulista* 2:217–382.

Ihering, H.I. von. (1914). Catalogo de Molluscos cretaceos e terciarios da Argentina da colleção do auctor. *Revista do Museu Paulista*, 1:4–113.

Inouye, B. (2021). Phylum Echinodermata. *In* *Exploring fluid Earth*. Curriculum Research and Development Group (CRDG), College of Education. University of Hawaii.

Ishida, Y., y Fujita, T. (2001). Escape behavior of epibenthic ophiuroids buried in the sediment: Observations of extant and fossil *Ophiura sarsii sarsii*. *In* Barker, A.N. (ed.), *Echinoderms 2000*: 285-292.

Ivany, L.C., Lohmann, K.C., Hasiuk, F., Blake, D.B., Glass, A., Aronson, R.B., y Moody, R.M. (2008). Eocene climate record of a high southern latitude continental shelf: Seymour Island, Antarctica. *Geological Society of America Bulletin*, 120(5-6):659-678.

Jablonski, D., y Bottjer, D.J. (1990). Onshore–offshore trends in marine invertebrate evolution. *In* Ross, R.M., y Allmon, W.D. (eds.), *Causes of evolution: A paleontological perspective*, 21–75. University of Chicago Press, Chicago.

Jadwiszczak, P. (2010). New data on the appendicular skeleton and diversity of Eocene Antarctic penguins. *Morphology and systematics of fossil vertebrates*. DN Publishers, Wrocław, 45-51.

Jagt, J.W., Thuy, B., Donovan, S.K., Stöhr, S., Portell, R.W., Pickerill, R.K., y Jackson, T.A. (2014). A starfish bed in the Middle Miocene Grand Bay Formation of Carriacou, The Grenadines (West Indies). *Geological Magazine*, 151(3):381-393.

Jesionek-Szymanska, W. (1984). Echinoid remains from «Pecten conglomerate» (Polonez Cove Formation, Pliocene) of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Studia Geologica Polonica*, 79:125-130.

Jesionek-Szymańska, W. (1987). Echinoids from the Cape Melville Formation (Lower Miocene) of King George Island, West Antarctica. *Palaeontologia Polonica*, 49:163–168.

Ji, C., Wu, L., Zhao, W., Wang, S., y Lv, J. (2012) Echinoderms Have Bilateral Tendencies. *PLoS ONE* 7(1): e28978. DOI: 10.1371/journal.pone.0028978

Karczewski, L. (1987). Gastropods from the Cape Melville Formation (Lower Miocene) of King George Island, West Antarctica. *Palaeontologia Polonica*, 49:127–145.

Kato, M., y Oji, T. (2013). A new species of *Doraster* (Echinodermata: Asteroidea) from the lower Miocene of central Japan: implications for its enigmatic paleobiogeography. *Paleontological Research*, 17:330-334.

Keesing, J.K., Graham, F., Irvine, T.R., y Crossing, R. (2011). Synchronous aggregated pseudocopulation of the sea star *Archaster angulatus* Müller & Troschel, 1842 (Echinodermata: Asteroidea) and its reproductive cycle in south-western Australia. *Marine Biology*, 158(5):1163-1173.

Kerr, A.M., y Kim, J. (1999). Bi-penta-bi-decaradial symmetry: A review of evolutionary and developmental trends in holothuroidea (echinodermata). *Journal of Experimental Zoology*, 285(2):93-103.

Khaksar, K. y Moghadam, I.M. (2007). Paleontological study of the echinoderms in the Qom Formation (Central Iran). *Earth Sciences Research Journal*, 11(1):57-79.

Kidwell, S.M. (1991). Stratigraphy of shell concentrations. *In* Allison, P.A. y Briggs, D.E. (eds.), *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*, 211-290. Plenum Press, New York.

Kidwell, S.M., Fuersich, F.T. y Aigner, T. (1986). Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, 1:228-238.



Kidwell, S.M., y Baumiller, T. (1990). Experimental disintegration of regular echinoids: roles of temperature, oxygen, and decay thresholds. *Paleobiology*, 16(3):247-271.

Kier, P.M. (1972). Tertiary and Mesozoic echinoids of Saudi Arabia. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 10:1-242.

Kier, P.M. (1974). Evolutionary trends and their functional significance in the post-Paleozoic echinoids. *Memoir, Paleontological Society*, 5:1-95.

Kier, P.M. (1977). The poor fossil record of the regular echinoid. *Palaeobiology*, 3:168-174.

Kier, P.M. (1984). Fossil spatangoid echinoids of Cuba. *Smithsonian Institution*, 336pp.

Killian, C.E., y Wilt, F.H. (2008). Molecular aspects of biomineralization of the echinoderm endoskeleton. *Chemical reviews*, 108(11):4463-4474.

Knoerich, A.C., y Mutti, M. (2006) Missing aragonitic biota and the diagenetic evolution of heterozoan carbonates: a case study from the Oligo-Miocene of the Central Mediterranean. *Journal of Sedimentary Research*, 76(5):871-888.

Kokot, R.R., y Chomnalez, F. (2012). Retroceso de la línea de costa en las Grutas, provincia de Río Negro. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 69(1):88-96.

Krebs, C.V. (1999). *Ecological Methodology*. Second Edition. University of British Columbia. Addison Wesley Longman, Inc., 624pp.

Kroh, A. (2007). Climate changes in the Early to Middle Miocene of the Central Paratethys and the origin of its echinoderm fauna. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253(1-2):169-207.

Kroh, A. (2010). Index of living and fossil echinoids 1971-2008. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie A für Mineralogie und Petrographie, Geologie und Paläontologie, Anthropologie und Prähistorie*, 195-469.

Kroh, A. (2014). Echinoids from the Chlamys Ledge Member (Polonez Cove Formation, Oligocene) of King George Island, West Antarctica. *Polish Polar Research*, 35(3),455-467.

Kroh, A. y Mooi, R. (2018). World Echinoidea Database. Spatangoida. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=123106> on 2018-12-19.

Kroh, A., Mooi, R., del Río, C., y Neumann, C. (2013). A new late Cenozoic species of *Abertella* (Echinoidea: Clypeasteroidea) from Patagonia. *Zootaxa*, 3608(5):369-378.

Kroh, A., y Nebelsick, J.H. (2003). Echinoid assemblages as a tool for palaeoenvironmental reconstruction—an example from the Early Miocene of Egypt. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 201(1-2):157-177.

Kroh, A., y Nebelsick, J.H. (2010). Echinoderms and Oligo-Miocene carbonate systems: potential applications in sedimentology and environmental reconstruction. *Special Publications of the International Association of Sedimentologists*, 42:201–228.

Kroh, A., y Smith, A.B. (2010). The phylogeny and classification of post-Palaeozoic echinoids. *Journal of Systematic Palaeontology*, 8(2):147-212.

Lahille, F. (1896). Variabilité et affinités du *Monophora darwini*. *Museo La Plata, Revista*, 7.

Lahille, F. (1898). Notes sur le nouveau genre de scutellidés *Iheringia*. *Revista del Museo de la Plata*, 8:439-451.

Lambert J. (1905). Notes sur quelques Échinides éocéniques de l'Aude et de l'Hérault. In Doncieux, L. (ed.), *Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault. Première Partie. Montagne Noire et Minervois. Annales de l'Université de Lyon, Nouvelle Série, I. Sciences, Médecine*, 17:129–164.

Lambert, J. (1903). Note sur les échinides recueillis par M. A. Tournouer en Patagonie. *Bull. Soc. Geol. France*, ser 4, 3(4):474-484

Lambert, J. (1910). Les Echinides des îles Snow-Hill et Seymour. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Sudpolar-Expedition 1901-/903, Bd. 3 (Geologie und Palaontologie), Lief.*, 11:1-15.

Lawrence, J.M., Pomory, C.M., Sonnenholzner, J., y Chao, C.M. (1998). Bilateral symmetry of the petals in *Mellita tenuis*, *Encope micropora*, and *Arachnoides placenta* (Echinodermata: Clypeasteroidea). *Invertebrate biology*, 94-100.



Lawver, L.A., y Gahagan, L.M. (1998). Opening of Drake Passage and its impact on Cenozoic ocean circulation. *Oxford Monographs on Geology and Geophysics*, 39:212-226.

Lazarus, D. y Caulet, J.P. (1993). Cenozoic Southern Ocean reconstructions from sedimentologic, radiolarian, and other microfossil data. *Antarctic Research Series*, 60:145–174.

Leighton, L.R., y Schneider, C.L. (2004). Neighbor proximity analysis, a technique for assessing spatial patterns in the fossil record. *Palaios*, 19(4):396-407.

Limaye, A. (2012). Drishti: volume exploration and presentation tool. *In* Stock, S.R. (ed.), *Developments in X-Ray Tomography VIII, Proceedings of the SPIE Optical Engineering + Applications*, 85060X. International Society for Optics and Photonics, San Diego, California. DOI: 10.1117/12.935640.

Livermore, R., Hillenbrand, C.D., Meredith, M., y Eagles, G. (2007). Drake Passage and Cenozoic climate: An open and shut case? *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 8(1):1-11.

Livingstone, I. (1995). Echinodermata: Water Vascular System illustration. BIODIDAC® (<http://biodidac.bio.uottawa.ca/>).

Lizuain, A., y Sepúlveda, E. (1978). Geología del Gran Bajo del Gualicho (Provincia de Río Negro). 7 Congreso Geológico Argentino, Actas 1:407-422.

López Cabrera, M.I., y Olivero, E.B. (2011). An Eocene articulated Polyplacophora (Mollusca) from the La Meseta Formation, Antarctica and the stratigraphy of the fossil-bearing strata. *Journal of Paleontology*, 85(5):970-976.

López-Gappa, J., y Pérez, L.M. (2019). A New Genus and Species of Chaperiidae (Bryozoa: Cheilostomata) from the Early Miocene of Patagonia (Argentina). *Ameghiniana*, 56(5):422-429.

Loven, S. (1874). Etudes sur les Echinoidées. *Kugliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar* N. S., 11(7):1-91.

Ludwig, H. (1905). Asteroidea. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard*, 32:1-292.

Maddison, W.P. y Maddison, D.R. (2019). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. [Version 3.61. Available at <http://www.mesquiteproject.org/>]



Maguire, E.P., Feldmann, R.M., Casadío, S., y Schweitzer, C.E. (2016). Distal volcanic ash deposition as a cause for mass kills of marine invertebrates during the Miocene in Northern Patagonia, Argentina. *Palaios*, 31(12):577-591.

Maguire, E.P., Feldmann, R.M., Jones, W.T., Schweitzer, C.E., y Casadío, S. (2018). The first fossil isopod from Argentina: a new species of Cirolanidae (Crustacea: Peracarida) from the Miocene of Patagonia. *Journal of Crustacean Biology*, 38(1):34-44.

Mah, C., y Foltz, D. (2011). Molecular phylogeny of the Forcipulatacea (Asteroidea: Echinodermata): systematics and biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 162:646-660.

Mah, C.L. (2000). Preliminary phylogeny of the forcipulatacean Asteroidea. *American Zoologist*, 40:375-381.

Mah, C.L. (2007). Phylogeny of the Zoroasteridae (Zorocallina; Forcipulatida): evolutionary events in deep-sea Asteroidea displaying Palaeozoic features. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150:177-210.

Mah, C.L., y Blake, D.B. (2012). Global Diversity and Phylogeny of the Asteroidea (Echinodermata). *PLoSOne*, 7(4):e35644.

Majewski, W., y Gaździcki, A. (2014). Shallow water benthic foraminifera from the Polonez Cove Formation (lower Oligocene) of King George Island, West Antarctica. *Marine Micropaleontology*, 111:1-14.

Malumián, N. (1978). Esbozo paleoecológico de las asociaciones foraminiferológicas terciarias de la Argentina. *Ameghiniana*, 15:161-171.

Malumián, N. (1990). Foraminíferos de la Formación Man Aike (Eoceno, sureste Lago Cardiel) provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 45(3-4):365-385.

Malumián, N. (1999). La sedimentación en la Patagonia Extrandina. *Anales del Servicio Geológico Minero Argentino*, 29:557-578

Malumián, N., Asensio, M.A., Cornou, M.E., Martínez M.A., y Quattrocchio, M.E. (2008). Formación Río Foyel: La transgresión pacífica en la Cordillera Patagónica. 17º Congreso Geológico Argentino, San Salvador de Jujuy, Actas, 2:861-862.

Malumián, N., Nullo, F.E., y Ramos, V.A. (1983). The Cretaceous of Argentina, Chile, Paraguay and Uruguay. *The Phanerozoic of the World II, The Mesozoic B*, 265-303.

Malumián, N., y Masiuk, V. (1973). Asociaciones Foraminiferológicas fósiles de la República Argentina. 5° Congreso Geológico Argentino, *Actas*, 3:433-453.

Malumián, N., y Náñez, C. (1998). El género *Transversigerina* y la edad de la transgresión Patagoniana. 10 Congreso Latinoamericano de Geología y 6 Congreso Nacional de Geología Económica, *Actas*, 1:285-290.

Malumián, N., y Náñez, C. (2011). The Late Cretaceous-Cenozoic transgressions in Patagonia and the Fuegian Andes: foraminifera, palaeoecology and palaeogeography. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103:269-288.

Malumián, N., y Olivero, E.B. (2005). Shallow-water late middle Eocene crinoids from Tierra del Fuego: a new southern record of a retrograde community structure. *Scientia Marina*, 69(S2):349-353.

Manassero, M., Griffin, M., y Pastorino, G. (1997). Coquinas and shelf deposits of the San Julián Formation (Upper Eocene-Lower Oligocene) southern Patagonia, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 52:286–296.

Mancosu, A. (2013). Taphonomy and Palaeoecology of multi-element skeleton invertebrates: a genetic model for exceptional preservation. Tesis doctoral, Università degli Studi di Cagliari, 219 pp.

Mancosu, A., Nebelsick, J.H., Kroh, A., y Pillola, G.L. (2015). The origin of echinoid shell beds in siliciclastic shelf environments: three examples from the Miocene of Sardinia, Italy. *Lethaia*, 48(1):83-99.

Mancosu, A., y Nebelsick, J.H. (2013). Multiple routes to mass accumulations of clypeasteroid echinoids: a comparative analysis of Miocene echinoid beds of Sardinia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 374:173-186.

Mancosu, A., y Nebelsick, J.H. (2016). Echinoid assemblages from the early Miocene of Funtanazza (Sardinia): A tool for reconstructing depositional environments along a shelf gradient. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 454:139-160.



Mancosu, A., y Nebelsick, J.H. (2017). Palaeoecology and taphonomy of spatangoid- dominated echinoid assemblages: a case study from the Early-Middle Miocene of Sardinia, Italy. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 466:334-352.

Marengo, H. (2015). *Neogene Micropaleontology and Stratigraphy of Argentina: The Chaco-Paranense Basin and the Península de Valdés*. Springer, New York, 218 pp.

Marenssi S.A., Santillana, S.N., y Rinaldi, C.A. (1998b). Stratigraphy of the La Meseta Formation (Eocene), Marambio (Seymour) Island, Antarctica. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*, 5:137-146.

Marenssi, S.A. (1995). *Sedimentología y paleoambientes de sedimentación de la Formación La Meseta, isla Marambio, Antártida*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, 472pp.

Marenssi, S.A. (1998). *Paleoambientes sedimentarios de la Aloformación La Meseta (Eoceno), Isla Marambio (Seymour), Antártida (No. 464)*. Dirección Nacional del Antártico, Instituto Antártico Argentino.

Marenssi, S.A. (2006). Eustatically controlled sedimentation recorded by Eocene strata of the James Ross Basin, Antarctica. *In* Francis, J.E., Pirrie, D. y Crame, J.A. (eds.). *Cretaceous-Tertiary high-latitude palaeoenvironments, James Ross Basin, Antarctica*. Special Publication of the Geological Society of London, 258:125–133.

Marenssi, S.A., Casadío, S., y Santillana, S.N. (2002). La Formación Man Aike al sur de El Calafate (Provincia de Santa Cruz) y su relación con la discordancia del Eoceno medio en la cuenca Austral. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 57(3):341-344.

Marenssi, S.A., Limarino, C.A., Tripaldi, A. y Net, L. (2005). Fluvial systems variations in the Rio Leona Formation: tectonic and eustatic controls on the Oligocene evolution of the Austral (Magallanes) Basin, southernmost Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 19:359–372.

Marenssi, S.A., Net, L.I., y Santillana, S.N. (2002). Provenance, environmental and paleogeographic controls on sandstone composition in an incised-valley system: the Eocene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctica. *Sedimentary Geology*, 150(3-4):301-321.



Marenssi, S.A., Santillana, S.N., y Rinaldi, C.A. (1998). Paleoambientes sedimentarios de la Aloformación La Meseta (Eoceno), isla Marambio (Seymour), Antártida. *Contribuciones del Instituto Antártico Argentino*, 464:1–51.

Marín Diazaraque (2014). Guía SPSS. Capítulo 23: análisis discriminante. Recuperado el 15/09/2021 de la URL: <http://halweb.uc3m.es/esp/Personal/personas/jmmarin/esp/GuiaSPSS/23discr.pdf>

Markov, A.V., y Solovjev, A.N. (2001). Echinoids of the family Paleopneustidae (Echinoidea, Spatangoida): morphology, taxonomy, phylogeny. *Geos – Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Rossiskaia Akademia Nauk*, 280:1–108.

Martínez Chiappara, S.A., y del Río, C. (2017). A supplementary description of brisaster iheringi (Spatangoida: Schizasteridae) from the miocene of Patagonia Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 65(1):S137-S146.

Martínez, H., Nández, C., Lizuaín, A., Dal Molin, C.N., y Turel, A.V. (2001). Hoja Geológica 4166-II San Antonio Oeste. SEGEMAR.

Martínez, M.A., Bianchinotti, M.V., Saxena, R.K., Cornou, M.E., y Quattrocchio, M.E. (2016). Fungal spores from the Palaeogene El Foyel Group of Ñirihuau Basin, Argentina. *Papers in Palaeontology*, 2(3):343-362.

Martínez, S.A. (2008). Shallow water Asteroidea and Ophiuroidea of Uruguay: composition and biogeography. *Revista de Biología Tropical*, 56(3):205-214.

Martínez, S.A., del Río, C.J. y Demichelli, M. (2005). Primer registro de ofiuroides (Echinodermata: Ophiurida) en la Formación Puerto Madryn (Mioceno Tardío Temprano, Chubut, Argentina). *Actas VIII Jornadas de Zoología del Uruguay (Publicación Especial Sociedad Zoológica del Uruguay)*, Montevideo: 63.

Martínez, S.A., del Río, C.J., y Concheyro, A. (2011). Danian (Early Paleocene) echinoids from the Roca Formation, northern Patagonia, Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 261(2):165-176.

Martínez, S.A., del Río, C.J., y Demichelli, M. (2005). Primer registro de ofiuroides (Echinodermata: Ophiurida) en la Formación Puerto Madryn (Mioceno Tardío Temprano, Chubut,



Argentina). Actas VIII Jornadas de Zoología, Uruguay (Publicación Especial de la Sociedad Zoológica de Uruguay), 63.

Martínez, S.A., del Río, C.J., y Pérez, D.E. (2010). A brittle star bed from the Miocene of Patagonia, Argentina. *Lethaia*, 43(1):1-9.

Martínez, S., Pérez, L.M., y del Río, C.J. (2021). Echinoderms from the upper Miocene Paraná Formation of Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 1-8. DOI: 10.1080/03115518.2021.1985609.

Martínez, S.A., y del Río, C.J. (2002). Late Miocene Molluscs from the Southwestern Atlantic Ocean (Argentina and Uruguay): a paleobiogeographic analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 188:167–182.

Martínez, S.A., y del Río, C.J. (2017). A supplementary description of *Brisaster itheringi* (Spatangoida: Schizasteridae) from the Miocene of Patagonia Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 65(1-1):137-146.

Martínez, S.A., y del Río, C.J., (2008). A new, first fossil species of *Ophioderma* Müller and Troschel, 1842 (Echinodermata: Ophiuroidea) (Late Miocene, Argentina). *Zootaxa*, 1841(1):43-52.

Martínez, S.A., y Mooi, R. (2005). Extinct and extant sand dollars (Clypeasteroidea: Echinoidea) from Uruguay. *Revista de biología tropical*, 53(3):1-7.

Martín-Medrano, L., y García-Barrera, P. (2013). Análisis del registro fósil de ofiuroides (Echinodermata) en el Continente Americano. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65(3):497-505.

McKinney, M.L., McNamara, K.J., Carter, B.D., y Donovan, S.K. (1992). Evolution of Paleogene echinoids: a global and regional view. *In* Prothero, D.R. y Berggren, W.A. (eds.), *Eocene–oligocene climatic and biotic evolution*, 349–367. New Jersey: Princeton University Press.

McKinney, M.L., McNamara, K.J., y Wiedman, L.A. (1988). Echinoids from the La Meseta formation (Eocene), Seymour Island, Antarctica. *Geological Society of America Memoirs*, 169:499-504.



McKinney, M.L., Oyen, C.W., Carter, B.D., y Fuellhart, K. (2014). Geographic shape variation in an Oligocene cassiduloid echinoid (*Rhyncholampas gouldii*) of the southeastern U.S. *Southeastern Geology*, 50:215–219.

McKinney, M.L., y Oyen, C.W. (1989). Causation and nonrandomness in biological and geological time series: temperature as a proximal control of extinction and diversity. *Palaios*, 4:3–15.

McKnight, D.G. (2006). The marine fauna of New Zealand, Echinodermata: Asteroidea (Sea-stars): 3. Orders Velatida, Spinulosida, Forcipulatida, Brisingida with addenda to Paxillosida, Valvatida. *NIWA Biodiversity Memoir*, 120:1-187.

Meyer, D.L. y Oji, T. (1993). Eocene crinoids from Seymour Island, Antarctic Peninsula: paleobiogeographic and paleoecologic implications. *Journal of Paleontology*, 67:250-257.

Miller, A.K., Kerr, A.M., Paulay, G., Reich, M., Wilson, N.G., Carvajal, J.I., y Rouse, G.W. (2017). Molecular phylogeny of extant Holothuroidea (Echinodermata). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 111:110-131.

Miller, K.G., Wright, J.D., y Fairbanks, R.G. (1991). Unlocking the icehouse: Oligocene–Miocene oxygen isotopes, eustasy, and margin erosion. *Journal of Geophysical Research*, 96(6):829–848.

Mongiardino Koch, N. (2021). Integrating Genomics with the Fossil Record to Explore the Evolutionary History of Echinoidea. Tesis doctoral (inédita), Yale University, EEUU, 590pp.

Mongiardino Koch, N., Coppard, S.E., Lessios, H.A., Briggs, D.E., Mooi, R., y Rouse, G.W. (2018). A phylogenomic resolution of the sea urchin tree of life. *BMC evolutionary biology*, 18(1):1-18.

Mongiardino Koch, N., Thompson, J.R., Hiley, A.S., McCowin, M.F., Armstrong, A.F., Coppard, S.E., Aguilera, F., Omri, B., Kroh, A., Mooi, R., y Rouse, G. W. (2022). Phylogenomic analyses of echinoid diversification prompt a re-evaluation of their fossil record. *Elife*, 11:e72460.

Mongiardino Koch, N., y Thompson, J.R. (2021). A total-evidence dated phylogeny of Echinoidea combining phylogenomic and paleontological data. *Systematic Biology*, 70(3):421-439.

Mohanty, N., John, A.L.S., Manmatha, R., y Rath, T.M. (2013). Shape-based image classification and retrieval. *In* Rao, C.R., y Govindaraju, V. (eds.): *Handbook of Statistics*, 31:249-267. Elsevier, ISBN 9780444538598.



Montes, M., Nozal, F. y Santillana, S. (2019): 3- Estratigrafía del Grupo Seymour Island. Paleoceno-Eoceno. *In* Montes, M., Nozal, F. y Santillana, S., (eds.), Geología y Geomorfología de isla Marambio (Seymour). Serie Cartográfica Geocientífica Antártica, 1:20.000. 1ª edición. Madrid-Instituto Geológico y Minero de España; Buenos Aires-Instituto Antártico Argentino, 73-143.

Montes, M., Nozal, F., Santillana, S., Marensi, S., y Olivero, E. (2013). Mapa Geológico de la Isla Marambio (Seymour); escala 1:20.000. Serie Cartográfica Geocientífica Antártica. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid; Instituto Antártico, Buenos Aires.

Montes, M., Nozal, F., Santillana, S., Tortosa, F., Beamud, E., y Marensi, S. (2010). Integrate stratigraphy of the Upper Paleocene-Eocene strata of Marambio (Seymour) Island, Antarctic Peninsula. XXXI SCAR, Open Science Conference, Buenos Aires, Argentina.

Montes, M., Nozal, F., Santillana, S.N., Marensi, S., y Olivero, E. (2013). Mapa geológico de Isla Marambio (Seymour), Antártida (1° ed.), Escala 1:20.000, Serie Cartográfica.

Mooi, R., Martínez, S.A., del Río, C.J., y Ramos, M.I.F. (2018). Late Oligocene–Miocene non-lunulate sand dollars of South America: Revision of abertellid taxa and descriptions of two new families, two new genera, and a new species. *Zootaxa*, 4369(3):301-326.

Mooi, R., Martínez, S.A., y del Río, C.J. (2016). A new South American Miocene species of one-holed sand dollar (Echinoidea: Clypeasteroidea: Monophorasteridae). *Zootaxa*, 473(1):45-54.

Mooi, R., Martínez, S.A., y Parma, S.G. (2000). Phylogenetic systematics of Tertiary monophorasterid sand dollars (Clypeasteroidea: Echinoidea) from South America. *Journal of Paleontology*, 74(2):263-281.

Mooi, R., y David, B. (1998). Evolution within a bizarre phylum: homologies of the first echinoderms. *American Zoologist*, 38(6):965-974.

Mooi, R., y David, B. (2000). What a new model of skeletal homologies tells us about asteroid evolution. *American Zoologist*, 40:326-339.

Mooi, R., y David, B. (2008). Radial symmetry, the anterior/posterior axis, and echinoderm Hox genes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39:43-62.



Morris V.B. (2007). Origins of radial symmetry identified in an echinoderm during adult development and the inferred axes of ancestral bilateral symmetry. *Proceedings. Biological sciences*, 274(1617):1511–1516. DOI: 10.1098/rspb.2007.0312

Motokawa, T. (2011). Mechanical Mutability in Connective Tissue of Starfish Body Wall. *The Biological Bulletin*, 221(3):280–289. DOI:10.1086/bblv221n3p280

Náñez, C.A., (1989). Foraminíferos y bioestratigrafía del Terciario medio de Santa Cruz oriental. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 43(4):493-517.

Náñez, C.A., Quattrocchio, M.E., y Ruiz, L. (2009). Palinología y micropaleontología de las Formaciones San Julián y Monte León (Oligoceno-Mioceno temprano) en el subsuelo de cabo Curioso, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana*, 46(4):669-693.

Náñez, C.A., y Pérez Panera, J.P. (2018). Primer hallazgo de nanofósiles calcáreos de la Formación San Julián (Oligoceno Superior-Mioceno Inferior), pozo YCF CC-4, provincia de Santa Cruz, Argentina. *In XX Congreso Geológico Argentino, Simposio IX (El Paleógeno de América del Sur: Avances en el conocimiento de la evolución paleogeográfica y de la biota y su contexto cronológico, Actas*, 33-35.

Nebelsick, J.H. (1996). Biodiversity of shallow-water Red Sea echinoids: implications for the fossil record. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 76(1):185-194.

Nebelsick, J.H. (1999). Taphonomic comparison between Recent and fossil sand dollars. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149:349-358.

Nebelsick, J.H. (2004). Taphonomy of Echinoderms: introduction and outlook. *Echinoderms—München*, 471-477.

Nebelsick, J.H., y Kroh, A. (2002). The stormy path from life to death assemblages: the formation and preservation of mass accumulations of fossil sand dollars. *Palaios*, 17(4):378-393.

Néraudeau, D. (1991). Lateral variations of size- frequency distribution in a fossil echinoid community and their palaeoecological significance. *Lethaia*, 24(3):299-309.



Néraudeau, D., Goubert, E., Lacour, D., y Rouchy, J.M. (2001). Changing biodiversity of Mediterranean irregular echinoids from the Messinian to the present-day. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 175(1-4):43-60.

Neugebauer, J. (1979). Drei Probleme der Echinodermendiagenese: Innere Zementation, Mikroporenbildung und der Übergang von Magnesiumcalcit zu Calcit. *Geologische Rundschau*, 68:856-875.

Nicolaides, S. (1995). Cementation in Oligo-Miocene nontropical shelf limestones. Otway Basin, Australia. *Sedimentary Geology*, 95(1-2):97-121.

Niebuhr, B., y Seibertz, E. (2018). *Comptoniaster michaelisi* nom. nov. (Asteroidea, Goniasteridae): Revision of a starfish species from the lower Upper Cretaceous of central Europe previously described as *Pentagonaster semilunatus* and *Asterias schulzii*. *Cretaceous Research*, 87:126-144.

Nielsen, S.N. (2005). Cenozoic Strombidae, Aporrhaidae, and Struthiolaridae (Gastropoda: Stromboidea) from Chile: their significance to the interpretation of Southeast Pacific biogeography and climate. *Journal of Paleontology*, 79(6):1120-1130.

Olivera, A.M., Parma, S.G., y Zinsmeister, W.J. (1994). *Peonza*; new gastropod genus from the middle Tertiary of Patagonia and Chile. *Journal of Paleontology*, 68:279-286.

Ortmann, A. (1900). Synopsis of the collections of Invertebrate fossils made by Princeton Expedition to Southern Patagonia. *American Journal of Science*, 59:368-381.

Ortmann, A. (1902). Tertiary Invertebrates. Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia 1896-1899, 4:45-332.

Oyen, C.W., y Portell, R.W. (2001). Diversity patterns and biostratigraphy of Cenozoic echinoderms from Florida. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 166(1-2):193-218.

Palacio, F.X., Apodaca, M.J., y Crisci, J.V. (2020). Análisis multivariado para datos biológicos. Teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina, 271 pp.

Palamarczuk, S., y Barreda, V.D. (1992). Bioestratigrafía de dinoflagelados de la Formación Chenque, Oligoceno tardío?-Mioceno, provincia del Chubut. *Ameghiniana*, 29:3-85.



Palamarczuk, S., y Barreda, V.D. (1998). Bioestratigrafía en base a quistes de dinoflagelados de la Formación Chenque (Mioceno), provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 35:415-426.

Palazzesi, L., Barreda, V.D., Cuitiño, J.I., Guler, M.V., Tellería, M.C., y Santos, R.V. (2014). Fossil pollen records indicate that Patagonian desertification was not solely a consequence of Andean uplift. *Nature Communications*, 5:35-58.

Palazzesi, L., y Barreda, V. (2007). Major vegetation trends in the Tertiary of Patagonia (Argentina): a qualitative paleoclimatic approach based on palynological evidence. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202(4):328-337.

Palazzesi, L., y Barreda, V.D. (2004). Primer registro palinológico de la Formación Puerto Madryn, Mioceno de la provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 41(3):355-362.

Palópolo, E.E., Brezina, S., Casadío, S., y Santillana, S. (2017). A little window to Eocene: exceptional preservation of sea stars from La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula. *In* Guaiquil, I., Leppe, M., Rojas, P., y Canales, R., (eds.). *Visiones de Ciencia Antártica, Libro de Resúmenes, IX Congreso Latinoamericano de Ciencias Antártica, Punta Arenas-Chile*, 654-657. Publicación del Instituto Antártico Chileno.

Palópolo, E.E., Brezina, S.S., Casadío, S., Griffin, M., y Santillana, S. (2021b). A new zoroasterid asteroid from the Eocene of Seymour Island, Antarctica. *Acta Palaeontologica Polonica* 66. DOI: 10.4202/app.00714.2019

Palópolo, E.E., Kroh, A., Harzhauser, M., Griffin, M., Casadío, S., y Carmona, N. (2021a). An early Miocene spatangoid assemblage on a submarine volcanic ash dune from Patagonia (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 103214.

Panza, J.L.A., Irigoyen, M.V. y Genini, A. (1994). Hoja Geológica 4969-IV, Puerto San Julián. Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina 1:250.000. Provincia de Santa Cruz. Buenos Aires. Servicio Geológico Minero Argentino. Instituto de Geología y Recursos Minerales.

Paredes, J.M. (2002). Asociaciones de facies y correlación de las sedimentitas de la Formación Chenque (Oligoceno-Mioceno) en los alrededores de Comodoro Rivadavia, Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología*, 9:53-64.



Parma, S.G. (1985). *Eoscutella* Grant y Hertlein (Echinodermata: Clypeasteroidea) en el Patagoniano (Terciario inferior) de la Provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Ameghiniana*, 22(1-2):35-41.

Parma, S.G. (1989). El género *Platipygus* (Echinoidea: Cassiduloidea) en el Terciario de la provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Ameghiniana*, 25(3):213–224.

Parma, S.G. (1996a). Equinoideos del límite Cretácico–Paleógeno en el occidente de la provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana*, 33:231.

Parma, S.G. (1996b). Equinoideos de las Formaciones Roca y El Fuerte (Daniano), cuencas Neuquina y del Colorado, Argentina. Congreso Paleógeno de América del Sur, La Pampa, Argentina, Resúmenes, 20.

Parma, S.G. (2007). Echinodermata. In Camacho, H.H. (ed.), *Los Invertebrados fósiles*. Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara: Universidad Maimónides, 681-726.

Parma, S.G., (2012). El género *Brissopsis* L. Agassiz, 1840 (Echinoidea: Spatangoida) en el Paleógeno y Neógeno de la República Argentina. *Revue de Paléobiologie*, v. spec. 11:417-427.

Parma, S.G., y Casadío, S. (2005). Upper Cretaceous–Paleocene echinoids from Northern Patagonia, Argentina. *Journal Information*, 79(6):1072-1087.

Parras, A., Dix, G.R., y Griffin, M. (2012). Sr-isotope chronostratigraphy of Paleogene–Neogene marine deposits: Austral Basin, southern Patagonia (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 37:122-135.

Parras, A., Griffin, M., Casadío, S. y Montalvo, C. (2005). Estudio de línea de base para la descripción de la riqueza y diversidad paleontológica del Parque Nacional Monte León – Informe Final. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, 124pp.

Parras, A., Griffin, M., Feldmann, R., Casadío, S., Schweitzer, C., y Marensi, S. (2008). Correlation of marine beds based on Sr- and Ar- date determinations and faunal affinities across the Paleogene/Neogene boundary in southern Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 26:204–216.



Parras, A., Guerstein, G.R., Pérez Panera, J.P., Griffin, M., Náñez, C., Cusminsky, G., y Quiroga, A. (2020). Integrated stratigraphy and paleontology of the lower Miocene Monte León Formation, southeastern Patagonia, Argentina: Unraveling paleoenvironmental changes and factors controlling sedimentation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 556:109701.

Parras, A., y Casadío, S. (2002). Oyster concentrations from the San Julián Formation, Paleogene of Patagonia, Argentina: Taphonomic Analysis and Paleoenvironmental implications. *In* De Renzi, M., Pardo Alonso, M.V., Belinchón, M., Peñalver, M.E., Montoya, P., y Márquez-Aliaga, A. (eds.), *Currents Topics on Taphonomy and Fossilization*, 3. Taphonomy of the shell concentrations. Ajuntament de Valencia, Valencia, 207–213.

Parras, A., y Casadío, S. (2005). Stratigraphy, taphonomy and sequence stratigraphic significance of oyster-dominated concentrations from the San Julián Formation, Oligocene of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 217:47-66.

Parras, A., y Casadío, S. (2006). The oyster *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann, 1897), a physical ecosystem engineer from the upper Oligocene-lower Miocene of Patagonia, southern Argentina. *Palaaios*, 21:168-186.

Parras, A., y Cuitiño, J.I. (2021). Revised chrono and lithostratigraphy for the Oligocene-Miocene Patagoniense marine deposits in Patagonia: Implications for stratigraphic cycles, paleogeography, and major drivers. *Journal of South American Earth Sciences*, 110:103327.

Parras, A., y Griffin, M. (2009). Darwin's Great Patagonian Tertiary Formation at the mouth of the Río Santa Cruz: A reappraisal. *In* Aguirre-Urreta, B., Griffin, M., y Ramos, V.A. (eds.), *Darwin in Argentina*. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 64(1):70-82.

Parras, A., y Griffin, M. (2009). Darwin's great Patagonian Tertiary Formation at the mouth of the Río Santa Cruz: a reappraisal. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 64(1):70–82.

Parras, A.M., y Cuitiño, J.I. (2018). The stratigraphic and paleoenvironmental significance of the regressive Monte Observación Member, Early Miocene of the Austral Basin, Patagonia. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 25(2):93-115.

Pastorino, G. (2002a). Systematics and phylogeny of the genus *Trophon* Montfort, 1810 from Patagonia and Antarctica: morphological patterns (Gastropoda: Muricidae). *Bollettino Malacologico*, 38:127-134.

Pastorino, G. (2002b). Two new Trophoninae (Gastropoda: Muricidae) from Antarctic waters. *Malacologia-Philadelphia*, 44(2):353-362.

Pérez López, C. (2004). Técnicas de análisis multivariante de datos. Aplicaciones con SPSS, Madrid, Universidad Complutense de Madrid, 121-154.

Pérez, D.E., Alvarez, M.J., y Santelli, M.B. (2017). Reassessment of *Neovenericor* Rossi de García, Levy & Franchi, 1980 (Bivalvia: Carditidae) using a geometric morphometric approach, and revision of planicostate carditids from Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 41(1):112-123.

Pérez, L.M., Griffin, M. y Manceñido, M.O. (2013). Los macroinvertebrados de la Formación Paraná: historia y diversidad de la fauna bentónica del Mioceno marino de Entre Ríos, Argentina. In Brandoni, D. y Noriega, J.I. (eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial, 14:56–70.

Pérez, L.M., Griffin, M., Pastorino, G., López-Gappa, J., y Manceñido, M.O. (2015). Redescription and palaeoecological significance of the bryozoan *Hippoporidra patagonica* (Pallaroni, 1920) in the San Julián Formation (late Oligocene) of Santa Cruz province, Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 39(1):1-7.

Pérez, L.M., López-Gappa, J., y Griffin, M. (2015). New and little-known bryozoans from Monte León Formation (early Miocene, Argentina) and their paleobiogeographic relationships. *Journal of Paleontology*, 89(6):956-965.

Pérez, L.M., López-Gappa, J., y Griffin, M. (2018). Taxonomic status of some species of Aspidostomatidae (Bryozoa, Cheilostomata) from the Oligocene and Miocene of Patagonia (Argentina). *Journal of Paleontology*, 92(3):432-441.

Pérez, L.M., Martínez, S. y Parma, S.G. (2011). *Abertella* Durham, 1955 (Echinoidea: Scutellina) en la Formación Paraná (Mioceno Tardío). Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina y Ciclo de Conferencias “Vida y Obra de Florentino Ameghino”, Luján, Resúmenes, 46–47.

Perrier, E. (1884). Mémoire sur les étoiles de mer recueillies dans la mer des Antilles et le golfe du Mexique durant les expéditions de dragage faites sous la direction de M. Alexandre Agassiz. *Archives. Muséum national d'histoire naturelle, France*, 2 sér., 6:127-276.



Peterson, K.J., Arenas-Mena, C., y Davidson, E.H. (2000). The A/P axis in echinoderm ontogeny and evolution: evidence from fossils and molecules. *Evolution and Development*, 2(2):93–101. DOI: 10.1046/j.1525-142x.2000.00042.x

Piátnitzky, A. (1938). Observaciones geológicas en el oeste de Santa Cruz (Patagonia). *Boletín de Informaciones Petroleras, Yacimientos Petrolíferos Fiscales*, 165:45-95.

Piazza D.S., Agnolin F.L., y Lucero S. (2018). First record of a macroraptorial sperm whale (Cetacea, Hyseteroidea) from the Miocene of Argentina. *Journal of the Brazilian Society of Paleontology*, 21:276–280.

Pineda-Salgado, G., Parras, A., y Griffin, M. (2018). Sclerobionts on biogenic substrates from the Monte León Formation (lower Miocene) in Santa Cruz Province, Argentina: Taphonomic and paleoenvironmental considerations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 511:606-619.

Pollard, J.E., Goldring, R., y Buck, S.G. (1993). Ichnofabrics containing *Ophiomorpha*: significance in shallow-water facies interpretation. *Journal of the Geological Society of London*, 150:149–164.

Porębski, S.J. (2000). Shelf-valley compound fill produced by fault subsidence and eustatic sea-level changes, Eocene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctica. *Geology*, 28:147-150.

Porębski, S.J., y Gradziński, R. (1990). Lava-Fed Gilbert-Type Delta in the Polonez Cove Formation (Lower Oligocene), King George Island, West Antarctica. *Special Publication of the international association of sedimentologists*, 10:335-351.

Pöthe De Baldis, E.D. (1984). Microfloras Cenozoicas. IX Congreso Geológico Argentino, San Carlos De Bariloche, Relatorio, 2(4):393-411.

Pujana, R.R., Santillana, S.N., y Marensi, S.A. (2014). Conifer fossil woods from the La Meseta Formation (Eocene of Western Antarctica): evidence of Podocarpaceae-dominated forests. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 200:122-137.

Quaglio, F., Anelli, L.E., Dos Santos, P.R., Perinotto, J., y Rocha-Campos, A.C. (2008). Invertebrates from the Low Head Member (Polonez Cove Formation, Oligocene) at Vauréal Peak, King George Island, West Antarctica. *Antarctic Science*, 20(2):149-168.



Quattrocchio, M.E., Martínez, M.A., Asensio, M.A., Cornou, M.E., y Olivera, D.E. (2012). Palynology of El Foyel Group (Paleogene), Ñirihuau basin, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*, 15(1):67-84.

Quispe Quispe, B.Q., y López de Castilla Vasquez, C.L. (2017). Modelos estadísticos en procesos puntuales espaciales poisson para evaluar la distribución espacial de los hechos delictivos en Lima, Perú. *Anales Científicos, Universidad Nacional Agraria La Molina*, 78(2):100-111.

R Development Core Team (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>

Radwanska, U. (1996). A new echinoid from the Eocene La Meseta Formation of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeontologia Polonica*, 55:117-125.

Radwanski, A., y Wysocka, A. (2001). Mass aggregation of Middle Miocene spine-coated echinoids *Echinocardium* and their integrated eco-taphonomy. *Acta Geologica Polonica*, 4:295-316.

Rahman, I.A., y Clausen, S. (2009). Re-evaluating the palaeobiology and affinities of the Ctenocystoidea (Echinodermata). *Journal of Systematic Palaeontology*, 7:413–426.

Rahman, I.A., y Zamora, S. (2009). The oldest cinctan carpoid (stem-group Echinodermata), and the evolution of the water vascular system. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 157:420-432.

Ramos, V. (1982). Geología de la región del Lago Cardiel, provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 37(1):23–49.

Raschka, S. (2014). Linear Discriminant Analysis – Bit by Bit. Recuperado el 21/10/2020 de la URL: https://sebastianraschka.com/Articles/2014_python_lda.html

Rasmussen, H.W. (1979). Crinoides del Cretácico superior y del Terciario inferior de la isla Vicecomodoro Marambio (Seymour Island), Antártida. *Contribuciones científicas del Instituto Antártico Argentino*, 4:79-96.

Ré, G.H., Bellosi, E.S., Heizler, M., Vilas, J.F., Madden, R.H., Carlini, A.A., y Vucetich, M.G. (2010). A geochronology for the Sarmiento Formation at Gran Barranca. *In* Madden, M.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G., y Kay, R.F. (eds.), *The paleontology of Gran Barranca: evolution and*

environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia, 46-60. Cambridge: Cambridge University Press.

Reguero M., Goin F., Acosta Hospitaleche C., Marensi S., y Dutra T. (2013). Late Cretaceous/Paleogene West Antarctica Terrestrial Biota and its Intercontinental Affinities. SpringerBriefs in Earth System Sciences. Springer, Dordrecht, 120 pp.

Reguero, M.A., Marensi, S.A., y Santillana, S.N. (2012). Weddellian marine/coastal vertebrates diversity from a basal horizon (Ypresian, Eocene) of the Cucullaea I Allomember, La Meseta formation, Seymour (Marambio) Island, Antarctica. *Revista Peruana de Biología*, 19(3):275-284.

Reguero, M.A., Vizcaíno, S.F., Goin, F.J., Marensi, S.A., y Santillana, S.N. (1998). Eocene high-latitude terrestrial vertebrates from Antarctica as biogeographic evidence. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 5(1):0328-347X/98\$00.OO+.50.

Reich M., y Ansorge J. (2014). Santonian sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea) from Sierra del Montsec, Spain. *Göttingen. Contributions to Geosciences*, 77:147–160.

Reich, A., Dunn, C., Akasaka, K., y Wessel, G. (2015). Phylogenomic analyses of Echinodermata support the sister groups of Asterozoa and Echinozoa. *PloS one*, 10(3):e0119627.

Reich, M. (2004). Holothurians from the Late Cretaceous ‘Fish shales’ of Lebanon. *Echinoderms: München*, 487-488.

Reich., M. (2013). How many species of fossil holothurians are there? *In Echinoderms in a Changing World. Proceedings of the 13th International Echinoderm Conference*, University of Tasmania, Hobart Tasmania, Australia, 5-9.

Reichler, V.A. (2010). Estratigrafía y paleontología del Cenozoico marino del Gran Bajo y Salinas del Gualicho, Argentina, y descripción de 17 especies nuevas. *Andean geology*, 37(1):177-219.

Reid, M. (2017). Taphonomy, palaeoecology and taxonomy of an ophiuroid-stylophoran obrution deposit from the Lower Devonian Bokkeveld Group, South Africa. Tesis de maestría, University of Cape Town, 149pp.



Reid, M., Taylor, W.L., Brett, C.E., Hunter, A.W., y Bordy, E.M. (2019). Taphonomy and paleoecology of an ophiuroid-stylophoran obrution deposit from the lower Devonian Bokkeveld Group, South Africa. *Palaios*, 34(4):212-228.

Reyes Sanchez, E. (2005). Estadística circular: herramienta para analizar y modelar las trayectorias de escape presa-depredador de *Litopenaeus setiferus* y *Callinectes sapidus*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 123pp.

Riccardi, A.C. (2005). La Paleontología de Invertebrados en la Argentina 1955-2005. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina, 50° Aniversario 10(1):53-69.

Riggi, J.C. (1957). Resumen geológico de la zona de los Lagos Pueyrredón y Posadas, Provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 12(2):65-96.

Riggi, J.C. (1978). La importancia de los sedimentos piroclásticos y de la sílice biogenética en la estratigrafía de la Formación Patagonia. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 33(2),158-171.

Rinaldi, C., Massabie, A., Morelli, J., Rosenman, L., y Del Valle, R. (1978). Geología de la isla Vicecomodoro Marambio, Antártida. Instituto Antártico Argentino, Contribución, 217:1-37.

Rodríguez, P.E., Tauber, A.A., y Krapovickas, J.M. (2008). Asociaciones tafonómicas y tasa sedimentaria en piroclastitas de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano-medio), Patagonia Austral. XII Reunión Argentina de Sedimentología, Buenos Aires, Actas, 154.

Romero, M.V., Brezina, S.S., Bremec, C., y Casadío, S. (2018). Sclerobionts on Patagonian Oysters from the Puerto Madryn Formation (Early—Late Miocene, Argentina). *Ameghiniana*, 55(2):179-196.

Roniewicz, E., y Morycowa, E. (1987). Development and variability of Tertiary *Flabellum rariseptatum* (Scleractinia), King George Island, West Antarctica. In Gaździcki, A. (ed.), *Palaeontological results of the Polish Antarctic expeditions. Part I. Palaeontologia Polonica*, 49:83-103.

Rossi de García, E., y Levi, R. (1984). Megafaunas de invertebrados cenozoicos. In Ramos, V.A. (ed.), *Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Río Negro, Relatorio 9th Congreso Geológico Argentino, San Carlos de Bariloche*, II-6:467-484.



Rossi de García, E., y Levy, R. (1989). Presencia de *Amplaster* n. sp. (Echinodermata: Clypeasteroidea) en el Terciario de Patagonia. Actas del 4 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Mendoza 4:89-92

Run, J.Q., Chen, C.P., Chang, K.H., y Chia, F.S. (1988). Mating behaviour and reproductive cycle of *Archaster typicus* (Echinodermata: Asteroidea). Marine Biology, 99(2):247-253.

Ruppert E.E., y Barnes R.D. (1996). Invertebrate Zoology (6th edition), Saunders College Publishing, Harcourt Brace College Publishers, Cold Spring Harbor, New York, 1016pp.

Russo, A., y Flores, M.A. (1972). Patagonia Austral Extraandina. In Leanza, A.F. (ed.), Geología Regional Argentina. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, 707-725.

Sadler, P.M. (1988). Geometry and stratification of uppermost Cretaceous and Paleogene units on Seymour Island, northern Antarctic Peninsula. In Feldman, R.M., y Woodburne, M.O. (eds.), Geology and Paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula. Geological Society of America, Memoir, 169:303-320.

Santelli, M.B., y del Río, C.J. (2019). Neogene Pectinidae (Bivalvia) of tribe Chlamyдини Teppner, 1922 in Patagonia (Argentina): *Zygochlamys* Ihering, 1907 and three new genera. Journal of Paleontology, 93(2):312-336.

Santos, P.R.D., Rocha-Campos, A.C., Tompette, R., Uhlein, A., Gipp, M., y Simoes, J.C. (1990). Review of Tertiary Glaciation in King George Island, West Antarctica: Preliminary results. Pesquisa Antártica Brasileira, 2:87-99.

Saucede, T., Pierrat, B., Brayard, A., y David, B. (2013). Palaeobiogeography of Austral echinoid faunas: a first quantitative approach. Geological Society, London, Special Publications, 381(1):117-127.

Scarabino, F., Martínez, S., Oleinik, A.E., Camacho, H.H., y Zinsmeister, W.J. (2004). Two new species of *Adelomelon* Dall, 1906 (Gastropoda: Volutidae) from the Tertiary of Patagonia (Argentina). Journal of Paleontology, 78(5):914-919.

Scasso, R. y del Río, C.J. (1987). Ambientes de sedimentación, estratigrafía y proveniencia de la secuencia marina del Terciario superior de la región de Península Valdés, Chubut. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 42(3-4):291-321.



Scasso, R., McArthur, J.M., del Río, C.J., Martínez, S., y Thirlwall, M.F. (2001). $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ Late Miocene age of fossil mollusks in the 'Entrerriense' of the Valdés Peninsula (Chubut, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 14:319–329.

Scasso, R., y Castro, L.N. (1999). Cenozoic phosphatic deposits in North Patagonia, Argentina: Phosphogenesis, sequence-stratigraphy and paleoceanography. *Journal of South American Earth Sciences*, 12(5):471-487.

Scasso, R., y Cuitiño, J.I. (2016). Sequential development of tidal ravinement surfaces in macro-to hypertidal estuaries with high volcanoclastic input: the Miocene Puerto Madryn Formation (Patagonia, Argentina). *Geo-Marine Letters*, 37:427–440.

Schäfer, W. (1972). *Ecology and Palaeoecology of Marine Environments*. Traducido de la edición en alemán (1962) por Oertel, I. y Craig, Y. (eds.). University of Chicago Press, 568 pp.

Scheffler, S.M. (2007). Equinodermas da formação Ponta Grossa (Devoniano, Bacia do Paraná): grupos conhecidos e perspectivas futuras. *In* Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T., Schwanke, C., Carvalho, M.A., Sequeira-Fernandes, A.C., Rodrigues, M.A.C., Salgado de Carvalho, M.S., Arai, M., Queiroz-Oliveira, M.E. (eds.), *Paleontologia: Cenários da Vida*. Editorial Interciên Ltda, 1ª edición, 157-166.

Schinner, G.O. (1993). Burrowing behavior, substratum preference, and distribution of *Schizaster canaliferus* (Echinoidea: Spatangoida) in the northern Adriatic Sea. *Marine Ecology*, 14(2):129-145.

Schneider, C.A., Rasband, W.S., y Eliceiri, K.W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods*, 9(7):671-675. PMID 22930834.

Schultz, H.A. (2017). *Echinoidea: with bilateral symmetry. Irregularia*. Walter de Gruyter GmbH & Co KG, 368pp.

Schulz, H.D., Dahmke, A., Schinzel, U., Wallmann, K., y Zabel, M. (1994). Early diagenetic processes, fluxes, and reaction rates in sediments of the South Atlantic. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58(9):2041-2060.

Sciutto, J.C., Césari, O., Escribano, V., y Pezzuchi, H. (2001). Hoja Geológica 4566-III, Comodoro Rivadavia. Provincia del Chubut. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino. Boletín 244, 60 pp. Buenos Aires.



Seilacher, A. (1976). Palökologie, Konstruktionen, Sedimentologie, Diagenese und Vergesellschaftung von Fossilien. *Zentralblatt für Geologie und Pälontologie* 2:227–233.

Seilacher, A. (1979). Constructional morphology of sand dollars. *Paleobiology*, 5(3):191-221.

Shroat-Lewis, R.A. (2007). Taphonomy of a Pliocene ophiuroid mass mortality lagerstätte in the Tirabuzón Formation, Baja California sur. Tesis de maestría, University of North Carolina Wilmington, 70pp.

Sladen, W.P. (1889). Report on the Asteroidea. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Zoology*, 30(51):1-893.

Smellie, J.L., Millar, I.L., Rex, D.C. y Butterworth, P.J. (1998). Subaqueous, basaltic lava dome and carapace breccia on King George Island, South Shetland Islands, Antarctica. *Bulletin of Volcanology*, 59:245-261.

Smirnov, A.V. (2014). Sea cucumbers symmetry (Echinodermata: Holothuroidea). *Paleontological Journal*, 48(12):1215-1236.

Smith, A.B. (1984). Echinoid palaeobiology. Special topics in palaeontology. George Allen and Unwin, London, England, 202 pp.

Smith, A.B. (1990). Biomineralization in echinoderms. Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends, 1:413-442.

Smith, A.B. (2008). Deuterostomes in a twist: the origins of a radical new body plan. *Evolution & Development*, 10:493–503.

Smith, A.B., Lloyd, G.T., y McGowan, A.J. (2012). Phanerozoic marine diversity: rock record modelling provides an independent test of large-scale trends. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279:4489–4495.

Smith, A.B., y Kroh, A. (2011). The Echinoid Directory. World Wide Web electronic publication. <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/echinoid-directory> (Accessed 30/7/2021).

Smith, A.B., y Stockley, B. (2005). Fasciole pathways in spatangoid echinoids: a new source of phylogenetically informative characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 144:15–35.



Smith, T.E., (2020) Notebook on Spatial Data Analysis (disponible online en <http://www.seas.upenn.edu/~ese502/#notebook>).

Souto, C., Mooi, R., Martins, L., Menegola, C., y Marshall, C.R. (2019). Homoplasy and extinction: the phylogeny of cassidulid echinoids (Echinodermata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 187(3):622-660.

Sowerby, R. (1846). Description of the Tertiary fossils shells from South America. *In Darwin, C., Geological Observations on the volcanic Islands and parts of South America visited during the voyage of H.M.S. « Beagle»*, 548 pp. Londres.

Spencer, W.K., y Wright, C.W. (1966). Asterozoans. *In Moore, R.C. (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata* 3(1):4-107. The Geological Society of America, Inc. and The University of Kansas Press, Lawrence.

Speyer, S.E. y Brett, C.E. (1991). Taphofacies controls. Background and episodic processes in fossil assemblage preservation. *In Allison, P.A. y Briggs, D.E.G., (eds.), Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*. New York: Plenum Press, 501–545.

Sprinkle, J., y Kier, M.K., (1986) Phylum Echinodermata. *In Boardman, R.S., Cheetham, A.H y Rowell, A.J. (eds.), Fossil invertebrates*, 550-611.

Stara, P., Borghi, E., y Kroh, A. (2016). Revision of the genus *Mariania* (Echinoidea) with the description of two new species from the Miocene of Italy. *Bulletin of Geosciences*, 91(1):65-88.

Stara, P., Sanciu, L., y Rizzo, R. (2012). Segnalazione di una associazione ad echinidi con spatangoidi prevalenti in Sardegna. *Notiziario della Società Reggiana di Scienze Naturali*, 2010:27–42.

Steenstrup, J.J.S. (1847). Über Korallen in der Faxeer Kreide, Moltkia und Cyathidium. *In Michaelis, G.A. y Scherk, H.F. (eds.), Amtlicher Bericht über die 24. Versammlung Deutscher Naturforscher und Aertze in Kiel 1846*, Akademische Buchhandlung, Kiel, 148-150.

Stilwell, J.D., y Zinsmeister, W.J. (1992). Molluscan systematics and biostratigraphy: lower Tertiary La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula. *American Geophysical Union, Antarctic Research Series*, 55:1-192.



Stockley, B., Smith, A.B., Littlewood T., Lessios H.A. y MacKenzie-Dodds, J.A. (2005). Phylogenetic relationships of spatangoid sea urchins (Echinoidea): taxon sampling density and congruence between morphological and molecular estimates. *Zoologica Scripta*, 34:447–468.

Sumida, P.Y., Tyler, P.A., y Billett, D.S. (2001). Early juvenile development of deep-sea asteroids of the NE Atlantic Ocean, with notes on juvenile bathymetric distributions. *Acta Zoologica*, 82:11-40.

Sun, S.E., Xiao, N., y Sha, Z. (2022). Mitogenomics provides new insights into the phylogenetic relationships and evolutionary history of deep-sea sea stars (Asteroidea). *Scientific reports*, 12(1):1-14.

Sutton, M., Briggs, D.E.G., Siveter, D.J., y Gladwell, D.J. (2005). A starfish with three-dimensionally preserved soft parts from the Silurian of England. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1567):1001-1006.

Sutton, M., Rahman, I., y Garwood, R. (2014). *Techniques for virtual palaeontology*. John Wiley & Sons. 208pp.

Sutton, M., Rahman, I., y Garwood, R. (2017). Virtual paleontology—an overview. *The Paleontological Society Papers*, 22:1-20.

Swofford, D.L. (2003). *PAUP*. Phylogenetic Analysis using parsimony (*and Other Methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

Szaniawski, H., y Wrona, R. (1987). Polychaete jaws from the Cape Melville Formation (Lower Miocene) of King George Island, West Antarctica. *Palaeontologia Polonica*, 49:105–125.

Szczuchura, J. (2001). Ostracods from the Eocene of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeontologia Polonica*, 60:157-181.

Takehana, Y., Yamada, A., Tamori, M., y Motokawa, T. (2014). Softenin, a novel protein that softens the connective tissue of sea cucumbers through inhibiting interaction between collagen fibrils. *PloS one*, 9(1):e85644.

Tambussi, C.P., Acosta Hospitaleche, C., Reguero, M. y Marensi, S. (2006). Late Eocene penguins from West Antarctica: systematics and biostratigraphy. *In* Francis, J., Pirrie, D., y Crame, J. (eds),



Cretaceous-Tertiary high-latitude palaeoenvironments, James Ross Basin, Antarctica. Geological Society of London, Special Publications, 258:145-161.

Tambussi, C.P., Noriega, J.I., Gaździcki, A., Tatur, A., Reguero, M.A., y Vizcaíno, S.F. (1994). Ratite bird from the Paleogene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctica. Polish Polar Research, 15:15-20.

Taylor, P.D., Casadío, S. y Gordon, D.P. (2008). A rare form of frontal shield development in the new cheilostome bryozoan genus *Uharella* from the Eocene of Antarctica. Paläontologische Zeitschrift, 82:262–268.

Telford, M.J., Lowe, C.J., Cameron, C.B., Ortega-Martinez, O., Aronowicz, J., Oliveri, P., y Copley, R.R. (2014). Phylogenomic analysis of echinoderm class relationships supports Asterozoa. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 281(1786):20140479. DOI: 10.1098/rspb.2014.0479.

The Document Foundation (2020). LibreOffice Calc. URL: <https://www.libreoffice.org/discover/calc/>

Thomson C.W. (1873) The depths of the sea. Macmillan & Co., London, 527 pp.

Thuy, B., Numberger-Thuy, L., y Jagt, J.W. (2020). A new ophiacanthid brittle star (Echinodermata, Ophiuroidea) from sublittoral crinoid and seagrass communities of late Maastrichtian age in the southeast Netherlands. PeerJ, 8:e9671.

Tommasi, L.R. (1999). Echinodermata Recentes e Fósseis do Brasil. BDT. <http://www.bdt.fat.org.br/zoologia/echinodermata>

Troedson, A.L., y Riding, J.B. (2002). Upper Oligocene to lowermost Miocene strata of King George Island, South Shetland Islands, Antarctica: stratigraphy, facies analysis, and implications for the glacial history of the Antarctic Peninsula. Journal of Sedimentary Research, 72(4):510–523.

Troedson, A.L., y Smellie, J.L. (2002). The Polonez Cove Formation of King George Island, Antarctica: stratigraphy, facies and implications for mid-Cenozoic cryosphere development. Sedimentology, 49(2):277-301.



Twitchett, R.J., Feinberg, J.M., O'Connor, D.D., Alvarez, W., y McCollum, L.B. (2005). Early Triassic ophiuroids: their paleoecology, taphonomy, and distribution. *Palaios*, 20(3):213-223.

Varela, A.N. (2011). *Sedimentología y Modelos Depositionales de la Formación Mata Amarilla, Cretácico de la Cuenca Austral, Argentina*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata. Disponible en: <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/5226> (18//11/2021)

Vella, P. (1969). Surficial geological sequence, Black Island and Brown Peninsula, McMurdo Sound, Antarctica. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, 12(4):761-770.

Ventura, C.R., Borges, M., Campos, L.S., Costa-Lotufo, L.V., Freire, C.A., Hadel, V.F., y Tiago, C.G. (2013). Echinoderm from Brazil: Historical research and the current state of biodiversity knowledge. *In* Alvarado, J.J. y Solís-Marín, F.A. (eds.), *Echinoderm research and diversity in Latin America*, 301-344.

Villier, L., Charbonnier, S., y Riou, B. (2009). Sea Stars from Middle Jurassic Lagerstätte of La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Journal of Paleontology*, 83:389-398.

Villier, L., Néraudeau, D., Clavel, B., Neumann, C., y David, B. (2004). Phylogeny of Early Cretaceous spatangoids (Echinodermata: Echinoidea) and taxonomic implications. *Palaeontology*, 47(2):265-292.

Walker, S.E. y Brett, C.E. (2002). Post-Paleozoic patterns in marine predation: was there a Mesozoic and Cenozoic marine predatory revolution? *Paleontological Society Papers*, 8:119-193.

Whittle, R.J., Hunter, A.W., Cantrill, D.J., y McNamara, K.J. (2018). Globally discordant Isocrinida (Crinoidea) migration confirms asynchronous Marine Mesozoic Revolution. *Communications Biology*, 1: 46 [publicación online <https://doi.org/10.1038/s42003-018-0048-0>].

Whittle, R.J., Quaglio, F., Griffiths, H.J., Linse, K., y Crame, J.A. (2014). The Early Miocene Cape Melville Formation fossil assemblage and the evolution of modern Antarctic marine communities. *Naturwissenschaften*, 101(1):47-59.

Wilkie, I. (2005). Mutable Collagenous Tissue: Overview and Biotechnological Perspective. *In* Matranga, V. (ed.), *Echinodermata. Progress in Molecular and Subcellular Biology*, 39:221-251. Springer, Berlin, Heidelberg. DOI: 10.1007/3-540-27683-1_10



WoRMS Editorial Board (2021). World Register of Marine Species. [URL: <http://www.marinespecies.org> (VLIZ, acceso el 2022-06-07, DOI:10.14284/170)].

Yong Technologies Inc. (2015). GeoRose 0.4. 3 - Rose Plot Software, URL: <http://www.yongtechnology.com/georose/>

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., y Billups, K. (2001). Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, 292:686–693.

Zamora, S., Domínguez, P., y Vargas, P. (2012). Capítulo 36: Equinodermos. *In* Vargas, P. y Zardoya, R. (eds.), *El árbol de la vida: Sistemática y evolución de los seres vivos*, 360-371.

Zamora, S., Rahman, I.A., y Smith, A.B. (2012). Plated Cambrian bilaterians reveal the earliest stages of echinoderm evolution. *PLoS ONE*, 7:e38296.

Zamora, S., y Rahman, I.A. (2015). Deciphering the early evolution of echinoderms with Cambrian fossils. *Palaeontology*, 57(6):1105-1119.

Zar, J.H. (1996). *Biostatistical analysis*. Third Edition. Prentice-Hall, New Jersey, 662 pp.

Zatón, M., Salamon, M.A., Boczarowski, A., y Sitek, S. (2008). Taphonomy of dense ophiuroid accumulations from the Middle Triassic of Poland. *Lethaia*, 41(1):47-58.

Zavala, C. y Arcuri, M. (2006). Modelo genético para el análisis de facies de sistemas hiperpícnicos. IV Congreso Latinoamericano de Sedimentología y XI Reunión Argentina de Sedimentología. San Carlos de Bariloche, Argentina, 248.

Zavala, C., Arcuri, M., Di Meglio, M., Gamero Diaz, H., y Contreras, C. (2011). A genetic facies tract for the analysis of sustained hyperpycnal flow deposits. *In* Slatt, R.M., y Zavala, C. (eds.), *Sediment transfer from shelf to deep water—Revisiting the delivery system*. AAPG Studies in Geology, 61:31–51.

Zavala, C., Ponce, J., Drittanti, D., Arcuri, M., Freije, H. y Asensio, M. (2006) Ancient lacustrine hyperpycnites: a depositional model from a case study in the Rayoso Formation (Cretaceous) of west-central Argentina. *Journal of Sedimentary Research*, 76:41-59.

Zavala, C., y Pan, S.X. (2018). Hyperpycnal flows and hyperpycnites: Origin and distinctive characteristics. *Lithologic Reservoirs*, 30:1-27.



Zavala, C., Arcuri, M., y Blanco Valiente, L. (2012). The importance of plant remains as diagnostic criteria for the recognition of ancient hyperpycnites. *Revue de Paléobiologie*, 11:457-469.

Ziegler, A. (2012). Broad application of non-invasive imaging techniques to echinoids and other echinoderm taxa. *Zoosymposia*, 7(1):53-70.

Ziegler, A., Stock, S.R., Menze, B.H., y Smith, A.B. (2012). Macro- and microstructural diversity of sea urchin teeth revealed by large-scale micro-computed tomography survey. *In* *Developments in X-ray tomography VIII*, 8506:85061G. International Society for Optics and Photonics.

Zinsmeister, E.J. (1979). Biogeographic significance of the Late Mesozoic and Early Tertiary molluscan faunas of Seymour Island (Antarctic Peninsula) to the final breakup of Gondwanaland. *In* Gray, J. y Boucot, A. (eds.), *Historical biogeography, Plate Tectonics and the changing environment. Proceedings of the 37th Annual Biology Colloquium and Selected Papers*. Corvallis, OR: Oregon State University Press, 349–355.

Zinsmeister, W.J. (1981). Middle to Late Eocene invertebrate fauna from the San Julian Formation at Punta Casamayor, Santa Cruz Province, southern Argentina. *Journal of Paleontology*, 55(5):1083-1102.

Zinsmeister, W.J. (1982). Late Cretaceous-early Tertiary molluscan biogeography of the southern circum-Pacific. *Journal of Paleontology*, 56:84-102.

Zinsmeister, W.J., Marshall, L.G., Drake, R.E., y Curtis, G.H. (1981). First radioisotope (Potassium-Argon) age of marine Neogene Río Negro beds in northeastern Patagonia, Argentina. *Science*, 212:440–440.

Anexos



El registro fósil de equinodermos en el Eoceno-Mioceno
de Patagonia Argentina y Antártida.

Lic. Evangelina Elizabeth Palópolo

ANEXO 1

LISTADO DE ESPECIES CONOCIDAS EN ARGENTINA CON ANTERIORIDAD A ESTE TRABAJO

Tabla 1. Especies nominales utilizadas en la actualidad para la identificación de material de equinodermos de Argentina y Antártida, y su Status taxonómico actual. Referencias: *: nombre asignado sin ilustraciones ni material tipo; **: nombre actualmente considerado *incertae sedis*.

Especie	Status taxonómico actual
<i>Abatus kieri</i> McKinney <i>et al.</i> , 1988	Especie aceptada
<i>Abertella gualichensis</i> Martínez y Mooi, 2005	Especie aceptada
<i>Abertella miskellyi</i> Kroh <i>et al.</i> , 2013	Especie aceptada
<i>Amplaster alatus</i> Rossi de García y Levy, 1989	Especie aceptada
<i>Amplaster ellipticus</i> Mooi, Martínez y Parma, 2000	Especie aceptada
<i>Antedon iheringi</i> de Loriol	*
<i>Austrocidaris seymouriensis</i> Radwanska 1996	Especie aceptada
<i>Boletia praecursor</i> (Ortmann)	Sinónimo de <i>Isechinus praecursor</i>
<i>Brisaster iheringi</i> (de Loriol 1902)	Especie aceptada
<i>Brissopsis (Kleinia) riccardii</i> Parma 2012	Especie aceptada
<i>Buterminaster elegans</i> Blake 1988	Sinónimo de <i>Pentagonaster elegans</i>
<i>Caenopedina aleksandrabitnerae</i> Kroh 2014	Especie aceptada
<i>Camachoaster maquedensis</i> Mooi <i>et al.</i> , 2018	Especie aceptada
<i>Cassidulus andersoni</i> Lambert	Sinónimo de <i>Stigmatopygus andersoni</i>
<i>Cidaris antarctica</i> Ortmann 1900	Especie aceptada
<i>Cidaris julianensis</i> de Loriol	*
<i>Cidaris ortmanni</i> de Loriol	*
<i>Ctenophoraster downeyae</i> Blake y Zinsmeister 1979	Especie aceptada
<i>Cyathidium holopus</i> Steenstrup in Michaelis y Scherk 1847	Especie aceptada
<i>Cyrtoma posthumum</i> , Ortmann	Sinónimo de <i>Stigmatopygus posthumum</i>
<i>Echinarachnius juliensis</i> Desor 1847	Sinónimo de <i>Iheringiella patagonensis</i>
<i>Echinarachnius patagonensis</i> Desor 1958	Sinónimo de <i>Iheringiella patagonensis</i>
<i>Echinopedina (Stereopedina) ameghinoi</i> de Loriol	*
<i>Echinus patagonensis</i> d'Orbigny	Sinónimo de <i>Hypechinus patagonensis</i>
<i>Eometacrinus australis</i> Baumiller y Gazdzicki 1996	Especie aceptada
<i>Eoscutella mirandae</i> Parma, 1985	**
<i>Goniocidaris jorgensis</i> de Loriol	*
<i>Hypechinus iheringi</i> (d'Orbigny)	Sinónimo de <i>Hypechinus patagonensis</i>
<i>Hypechinus patagonensis</i> (d'Orbigny)	Especie aceptada
<i>Hypechinus patagonicus</i> Desor	Sinónimo de <i>Hypechinus patagonensis</i>

Especie	Status taxonómico actual
<i>Iheringia patagonensis</i> (Desor)	Sinónimo de <i>Iheringiella patagonensis</i>
<i>Iheringiana patagonensis</i> (Desor)	Sinónimo de <i>Iheringiella patagonensis</i>
<i>Iheringiella juliensis</i> (Desor)	Sinónimo de <i>Iheringiella patagonensis</i>
<i>Iheringiella patagonensis</i> (Desor 1847)	Especie aceptada
<i>Iheringina juliensis</i> ,	Sinónimo de <i>Iheringiella patagonensis</i>
<i>Iheringina patagonensis</i>	Sinónimo de <i>Iheringiella patagonensis</i>
<i>Isechinus praecursor</i> (Ortmann)	Especie aceptada
<i>Linthia gaudryi</i> Lambert	**
<i>Lunulaster alatus</i> Parma y Martínez 1994	Sinónimo de <i>Amplaster alatus</i>
<i>Metacrinus fossilis</i> Rasmussen, 1979	Especie aceptada
<i>Microporocrinus gastaldii</i> Michelin 1853	Sinónimo de <i>Cyathidium holopus</i>
<i>Monophora darwini</i> Desor	Sinónimo de <i>Monophoraster darwini</i>
<i>Monophora darwini</i> Desor	Sinónimo de <i>Monophoraster darwini</i>
<i>Monophora duboisi</i> Cotteau	Sinónimo de <i>Monophoraster duboisi</i>
<i>Monophoraster darwini</i> (Desor 1847)	Especie aceptada
<i>Monophoraster duboisi</i> (Cotteau 1884)	Especie aceptada
<i>Monophoraster telfordi</i> Mooi <i>et al.</i> , 2016	Especie aceptada
<i>Notocrinus rasmusseni</i> Meyer y Oji 1993	Especie aceptada
<i>Notocrinus seymouriensis</i> Baumiller y Gazdzicki 1996	Especie aceptada
<i>Ophiocrossota kollebergorum</i> Caviglia <i>et al.</i> , 2007	Especie aceptada
<i>Ophioderma bonaudoae</i> Martínez y del Río 2008	Especie aceptada
<i>Ophioplocus januarii</i> (Lütken, 1856)	Especie aceptada
<i>Ophiura elegantoides</i> Furque y Camacho 1949	*
<i>Ophiura hendleri</i> Blake y Aronson 1998	Especie aceptada
<i>Paragonaster clarkae</i> Blake y Aronson 1998	Especie aceptada
<i>Pentagonaster elegans</i> Blake 1988	Especie aceptada
<i>Platipygus posthumus</i> (Ortmann)	Sinónimo de <i>Stigmatopygus posthumus</i>
<i>Psammechinus iheringi</i> , Lambert	Sinónimo de <i>Hypechinus patagonensis</i>
<i>Psammechinus tournoueri</i> Lambert	**
<i>Schizaster ameghinoi</i> Ihering 1897	Especie aceptada
<i>Schizaster anctarticus</i> Lambert, 1910	Especie aceptada
<i>Schizaster iheringi</i> de Loriol	Sinónimo de <i>Brisaster iheringi</i>
<i>Schizaster patagonensis</i> Lambert	**
<i>Sclerasterias zinsmeisteri</i> Blake y Aronson 1998	Especie aceptada
<i>Scutella patagonensis</i> Desor	Sinónimo de <i>Iheringiella patagonensis</i>
<i>Stigmatopygus andersoni</i> (Lambert 1910)	Especie aceptada
<i>Stigmatopygus posthumus</i> (Ortmann, 1902)	Especie aceptada
<i>Tessellaster clarki</i> Blake y Aronson 1998	Especie aceptada
<i>Toxopneustes praecursor</i> , Ortmann	Sinónimo de <i>Isechinus praecursor</i>

Tabla 2. Material de equinodermos de Argentina y Antártida identificado con nomenclatura abierta y su status taxonómico actual. Referencias: *: asignación dudosa a espera de nuevos materiales mejor preservados; **: material sin número de colección asignado.

Identificación del material	Status taxonómico actual
“ <i>Eoscutella</i> ” sp. (Parma, 1985)	<i>Incertae sedis</i>
<i>Abatus?</i> sp. Kroh, 2014	*
<i>Abertella</i> sp. Mooi, Martínez y del Río, 2021	*
<i>Astropecten?</i> sp. Martínez y del Río 2015	*
<i>Brisaster</i> sp. Chiesa y Camacho 2001	Sinónimo de <i>Brisaster iheringi</i>
<i>Brissopsis (Brissopsis)</i> sp. Parma 2012	**
<i>Cyathidium</i> sp. Carpenter 1884	Sinónimo de <i>Cyathidium holopus</i>
Goniasteridae indet. López Cabrera y Olivero, 2017	**
<i>Isechinus?</i> sp., Gazdzicki y Wrona 1982	Sinónimo de <i>Sterechinus?</i> sp.
Neognathostomata indet. Mooi, Martínez y del Río, 2021	*
<i>Notocidaris?</i> sp. Jesionek-Szymanska 1984	*
<i>Ophiocoma</i> sp. Mooi, Martínez y del Río, 2021	*
<i>Ophiothrix</i> sp. Mooi, Martínez y del Río, 2021	*
<i>Ophiura</i> sp.	
Ophiuroidea indet. Mooi, Martínez y del Río, 2021	*
Oreasteridae indet. Fisher, 1911	**
<i>Psammechinus?</i> cf. <i>Psammechinus iheringi</i> Camacho <i>et al.</i> , 2001	Sinónimo de <i>Hypechinus patagonensis</i>
<i>Schizaster</i> sp., Zinsmeister 1981	Sinónimo de <i>Schizaster ameghinoi</i>
<i>Schizaster?</i> sp.1 Jesionek-Szymanska 1987	*
<i>Schizaster?</i> sp.2 Chiesa y Camacho 2001	Sinónimo de <i>Brisaster iheringi</i>
<i>Sterechinus?</i> sp. Jesionek-Szymanska 1984	*
<i>Zoroaster</i> aff. <i>Z. fulgens</i> Blake y Zinsmeister, 1979	*

ANEXO 2

MATRIZ UTILIZADA PARA EL ANÁLISIS DE LA FAMILIA ZOROASTERIDAE (PALÓPOLO *ET AL.*, 2021).

2.1. Tabla de caracteres utilizada para el análisis filogenético de la Familia Zoroasteridae.

Carácter n° (Palópolo <i>et al.</i> , 2021)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Carácter n° (Mah, 2007)	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7	1.8	1.9	1.10	1.11	1.12	1.13	1.14	1.15	1.16	1.17	1.18	1.19	1.20	1.21	1.22	1.23	1.24	1.25	1.26	1.27
Taxones																											
<i>Calliastrella</i>	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0	0	1	?	?	?	0	0
<i>Trichasteropsis</i>	0	0	0	?	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	1	0
<i>Ampheraster</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>Neomorphaster</i>	2	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	1
<i>Myxoderma platyacanthus</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	3	0
<i>Myxoderma sacculatum</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	3	0
<i>Sagenaster evermanni</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	2	0	3	0
<i>Myxoderma longispinus</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	3	0
<i>Myxoderma qawashqari</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	3	0
<i>Bythiopus acanthinus</i>	1	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	2	1	3	0
<i>Doraster constellatus</i>	1	0	1	3	2	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	2	1	3	0
<i>Cnemidaster wyvillei</i>	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	2	1	1	2	1	3	0
<i>Cnemidaster sigsbeii</i>	1	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	2	1	1	2	1	3	0
<i>Pholidaster squamatus</i>	1	0	1	0	2	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	1	3	0
<i>Zoroaster carinatus</i>	1	0	1	3	2	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	2	1	3	0
<i>Zoroaster actinocles</i>	1	0	1	3	2	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	2	1	3	0
<i>Zoroaster fulgens</i>	1	0	1	3	2	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	2	1	3	0
<i>Zoroaster macracantha</i>	1	0	1	3	2	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	2	1	3	0
<i>Zoroaster magnificus</i>	1	0	1	3	2	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	2	1	3	0
<i>Zoroaster microporus</i>	1	0	1	3	2	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	1	3	0
<i>Zoroaster ophiactis</i>	1	0	1	3	2	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	2	1	3	0
<i>Zoroaster ophiurus</i>	1	0	1	3	2	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	2	1	3	0
<i>Zoroaster spinulosus</i>	1	0	1	3	2	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	2	1	3	0
<i>Zoroaster aff. Z. fulgens</i>	1	0	1	3	2	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	2	1	3	0
<i>Zoroaster marambioensis</i>	1	0	1	3	2	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	2	1	1	0	0	1	1	1	[1-2]	1	3	0

2.1. Tabla de caracteres utilizada para el análisis filogenético de la Familia Zoroasteridae (continuación).

Carácter n° (Palópolo <i>et al.</i> , 2021)	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	
Carácter n° (Mah, 2007)	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	2.6	2.7	3.1	3.2	3.3	3.4	3.5	3.6	3.7	3.8	3.9	3.10	3.11	3.12	4.1	4.2	4.3	4.4	5.1	5.2	6.1	6.2	6.3	7.1	7.2	7.3	
Taxones																																
<i>Calliasterella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	?	2	2	2	2	2	2	0	0	0	?	?	1	0	0	0	0	?		
<i>Trichasteropsis</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	?	?	0	1	0	0	0	?	
<i>Ampheraster</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	
<i>Neomorphaster</i>	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	2	0	2	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	
<i>Myxoderma platyacanthus</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	2	1	0	
<i>Myxoderma sacculatum</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	2	1	0	
<i>Sagenaster evermanni</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	
<i>Myxoderma longispinus</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	2	1	0	
<i>Myxoderma qawashqari</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	?	?	0	1	1	2	1	0	
<i>Bythiolopus acanthinus</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	
<i>Doraster constellatus</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	2	1	1	
<i>Cnemidaster wyvillei</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	
<i>Cnemidaster sigsbeii</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	
<i>Pholidaster squamatus</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	
<i>Zoroaster carinatus</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	
<i>Zoroaster actinocles</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	
<i>Zoroaster fulgens</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	
<i>Zoroaster macracantha</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	
<i>Zoroaster magnificus</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	
<i>Zoroaster microporus</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1	0	
<i>Zoroaster ophiactis</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1	0	
<i>Zoroaster ophiurus</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	
<i>Zoroaster spinulosus</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	
<i>Zoroaster aff. Z. fulgens</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	
<i>Zoroaster marambioensis</i>	0	1	0	?	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	?	?	0	1	1	2	1	?	

2.1. Tabla de caracteres utilizada para el análisis filogenético de la Familia Zoroasteridae (continuación).

Carácter n° (Palópolo <i>et al.</i> , 2021)	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	
Carácter n° (Mah, 2007)	8.1	8.2	8.3	8.4	8.5	8.6	8.7	8.8	8.9	8.10	8.11	8.12										
Taxones																						
<i>Calliasterella</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	1	?	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Trichasteropsis</i>	1	1	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ampheraster</i>	1	1	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Neomorphaster</i>	1	1	1	1	2	0	2	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Myxoderma platyacanthus</i>	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0
<i>Myxoderma sacculatum</i>	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Sagenaster evermanni</i>	1	1	1	1	2	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	?	?	[1-2]	1	1
<i>Myxoderma longispinus</i>	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	1	1	?	?	0	1	0	?	?	?	?	?
<i>Myxoderma qawashqari</i>	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bythiolopus acanthinus</i>	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	?	?	3	1	?	?	?	?	?	?
<i>Doraster constellatus</i>	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	?	?	1	1	1	?	?	3	?	?
<i>Cnemidaster wyvillei</i>	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cnemidaster sigsbeii</i>	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pholidaster squamatus</i>	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Zoroaster carinatus</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	?	?	2	0	0	0
<i>Zoroaster actinocles</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	3	0	0
<i>Zoroaster fulgens</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	?	?	2	1	1	?	?	2	1	1
<i>Zoroaster macracantha</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	2	0	?	?	?
<i>Zoroaster magnificus</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	?	?	1	1	1	?	?	1	1	1
<i>Zoroaster microporus</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	?	?	2	?	1	?	?	?	?	?
<i>Zoroaster ophiactis</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	0	0	3	0	1	?	?	3	1	1
<i>Zoroaster ophiurus</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	2	1	1
<i>Zoroaster spinulosus</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	0	?	2	0	1	2	2	1	?	?
<i>Zoroaster aff. Z. fulgens</i>	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	?	?	1	1	1	0	2	?	?	?
<i>Zoroaster marambioensis</i>	?	?	1	1	2	?	2	0	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	2	1	1	1

2.2. Listado de caracteres agregados a la matriz de Mah, (2007) utilizada para el análisis filogenético de la familia Zoroasteridae.

Caracter 71: Distribución de los pedicelarios en la superficie abactinal. 0: asociados a los poros papulares, 1: asociados a los osículos carinales.

Caracter 72: Tamaño de los pedicelarios en la superficie abactinal. 0: pequeño (<1mm), 1: grande (>1mm).

Caracter 73: Cantidad de hileras de osículos actinolaterales. 0: tres, 1: cuatro, 2: cinco, 3: seis.

Caracter 74: Diferencias entre la primera fila de actinolaterales y el resto de los osículos actinolaterales. 0: ausentes, 1: presentes.

Caracter 75: Espinas primarias adpresas en osículos actinolaterales. 0: ausentes, 1: presentes.

Caracter 76: Cantidad de pedicelarios asociados a osículos actinolaterales. 0: ninguno, 1: uno, 2: más de uno.

Caracter 77: Tamaño de los pedicelarios asociados a osículos actinolaterales. 0: pequeños (0,3-1mm), 1: grandes (>1mm), 2: pedicelarios ausentes.

Caracter 78: Cantidad de pedicelarios asociados a la espina más interna de los osículos adambulacrales carinados. 0: cero a dos, 1: dos a cinco, 2: cinco a 8, 3: más de ocho.

Caracter 79: Pedicelarios chicos y grandes asociados al mismo osículo adambulacral carinado. 0: ausentes, 1: presentes.

ANEXO 3

MODELOS REALIZADOS MEDIANTE MICROTOMOGRAFÍA COMPUTADA.

Este material se encuentra disponible online, como parte de la publicación de Palópolo *et al.*, (2021b) en Acta Palaeontológica Polonica.

Material Complementario Online (SOM):

SOM 1. Matriz filogenética utilizada para el análisis PAUP de la familia Zoroasteridae.

- Los caracteres 1 al 70 fueron tomados de la base de datos de Mah (2007).
- Los caracteres 71 al 79 y los códigos para *Zoroaster marambioensis* Palópolo *et al.* (2021) fueron agregados a la matriz a partir de dicha publicación.
- Para más detalles acerca de la codificación de caracteres, puede consultarse la publicación de Mah (2007) y el Anexo 2.2 de la presente tesis.
- Los caracteres faltantes o no observables se codifican como “?”.
- La matriz realizada en Mesquite está disponible en el link http://app.pan.pl/SOM/app66-Palopolo_et_al_SOM/SOM1.nex

SOM 2. Modelos dinámicos digitales 3D de *Zoroaster marambioensis* Palópolo *et al.* (2021).

- A: Animación en video del modelo digital 3D del espécimen IAA-Pi-373-E: http://app.pan.pl/SOM/app66-Palopolo_et_al_SOM/SOM2_A.wmv
- B: Animación en video del modelo digital 3D del ejemplar IAA-Pi-373-D: http://app.pan.pl/SOM/app66-Palopolo_et_al_SOM/SOM2_B.wmv
- C: Animación en video del modelo digital 3D del espécimen IAA-Pi-373-G: http://app.pan.pl/SOM/app66-Palopolo_et_al_SOM/SOM2_C.wmv

ANEXO 4

CATÁLOGO ACTUALIZADO DE MATERIALES DEL PHYLUM ECHINODERMATA DEL EOCENO-MIOCENO DE ARGENTINA Y ANTÁRTIDA.

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
CASG	72735	<i>Abertella miskellyi</i>	Camarones	Chenque	Kroh et al., 2013	Mioceno temprano	disponible	molde
CASG	72736	<i>Abertella miskellyi</i>	Camarones	Chenque	Kroh et al., 2013	Mioceno temprano	disponible	molde
CASG	69240.01	<i>Monophoraster darwini</i>	RN3, cerca de Trelew	Chenque	Mooi et al., 2000	Mioceno temprano	disponible	1 ejemplar
CASG	69240.02	<i>Monophoraster darwini</i>	RN3, cerca de Trelew	Chenque	Mooi et al., 2000	Mioceno temprano	disponible	4 ejemplares
CASG	69240.03	<i>Monophoraster darwini</i>	RN3, cerca de Trelew	Chenque	Mooi et al., 2000	Mioceno temprano	disponible	4 ejemplares
CIRGEO-PI	2786	<i>Schizaster?</i> sp.	Río Foyel	Río Foyel	Chiesa y Camacho 2001	Mioceno temprano	disponible	C33
CIRGEO-PI	3000	<i>Brissopsis (Kleinia) riccardii</i>	RN258, 41°43' S, 71°27'W	Río Foyel	Parma, 2012	Mioceno temprano		
CIRGEO-PI	3001	<i>Brissopsis (Kleinia) riccardii</i>	RN258, 41°43' S, 71°27'W	Río Foyel	Parma, 2012	Mioceno temprano		
CIRGEO-PI	5000	<i>Brissopsis (Kleinia) riccardii</i>	RN258, 41°43' S, 71°27'W	Río Foyel	Parma, 2012	Mioceno temprano		
CIRGEO-PI	5001	<i>Brissopsis (Kleinia) riccardii</i>	RN258, 41°43' S, 71°27'W	Río Foyel	Parma, 2012	Mioceno temprano		
CIRGEO-PI	2670a	<i>Hypechinus patagonensis</i>	Cerro Fortaleza, este del Río Leona	Man Aike	Camacho et al., 2000	Eoceno medio	Disponible	
CIRGEO-PI	2670b	<i>Hypechinus patagonensis</i>	Cerro Fortaleza, este del Río Leona	Man Aike	Camacho et al., 2000	Eoceno medio	Disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
CNP-PIIc	233	<i>Ophioderma bonaudoae</i>	Estancia San Lorenzo, Península Valdés	Puerto Madryn	Martínez y del Río, 2008	Mioceno tardío	disponible	holotipo
CNP-PIIc	234	<i>Ophioderma bonaudoae</i>	Estancia San Lorenzo, Península Valdés	Puerto Madryn	Martínez y del Río, 2008	Mioceno tardío	Disponible	paratipo
CPBA	6477	<i>Brisaster iheringi</i>	Comodoro Rivadavia	Chenque	Bernasconi, 1961	Mioceno temprano	disponible	Bernasconi lo nombra como MACN-Pi 2681
CPBA	6478	<i>Brisaster iheringi</i>	Bajo del Gualicho	Gran Bajo del Gualicho	Martínez y del Río, 2017	Mioceno medio	disponible	
CPBA	6684	<i>Monophoraster darwini</i>			Mooi et al., 2000			
CPBA	6726	<i>Monophoraster darwini</i>			Mooi et al., 2000			
CPBA	6747	<i>Monophoraster darwini</i>			Mooi et al., 2000			
CPBA	7843	<i>Monophoraster darwini</i>			Mooi et al., 2000			
CPBA	8740	<i>Monophoraster darwini</i>	Pico Salamanca	Chenque	del Río y Martínez 2021	Mioceno medio	Disponible	
CPBA	12900	" <i>Eoscutella</i> " sp.	Cerro Blanco	Chenque	Parma, 1984	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	12901	" <i>Eoscutella</i> " <i>mirandae</i>	Cerro Blanco	Chenque	Parma, 1985	Mioceno temprano	Disponible	holotipo
CPBA	12902	" <i>Eoscutella</i> " <i>mirandae</i>	Cerro Blanco	Chenque	Parma, 1985	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	12903	" <i>Eoscutella</i> " sp.	Cerro Blanco	Chenque	Parma, 1985	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	13011	" <i>Eoscutella</i> " <i>mirandae</i>	Cerro Blanco	Chenque	Parma, 1985	Mioceno temprano	Disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
CPBA	13012	<i>"Eoscutella"</i> <i>mirandae</i>	Cerro Blanco	Chenque	Parma, 1985	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	13013	<i>"Eoscutella"</i> <i>mirandae</i>	Cerro Blanco	Chenque	Parma, 1985	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	13014	<i>"Eoscutella"</i> <i>mirandae</i>	Cerro Blanco	Chenque	Parma, 1985	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	13015	<i>"Eoscutella"</i> <i>mirandae</i>	Cerro Blanco	Chenque	Parma, 1985	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	13016	<i>"Eoscutella"</i> <i>mirandae</i>	Cerro Blanco	Chenque	Parma, 1985	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	13877	<i>Stigmatopygus</i> <i>posthumus</i>	Estancia La Margarita	Chenque	Parma, 1989	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	13878	<i>Stigmatopygus</i> <i>posthumus</i>	Estancia Floradora	Chenque	Parma, 1989	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	13879	<i>Stigmatopygus</i> <i>posthumus</i>	Estancia Floradora	Chenque	Parma, 1989	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	13881	<i>Stigmatopygus</i> <i>posthumus</i>	Bahía Mazarredo	Chenque	Parma, 1989	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	13882	<i>Stigmatopygus</i> <i>posthumus</i>	Bahía Barredo	Chenque	Parma, 1989	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	13883	<i>Stigmatopygus</i> <i>posthumus</i>	Punta Nava	Chenque	Parma, 1990	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	14116	<i>Stigmatopygus</i> <i>posthumus</i>	Monte Loayse	Chenque	Parma, 1989	Mioceno temprano		
CPBA	14117	<i>Stigmatopygus</i> <i>posthumus</i>	Estancia La Porfía	Monte León	Parma, 1989	Mioceno temprano		
CPBA	16492	<i>Iheringiella</i> <i>patagonensis</i>	Punta Lobo	Chenque	del Río y Martínez 2021	Mioceno temprano	Disponible	
CPBA	16493	<i>Iheringiella</i> <i>patagonensis</i>	Cañadón El Lobo	Chenque	Mooi et al., 2018	Mioceno temprano		
CPBA	16494	<i>Iheringiella</i> <i>patagonensis</i>	Cañadón El Lobo	Chenque	Mooi et al., 2018	Mioceno temprano		

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
CPBA	16495	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Cañadón El Lobo	Chenque	Mooi et al., 2018	Mioceno temprano		
CPBA	17350	<i>Stigmatopygus posthumus</i>	Río Tarde	El Chacay	Parma, 1989	Mioceno temprano	Disponible	en publicación: CIRGEO-PI
CPBA	17351	<i>Stigmatopygus posthumus</i>	Lago Posadas	El Chacay	Parma, 1989	Mioceno temprano	Disponible	en publicación: CIRGEO-PI
CPBA	17352	' <i>Brisaster iheringi</i> '	sur de Lago Cardiel	El Chacay	Chiesa et al., 1995	Mioceno temprano	disponible	en publicación: CIRGEO-PI, no es <i>Brisaster</i> porque posee 4 gonoporos
CPBA	17353	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Río Zeballos	El Chacay	Chiesa et al., 1995	Mioceno temprano		en publicación: CIRGEO-PI
CPBA	17354	<i>Isechinus praecursor</i>	Shell-Gap	El Chacay	Chiesa et al., 1995	Mioceno temprano		en publicación: CIRGEO-PI
CPBA	17355	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Río Tarde	El Chacay	Chiesa et al., 1995	Mioceno temprano		en publicación: CIRGEO-PI
CPBA	17356	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Río Zeballos	El Chacay	Chiesa et al., 1995	Mioceno temprano		en publicación: CIRGEO-PI
CPBA	17358	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Lago Posadas	El Chacay	Chiesa et al., 1995	Mioceno temprano		en publicación: CIRGEO-PI
CPBA	17359	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Shell-Gap	El Chacay	Chiesa et al., 1995	Mioceno temprano		en publicación: CIRGEO-PI
CPBA	17360	<i>Isechinus praecursor</i>	Shell-Gap	El Chacay	Chiesa et al., 1995	Mioceno temprano		en publicación: CIRGEO-PI
CPBA	17362	<i>Brisaster iheringi</i>	sur de Lago Cardiel	El Chacay	Chiesa et al., 1995	Mioceno temprano		en publicación: CIRGEO-PI
CPBA	18416	<i>Brissopsis (Kleinia) riccardii</i>	Rada Tilly, Punta Marqués	Chenque	Parma, 2012	Mioceno temprano		
CPBA	18421	<i>Brissopsis (Kleinia) riccardii</i>	Rada Tilly, Punta Marqués	Chenque	Parma, 2012	Mioceno temprano		
CPBA	18472	<i>Brissopsis (Kleinia) riccardii</i>	Rada Tilly, Punta Marqués	Chenque	Parma, 2012	Mioceno temprano		

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
CPBA	18473	<i>Brissopsis</i> (<i>Kleinia</i>) <i>riccardii</i>	Rada Tilly, Punta Marqués	Chenque	Parma, 2012	Mioceno temprano		
CPBA	18474	<i>Brissopsis</i> (<i>Kleinia</i>) <i>riccardii</i>	Rada Tilly, Punta Marqués	Chenque	Parma, 2012	Mioceno temprano		
CPBA	18954	<i>Brissopsis</i> (<i>Kleinia</i>) aff. <i>B.</i> (<i>K.</i>) <i>praeluzonica</i>	Cabo Peñas, Tierra del Fuego	Cabo Peña	Parma, 2012	Eoceno tardío		
CPBA	20181	<i>Iheringiella</i> sp. B	Playa La Mina	San Julián	del Río y Martínez 2021	Oligoceno	Disponible	
CPBA	12199- 12205	<i>Monophoraster</i> <i>darwini</i>			Mooi et al., 2000			
CPBA	134234-32	<i>Monophoraster</i> <i>darwini</i>			Mooi et al., 2000			
CPBA	13472-76	<i>Monophoraster</i> <i>darwini</i>			Mooi et al., 2000			
CPBA	13629-38	<i>Monophoraster</i> <i>darwini</i>			Mooi et al., 2000			
CPBA	13650-55	<i>Monophoraster</i> <i>darwini</i>			Mooi et al., 2000			
CPBA	13880a	<i>Stigmatopygus</i> <i>posthumus</i>	Bahía Mazarredo	Chenque	Parma, 1989	Mioceno temprano		
CPBA	13880b	<i>Stigmatopygus</i> <i>posthumus</i>	Bahía Mazarredo	Chenque	Parma, 1989	Mioceno temprano		
CPBA	17910-32	<i>Monophoraster</i> <i>darwini</i>			Mooi et al., 2000			
Cuitiño	s/n	<i>Monophoraster</i> <i>darwini</i>	Oven Point	San Julián	Mooi et al., 2018			
DTM-Pi	529	<i>Abertella</i> sp.	Desembocadura del Arroyo la Ensenada	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	
DTM-Pi	530	<i>Amplaster</i> <i>ellipticus</i>	Desembocadura del Arroyo la Ensenada	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	

Acronimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
DTM-Pi	531	<i>Ophiocoma</i> sp.	Punta Gorda Sur	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	Fragmento de brazo
DTM-Pi	532	<i>Ophiothrix</i> sp.	Punta Gorda Sur	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	vértebras y osículos
DTM-Pi	533	<i>Ophiothrix</i> sp.	Punta Gorda Sur	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	Vértebras
DTM-Pi	534	<i>Neognathostomata</i> indet.	Punta Gorda Sur	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	Un ejemplar juvenil
DTM-Pi	535	<i>Ophiuroidea</i> indet.	Punta Gorda Sur	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	Dos espinas
S/A	s/n	<i>Monophoraster darwini</i>	Barranca Final	Puerto Madryn	Cuitiño, 2011	Mioceno tardío	Disponible	Publicado en Cuitiño (2011) y del Río y Martínez (2021)
FCDP	1789	<i>Monophoraster darwini</i>	Eje Tentativo	Puerto Madryn	del Río y Martínez 2021	Mioceno tardío	Disponible	
FMNH	P 22291	<i>Schizaster?</i> sp.	Punta Casamayor	Chenque	Zinsmeister 1982	Mioceno temprano	Disponible	
FMNH	P 22294	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Punta Casamayor	Chenque	Zinsmeister 1982	Mioceno temprano	Disponible	
FMNH	P 22297 A	<i>Hypechinus patagonensis</i>	Punta Casamayor	Chenque	Zinsmeister 1982	Mioceno temprano	Disponible	
FMNH	P 22297 B	<i>Isechinus praecursor</i>	Punta Casamayor	Chenque	Zinsmeister 1982	Mioceno temprano	Disponible	
FMNH	PE 13448	<i>Holothuroidea</i> indet.	Santa Cruz		Abbott, 1924	Oligoceno	Disponible	
FMNH	PE 13450	<i>Echinoidea</i> indet.	Santa Cruz		Abbott, 1924	Oligoceno	Disponible	
FMNH	PE 13536	<i>Holothuroidea</i> indet.	Santa Cruz		Riggs,	Oligoceno	Disponible	
FMNH	PE 13538	<i>Echinoidea</i> indet.	Santa Cruz		Riggs,	Oligoceno	Disponible	
FMNH	PE 13544	<i>Echinoidea</i> indet.	Santa Cruz		Riggs,	Oligoceno	Disponible	
IAA-Pi	373	<i>Zoroaster marambioensis</i>	64°14'24" S, 56°40'02" W,	La Meseta	Palópolo et al., 2021	Eoceno medio	Disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
			Isla Marambio (Seymour)					
IAA-Pi	401	<i>Abatus?</i> sp.	DPV-14/86, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Palópolo et al. (in press)	Eoceno tardío	Disponible	
IAA-Pi	402	<i>Stigmatopygus</i> cf. <i>S. andersoni</i>	IAA-1/90, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Palópolo et al. (in press)	Eoceno medio	Disponible	
IAA-Pi	404	<i>Stigmatopygus</i> cf. <i>S. andersoni</i>	IAA-1/90, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Palópolo et al. (in press)	Eoceno medio	Disponible	
IAA-Pi	405	<i>Stigmatopygus</i> cf. <i>S. andersoni</i>	IAA-1/90, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Palópolo et al. (in press)	Eoceno medio	Disponible	
IAA-Pi	406	<i>Abatus?</i> sp.	DPV-14/86, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Palópolo et al. (in press)	Eoceno tardío	Disponible	
IAA-Pi	407	<i>Stigmatopygus</i> cf. <i>S. andersoni</i>	IAA-1/90, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Palópolo et al. (in press)	Eoceno medio	Disponible	
IAA-Pi	403-a	<i>Schizaster?</i> sp.	IAA-1/90, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Palópolo et al. (in press)	Eoceno medio	Disponible	
IAA-Pi	403-b	Schizasteridae indet.	IAA-1/90, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	-	Eoceno medio	Disponible	
IAA-Pi	403-c	<i>Schizaster?</i> sp.	IAA-1/90, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Palópolo et al. (in press)	Eoceno medio	Disponible	
LACMIP	7183-94	<i>Ophiura hendleri</i>	86.3, 6 m debajo de la cresta de Ruby Nose, Isla	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio		

Acronimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
			Marambio (Seymour)					
MACN-Pi	2681	<i>Brisaster iheringi</i>	Comodoro Rivadavia	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	Trasladado	es CPBA 6477
MACN-Pi	3000	<i>Brissopsis</i> (<i>Kleinia</i>) <i>riccardii</i>	RP258, sur de Río Foyel	Río Foyel	Parma, 2012	Mioceno temprano	extraviado	en publicación: CIRGEO-PI
MACN-Pi	3001	<i>Brissopsis</i> (<i>Kleinia</i>) <i>riccardii</i>	RP258, sur de Río Foyel	Río Foyel	Parma, 2012	Mioceno temprano	extraviado	en publicación: CIRGEO-PI
MACN-Pi	3631	<i>Iheringiella</i> <i>patagonensis</i>	Puerto Santa Cruz	Monte León	Bernasconi 1961	Mioceno temprano		
MACN-Pi	3833	<i>Iheringiella</i> <i>patagonensis</i>	Isla Argentina, Tierra del Fuego	Carmen Silva	Bernasconi 1961	Mioceno temprano		
MACN-Pi	3834	<i>Iheringiella</i> <i>patagonensis</i>	Cerro del Águila, Tierra del Fuego	Carmen Silva	Bernasconi 1961	Mioceno temprano		
MACN-Pi	3835	<i>Iheringiella</i> <i>patagonensis</i>	Castillo, Tierra del Fuego	Carmen Silva	Bernasconi 1961	Mioceno temprano		
MACN-Pi	3924	<i>Schizaster</i> <i>patagonensis</i>	Bahía Mazarredo	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	extraviado	
MACN-Pi	3925	<i>Iheringiella</i> <i>patagonensis</i>	Bahía Mazarredo	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano		
MACN-Pi	3981	<i>Iheringiella</i> <i>patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián	Bernasconi 1961	Oligoceno		
MACN-Pi	3981	<i>Iheringiella</i> <i>patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián	Bernasconi 1961	Oligoceno		
MACN-Pi	3982	<i>Monophoraster</i> <i>darwini</i>	Punta Ninfas	Puerto Madryn	Bernasconi 1961	Mioceno tardío		
MACN-Pi	3983	<i>Monophoraster</i> <i>darwini</i>	Puerto Pirámides	Puerto Madryn	Bernasconi 1961	Mioceno tardío		
MACN-Pi	3984	<i>Schizaster</i> <i>patagonensis</i>	Bahía Mazarredo	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	extraviado	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
MACN-Pi	3988	<i>Schizaster ameghinoi</i>	Punta Casamayor	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano		mal número de colección, 3988 es <i>Isechinus</i>
MACN-Pi	4027	<i>Monophoraster darwini</i>	Puerto San José	Puerto Madryn	Bernasconi 1961	Mioceno tardío		
MACN-Pi	4028	<i>Monophoraster darwini</i>	Puerto Pirámides	Puerto Madryn	Bernasconi 1961	Mioceno tardío		
MACN-Pi	4073	<i>Isechinus praecursor</i>	Punta Casamayor	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano		
MACN-Pi	4074	<i>Linthia gaudryi</i>	Punta Casamayor	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	extraviado	
MACN-Pi	4112	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Comodoro Rivadavia	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano		
MACN-Pi	4522	<i>Brissopsis (Kleinia?) mortenseni</i>	Río Grande, Cabo Domingo	Carmen Silva	Parma, 2012	Mioceno medio		holotipo
MACN-Pi	4523	<i>Schizaster patagonensis</i>	Punta Nava	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	extraviado	
MACN-Pi	4524	<i>Schizaster iheringi</i>	Pan de Azúcar	San Julián	Bernasconi 1961	Oligoceno	extraviado	
MACN-Pi	4525	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Punta Casamayor	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	disponible	E38 Coll. Ameghino
MACN-Pi	4527	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Bajo de San Julián	San Julián	Bernasconi 1961	Oligoceno	préstamo S.M.	
MACN-Pi	4528	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Golfo San Jorge	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	préstamo S.M.	
MACN-Pi	4529	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Pan de Azúcar	San Julián	Bernasconi 1961	Oligoceno	préstamo S.M.	
MACN-Pi	4530	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Punta Nava	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano		
MACN-Pi	4531	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Bajo de San Julián	San Julián	Bernasconi 1961	Oligoceno		

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
MACN-Pi	4532	<i>Monophoraster darwini</i>	San Matías	Puerto Madryn	Bernasconi 1961	Mioceno tardío		
MACN-Pi	4533	<i>Monophoraster duboisi</i>	Paraná	Paraná	Pérez et al., 2013	Mioceno tardío		
MACN-Pi	4534	<i>Monophoraster duboisi</i>	Barrancas Villa Urquiza	Paraná	Pérez et al., 2013; Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	
MACN-Pi	4535	<i>Monophoraster darwini</i>	Punta Pirámides	Puerto Madryn	Bernasconi 1961	Mioceno tardío		
MACN-Pi	4536	<i>Monophoraster darwini</i>	Puerto Madryn	Puerto Madryn	Bernasconi 1961	Mioceno tardío		
MACN-Pi	4539	<i>Monophoraster duboisi</i>	Paraná	Paraná	Bernasconi 1961, Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	
MACN-Pi	4540	<i>Monophoraster darwini</i>	Puerto Madryn	Puerto Madryn	Bernasconi 1961	Mioceno tardío		
MACN-Pi	4541	<i>Monophoraster darwini</i>	Puerto Madryn	Puerto Madryn	Bernasconi 1961	Mioceno tardío		
MACN-Pi	4542	<i>Monophoraster duboisi</i>	Barrancas del Brete	Paraná	Pérez et al., 2013; Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	
MACN-Pi	4544	<i>Cidaris antarctica</i>	Bajo de San Julián	San Julián	Bernasconi 1961	Oligoceno	extraviado	
MACN-Pi	4546	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Comodoro Rivadavia	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano		
MACN-Pi	4547	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Yegua Quemada	Monte León	del Río y Martínez 2021	Mioceno temprano	disponible	
MACN-Pi	4547	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Yegua Quemada	Monte León	Bernasconi 1961	Mioceno temprano		
MACN-Pi	4548	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Jack Harvey	Monte León	Bernasconi 1961	Mioceno temprano		
MACN-Pi	4553	<i>Isechinus praecursor</i>	Bajo de San Julián	San Julián	Bernasconi 1961	Oligoceno	extraviado	
MACN-Pi	4554	<i>Hypechinus patagonensis</i>	Punta Nava	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	disponible	E30 Coll. Ameghino

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
MACN-Pi	4555	<i>Isechinus praecursor</i>	Punta Nava	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	disponible	E30 Coll. Ameghino
MACN-Pi	4556	<i>Hypechinus patagonensis</i>	Punta Casamayor	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano		
MACN-Pi	4557	<i>Goniocidaris jorgensis</i>	Pan de Azúcar	San Julián	Bernasconi 1961	Oligoceno	disponible	E30 Coll. Ameghino
MACN-Pi	4558	<i>Hypechinus patagonensis</i>	Punta Casamayor	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	disponible	E30 Coll. Ameghino
MACN-Pi	4559	<i>Hypechinus patagonensis</i>	Punta Casamayor	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	disponible	E30 Coll. Ameghino
MACN-Pi	4562	<i>Cidaris julianensis</i>	Punta Nava	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	disponible	E30 Coll. Ameghino
MACN-Pi	4563	<i>Cidaris antarctica</i>	Pan de Azúcar	San Julián	Bernasconi 1961	Oligoceno	disponible	E30 Coll. Ameghino
MACN-Pi	4564	<i>Cidaris antarctica</i>	Punta Nodales	San Julián	Bernasconi 1961	Oligoceno		
MACN-Pi	4565	<i>Cidaris antarctica</i>	Punta Nodales	San Julián	Bernasconi 1961	Oligoceno		
MACN-Pi	4566	<i>Cidaris antarctica</i>	Norte del Río Seco	San Julián	Bernasconi 1961	Oligoceno		
MACN-Pi	4570	<i>Isechinus praecursor</i>	Punta Casamayor	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	disponible	D28 Coll. Windhausen
MACN-Pi	4571	<i>Isechinus praecursor</i>	Bahía Mazarredo	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	disponible	D28 Coll. Windhausen
MACN-Pi	4572	<i>Isechinus praecursor</i>	Bahía Mazarredo	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	extraviado	
MACN-Pi	4573	<i>Isechinus praecursor</i>	Punta Casamayor	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	disponible	E38 (ahora 3988)
MACN-Pi	4577	<i>Hypechinus patagonensis</i>	Punta Casamayor	Chenque	Bernasconi 1961	Mioceno temprano	disponible	E30 Coll. Ameghino
MACN-Pi	4580	<i>Monophoraster darwini</i>	Estancia Busnadiego	Chenque	del Río y Martínez 2021	Mioceno medio	disponible	
MACN-Pi	4586	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Pan de Azúcar	San Julián	Mooi et al., 2018	Oligoceno		

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
MACN-Pi	4625	<i>Brissopsis (Kleinia?) mortenseni</i>	Río Grande, Cabo Domingo	Carmen Silva	Parma, 2012	Mioceno medio		paratipo
MACN-Pi	4705	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno medio	disponible	paratipo
MACN-Pi	4706	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno medio		
MACN-Pi	4707	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno medio		
MACN-Pi	4708	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno medio		
MACN-Pi	4709	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno medio		
MACN-Pi	4710	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno medio		
MACN-Pi	4711	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno medio		
MACN-Pi	4714	<i>Abertella gualichensis</i>	Bajo del Gualicho	Gran Bajo del Gualicho	del Río y Martínez 2021	Mioceno medio	disponible	holotipo
MACN-Pi	5072	<i>Monophoraster duboisi</i>	Diamante	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	
MACN-Pi	5073	<i>Amplaster alatus</i>	Diamante	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	En la misma publicación se los determina además como <i>Monophoraster duboisi</i>
MACN-Pi	5074	<i>Amplaster alatus</i>	Diamante	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	En la misma publicación se los determina además como <i>Monophoraster duboisi</i>
MACN-Pi	5075	<i>Monophoraster duboisi</i>	Paraná	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
MACN-Pi	5144	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Pan de Azúcar/Meseta Chica	San Julián	del Río y Martínez 2021	Oligoceno	disponible	
MACN-Pi	5184	<i>Monophoraster duboisi</i>	Paraná	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	
MACN-Pi	5414	<i>Astropecten?</i> Sp.	Punta Maqueda	Chenque	Martínez y del Río, 2015	Mioceno temprano		
MACN-Pi	5807	<i>Monophoraster telfordi</i>	Punta Maqueda	Chenque	Mooi et al., 2016	Mioceno temprano	disponible	holotipo
MACN-Pi	5808	<i>Monophoraster telfordi</i>	Punta Maqueda	Chenque	Mooi et al 2016	Mioceno temprano		paratipo
MACN-Pi	5809	<i>Camachoaster maquedensis</i>	Punta Maqueda	Chenque	Mooi et al., 2018	Mioceno temprano	disponible	holotipo
MACN-Pi	5859	<i>Camachoaster maquedensis</i>	Punta Maqueda	Chenque	Mooi et al., 2018	Mioceno temprano		paratipo
MACN-Pi	5860	<i>Camachoaster maquedensis</i>	Punta Maqueda	Chenque	Mooi et al., 2018	Mioceno temprano		paratipo
MACN-Pi	6724	<i>Monophoraster duboisi</i>	Paraná	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	
MACN-Pi	6226	<i>Brisaster iheringi</i>	Punta Maqueda	Chenque	Martínez y del Río, 2017	Mioceno temprano	disponible	
MACN-Pi	6227	<i>Brisaster iheringi</i>	Punta Maqueda	Chenque	Martínez y del Río, 2017	Mioceno temprano	disponible	
MACN-Pi	6228	<i>Brisaster iheringi</i>	Punta Maqueda	Chenque	Martínez y del Río, 2017	Mioceno temprano	disponible	
MACN-Pi	6229	<i>Brisaster iheringi</i>	Punta Maqueda	Chenque	Martínez y del Río, 2017	Mioceno temprano	disponible	
MACN-Pi	s/n	<i>Iheringiella</i> sp. A	Meseta Chica	San Julián	del Río y Martínez 2021	Oligoceno	disponible	
MACN-Pi	s/n	<i>Iheringiella</i> sp. B	Meseta Chica	San Julián	del Río y Martínez 2021	Oligoceno	disponible	
MACN-Pi	s/n	<i>Iheringiella</i> sp. B	Estancia Floradora	Chenque	del Río y Martínez 2021	Mioceno temprano	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
MACN-Pi	s/n	<i>Monophoraster darwini</i>	Bajo del Gualicho	Gran Bajo del Gualicho	del Río y Martínez 2021	Mioceno medio	disponible	
MAS-Pi	511	<i>Abertella</i> sp.	Paraná	Paraná	del Río y Martínez 2021	Mioceno tardío	disponible	ilustrado en Martínez et al., 2021
MAS-Pi	521	<i>Abertella</i> sp.	Punta Gorda Sur	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	
MAS-Pi	522	<i>Abertella</i> sp.	Punta Gorda Sur	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	
MAS-Pi	1009	<i>Abertella</i> sp.	Punta Gorda Sur	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	
MAS-Pi	1010	<i>Monophoraster duboisi</i>	Cerro La Matanza	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	
MAS-Pi	1011	<i>Monophoraster duboisi</i>	Ballhorst	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	
MAS-Pi	1013	<i>Monophoraster duboisi</i>	Ballhorst	Paraná	Martínez et al., 2021	Mioceno tardío	disponible	
MB	E.7462	<i>Abertella miskellyi</i>	Camarones	Chenque	Kroh et al., 2012	Mioceno medio	disponible	paratipo
MB	E.7463	<i>Abertella miskellyi</i>	Camarones	Chenque	Kroh et al., 2013	Mioceno medio	disponible	holotipo
MCZ	102431	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián	Mooi et al., 2018	Oligoceno	disponible, moldes en préstamo	holotipo, antes IPEC-2496
MCZ	102433	<i>Monophoraster darwini</i>	Golfo San Matías	Puerto Madryn	Mooi et al., 2000	Mioceno tardío	disponible	antes IPEC-3369
MCZ	102434	<i>Monophoraster darwini</i>	Golfo San Matías	Puerto Madryn	Mooi et al., 2000	Mioceno tardío	disponible	antes IPEC-3370
MCZ	IPEC 1476	<i>Monophoraster darwini</i>	Patagonia	-	Desor 1858	-	disponible	Molde de T36 (MNHN.F.A23218), ident. <i>Lobophora darwini</i> . Coll. Agassiz.
MCZ	IPEC 2494	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián	Desor 1858	Oligoceno	disponible	molde de T94 (MNHN.F.R67264),

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
								ident. <i>Echinarachnius juliensis</i> . Coll. Agassiz.
MCZ	IPEC 2495	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Patagonia - JC Eocene	-	Desor 1858	-	extraviado	ident. <i>Scutella pileus linensis</i>
MCZ	IPEC3371	<i>Monophoraster darwini</i>	Golfo San Matías	Puerto Madryn	-	Mioceno tardío	disponible	
MLP	19	<i>Brissopsis (Kleinia) riccardii</i>	Rada Tilly, Punta Marqués	Chenque	Parma, 2012	Mioceno temprano		
MLP	23	<i>Brissopsis (Kleinia) riccardii</i>	Rada Tilly, Punta Marqués	Chenque	Parma, 2012	Mioceno temprano		
MLP	35	<i>Stigmatopygus posthumus</i>	Estancia Pasuco	Chenque	Parma, 1989	Mioceno temprano		
MLP	50	<i>Stigmatopygus posthumus</i>	¿Río Gallegos?	¿Monte León?	Parma, 1989	Mioceno temprano		La localidad es posiblemente la barranca norte de Río Coyle (Cerro Redondo), donde aflora la Formación Monte León.
MLP	12465	<i>Ophiocrossota kollemborgorum</i>	Punta Maqueda	Chenque	Caviglia et al., 2007	Mioceno temprano		holotipo
MLP	12466	<i>Ophiocrossota kollemborgorum</i>	Punta Maqueda	Chenque	Caviglia et al., 2007	Mioceno temprano		paratipo
MLP	1663a	<i>Stigmatopygus posthumus</i>	Sur de Puerto San Julián	Monte León	Parma, 1989	Mioceno temprano		
MLP	1663b	<i>Stigmatopygus posthumus</i>	Sur de Puerto San Julián	Monte León	Parma, 1989	Mioceno temprano		
MLP	26928A	<i>Brissopsis (Kleinia) riccardii</i>	Rada Tilly, Punta Marqués	Chenque	Parma, 2012	Mioceno temprano		
MLP	26928B	<i>Brissopsis (Kleinia) riccardii</i>	Rada Tilly, Punta Marqués	Chenque	Parma, 2012	Mioceno temprano		
MLP	2841A-E	<i>Brissopsis (Kleinia) riccardii</i>	Rada Tilly, Punta Marqués	Chenque	Parma, 2012	Mioceno temprano		

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
MLP	2842A	<i>Brissopsis</i> (<i>Kleinia</i>) <i>riccardii</i>	Rada Tilly, Punta Marqués	Chenque	Parma, 2012	Mioceno temprano		holotipo
MLP	2842B-E	<i>Brissopsis</i> (<i>Kleinia</i>) <i>riccardii</i>	Rada Tilly, Punta Marqués	Chenque	Parma, 2012	Mioceno temprano		paratipo
MNHN	B33423	<i>Monophoraster</i> <i>duboisii</i>	Punta Gorda Sur, Alto Paraná	Paraná	del Río y Martínez 2021	Mioceno tardío	disponible	
MNHN.F	A14218	<i>Hypechinus</i> <i>patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián	Desor 1858	Oligoceno	disponible	Lectotipo, antiguo MNHN11211
MNHN.F	A22684	<i>Monophoraster</i> <i>darwini</i>	Puerto Pirámides	Puerto Madryn	Lambert 1903	Mioceno tardío	disponible	Coll. Lambert, antiguo L18.446
MNHN.F	A22685	<i>Iheringiella</i> <i>patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián	Lambert 1903	Oligoceno	disponible	Coll. Lambert, antiguo L18.447
MNHN.F	A22686	<i>Iheringiella</i> <i>patagonensis</i>	Comodoro Rivadavia	Chenque	Lambert 1903	Mioceno temprano	disponible	Coll. Lambert, antiguo L18.448
MNHN.F	A23218	<i>Monophoraster</i> <i>darwini</i>	Puerto Pirámides	Puerto Madryn	Lambert y Jeannet, 1928	Mioceno tardío	disponible	Coll. Lambert, antiguo T36
MNHN.F	R62316	<i>Psammechinus</i> <i>lahilliei</i>	Cabo Curioso	Monte León	Lambert 1903	Mioceno temprano	disponible	Coll. Tournouër, holotipo
MNHN.F	R62317	<i>Hypechinus</i> <i>patagonensis</i>	Punta Casamayor	Chenque	Lambert 1903	Mioceno temprano	disponible	Coll. Tournouër, sintipo
MNHN.F	R62318	<i>Linthia gaudryi</i>	Punta Casamayor	Chenque	Lambert 1903	Mioceno temprano	disponible	Coll. Tournouër, 2 individuos, sintipos
MNHN.F	R62319	<i>Schizaster</i> <i>patagonensis</i>	Punta Nava	Chenque	Lambert 1903	Mioceno temprano	disponible	Coll. Tournouër, sintipo
MNHN.F	R65784	<i>Isechinus</i> <i>praecursor</i>	Cabo Curioso	San Julián	-	Oligoceno	disponible	Determinado por Roman, 2004
MNHN.F	R65785	<i>Hypechinus</i> <i>patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián	Lambert y Jeannet, 1928	Oligoceno	disponible	Coll. Lambert, antiguo T67
MNHN.F	R65819	<i>Hypechinus</i> <i>patagonensis</i>	Punta Casamayor	Chenque	Lambert 1903	Mioceno temprano	disponible	Coll. Tournouër, Fig. original

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
MNHN.F	R65820	<i>Hypechinus patagonensis</i>	Punta Casamayor	Chenque	-	Mioceno temprano	disponible	Coll. Tournouër, determinado por Roman, 2004
MNHN.F	R65821	<i>Hypechinus patagonensis</i>	Punta Casamayor	Chenque	-	Mioceno temprano	disponible	Coll. Tournouër, determinado por Roman, 2004
MNHN.F	R66994	<i>Stigmatopygus posthumus</i>	Punta Casamayor	Chenque	-	Mioceno temprano	disponible	Coll. Tournouër, determinado por Roman, 2004
MNHN.F	R67264	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián	Lambert y Jeannet, 1928	Oligoceno	disponible	Coll. Lambert, antiguo T94
MNHN.F	R67266	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Cabo Curioso	San Julián	-	Oligoceno	disponible	Coll. Tournouër, determinado por Roman, 2004, 6 indiv.
MNHN.F	R67267	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Punta Nava	Chenque	-	Mioceno temprano	disponible	Coll. Tournouër, determinado por Roman, 2004, 2 indiv.
MPB	3881	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho (40°18.854' S, 65°7.436' W)	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno temprano a medio		
MPB	3977	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho (40°18.854' S, 65°7.436' W)	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno temprano a medio		
MPB	3978	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho (40°18.854' S, 65°7.436' W)	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno temprano a medio		
MPB	3980	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho (40°18.854' S, 65°7.436' W)	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno temprano a medio		

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
MPB	3982	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho (40°18.854' S, 65°7.436' W)	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno temprano a medio		
MPB	3984	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho (40°18.854' S, 65°7.436' W)	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno temprano a medio	disponible	
MPB	3986	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho (40°18.854' S, 65°7.436' W)	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno temprano a medio		
MPB	3173-26	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho (40°18.854' S, 65°7.436' W)	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno temprano a medio	disponible	
MPB	3174-26	<i>Abertella gualichensis</i>	Salina del Gualicho (40°18.854' S, 65°7.436' W)	Gran Bajo del Gualicho	Martínez et al., 2005	Mioceno temprano a medio		
MPB	5002	<i>Brissopsis (Brissopsis) sp.</i>	Sur del Río Foyel, RP258 (41° 43' S, 71° 27' W)	Río Foyel	Parma, 2012	Mioceno temprano		
MPM-PI	19236	<i>Brisaster aff. B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19237	<i>Brisaster aff. B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19238	<i>Brisaster aff. B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19239	<i>Brisaster aff. B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
MPM-PI	19240	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19241	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19242	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19243	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19244	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19245	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19246	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19247	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19248	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19249	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19250	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19251	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19252	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19253	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19254	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19255	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
MPM-PI	19256	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19257	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19258	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19259	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19260	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19261	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19262	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19263	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19264	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19265	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19266	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19267	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19268	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19269	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19270	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19271	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
MPM-PI	19272	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19273	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19274	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19275	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19276	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19277	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19278	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19279	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19280	<i>Brisaster</i> aff. <i>B. iheringi</i>	RN3, 48.956° S; 67.648° W	Monte León	Palópolo et al., 2021	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19281	<i>Brisaster iheringi</i>	Playa Las Cuevas	Chenque	Carmona et al., 2020	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19282	<i>Brisaster iheringi</i>	Playa Las Cuevas	Chenque	Carmona et al., 2020	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19283	<i>Brisaster iheringi</i>	Playa Las Cuevas	Chenque	Carmona et al., 2020	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19284	<i>Brisaster iheringi</i>	Playa Las Cuevas	Chenque	Carmona et al., 2020	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19285	<i>Brisaster iheringi</i>	Playa Las Cuevas	Chenque	Carmona et al., 2020	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19286	<i>Brisaster iheringi</i>	Playa Las Cuevas	Chenque	Carmona et al., 2020	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19287	<i>Brisaster iheringi</i>	Playa Las Cuevas	Chenque	Carmona et al., 2020	Mioceno temprano	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
MPM-PI	19288	<i>Brisaster iheringi</i>	Playa Las Cuevas	Chenque	Carmona et al., 2020	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19289	<i>Brisaster iheringi</i>	Playa Las Cuevas	Chenque	Carmona et al., 2020	Mioceno temprano	disponible	
MPM-PI	19290	<i>Brisaster iheringi</i>	Playa Las Cuevas	Chenque	Carmona et al., 2020	Mioceno temprano	disponible	
NHMUK PI	79279	<i>Monophoraster darwini</i>	Punta Pirámides	Puerto Madryn	Mooi et al., 2000	Mioceno tardío	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	79280	<i>Monophoraster darwini</i>	Punta Pirámides	Puerto Madryn	Mooi et al., 2001	Mioceno tardío	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	79281	<i>Monophoraster darwini</i>	Punta Pirámides	Puerto Madryn	Mooi et al., 2002	Mioceno tardío	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	79282	<i>Monophoraster darwini</i>	Punta Pirámides	Puerto Madryn	Mooi et al., 2003	Mioceno tardío	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	79283	<i>Monophoraster darwini</i>	Punta Pirámides	Puerto Madryn	Mooi et al., 2004	Mioceno tardío	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	79284	<i>Monophoraster darwini</i>	Punta Pirámides	Puerto Madryn	Mooi et al., 2005	Mioceno tardío	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	E43225	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián		Oligoceno	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	E43226	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián		Oligoceno	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	E43227	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián		Oligoceno	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	E43228	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián		Oligoceno	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	E43229	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián		Oligoceno	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	E43230	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián		Oligoceno	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	E43231	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Puerto San Julián	San Julián		Oligoceno	disponible	Anteriormente BMNH

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
NHMUK PI	E4557	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Monte León	Monte León		Mioceno temprano	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	E4558	<i>Monophoraster darwini</i>	Río Deseado	Chenque		Mioceno temprano	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	E4862	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Río Chubut	Monte León		Mioceno temprano	disponible	Anteriormente BMNH
NHMUK PI	EE8568	<i>Zoroaster marambioensis</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister, 1979	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8569	<i>Zoroaster marambioensis</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister, 1979	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8570	<i>Zoroaster marambioensis</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister, 1979	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8571	<i>Zoroaster marambioensis</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister, 1979	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8572	<i>Ctenophoraster downeyae</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister, 1979	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8573	<i>Ctenophoraster downeyae</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister, 1979	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8574	<i>Ctenophoraster downeyae</i>	Locality 376, Brandy Bay, Isla 25 de Mayo (James Ross)				disponible	
NHMUK PI	EE8575	<i>Ctenophoraster downeyae</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister, 1979	Eoceno medio	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
NHMUK PI	EE8576	<i>Abatus kieri</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	McKinney et al., 1988	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8577	<i>Abatus kieri</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	McKinney et al., 1988	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8578	<i>Abatus kieri</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	McKinney et al., 1988	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8579	<i>Abatus kieri</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	McKinney et al., 1988	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8580	<i>Abatus kieri</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	McKinney et al., 1988	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8581	<i>Abatus kieri</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	McKinney et al., 1989	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8582	<i>Stigmatopygus andersoni</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	McKinney et al., 1988	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8583	<i>Stigmatopygus andersoni</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	McKinney et al., 1988	Eoceno medio	disponible	
NHMUK PI	EE8584	<i>Stigmatopygus andersoni</i>	Cape Wiman, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	McKinney et al., 1998	Eoceno medio	disponible	
PRI	4530	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Punta Nava	Chenque	del Río y Martínez 2021	Mioceno temprano	disponible	
PRI	58941	<i>Schizaster</i> sp.	GPS -64.6;- 56.6, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Stillwell	Eoceno tardío	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
PRI	59062	<i>Schizaster</i> sp.	GPS -64.6;- 56.6, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Stillwell	Eoceno medio	disponible	
PRI	59093	<i>Stigmatopygus andersoni</i>	GPS -64.6;- 56.6, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Stillwell	Eoceno tardío	disponible	21 ejemplares
PRI	59753	<i>Ctenophoraster downeyae</i>	GPS -64.6;- 56.6, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Zinsmeister	Eoceno medio	disponible	2 ejemplares
PRI	59789	<i>Schizaster antarcticus</i>	GPS -64.6;- 56.6, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Stillwell	Eoceno medio	disponible	27 ejemplares
PRI	59813	<i>Stigmatopygus andersoni</i>	GPS -64.6;- 56.6, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Stillwell	Eoceno tardío	disponible	2 ejemplares
PRI	59818	<i>Schizaster</i> sp.	GPS -64.6;- 56.6, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Stillwell	Eoceno tardío	disponible	11 ejemplares
PRI	61286	<i>Isselicrinus</i> sp.	GPS -64.6;- 56.7, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Zinsmeister	Eoceno medio	disponible	43 ejemplares
PRI	65703	<i>Metacrinus</i> sp.	GPS -64.6;- 56.7, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Zinsmeister	Eoceno medio	disponible	2 ejemplares

Acronimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
PRI	66649	<i>Stigmatopygus posthumus</i>	Loc 5378				disponible	2 ejemplares, anterior P.95
PRI	66650	<i>Stigmatopygus posthumus</i>	Loc 5378				disponible	Sintipo. Anterior P.96
PRI	66651	<i>Brisaster iheringi</i>	Norte de la desembocadura del Río Santa Cruz. GPS - 50.1; -68.3	Monte León	Martínez y del Río, 2017	Mioceno temprano	disponible	Anterior P.97
PRI	66652	<i>Brisaster iheringi</i>	Loc 5340				disponible	3 ejemplares
PRI	66653	<i>Brisaster iheringi</i>	Loc 5343				disponible	Anterior P.100, sintipo.
PRI	66654	<i>Brisaster iheringi</i>	Loc 6004, Santa Cruz				disponible	3 ejemplares , sintipo.
PRI	66829	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Oven Point	San Julián	del Río y Martínez 2021	Oligoceno	disponible	2 ejemplares. Anterior P.85 y P.85a.
PRI	66830	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Loc 5343				disponible	13 ejemplares. Foto del anterior P.86 (sintipo).
PRI	66831	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Loc 5347				disponible	2 ejemplares
PRI	66832	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Loc 5347				disponible	7 ejemplares. Foto del anterior P.88 (sintipo)
PRI	66833	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Loc 5348				disponible	2 ejemplares. Foto del anterior P. 89 (sintipo)
PRI	66834	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Río Chaliá	El Chacay	del Río y Martínez 2021	Mioceno temprano	disponible	Anterior P.90 (sintipo)
PRI	66835	<i>Iheringiella patagonensis</i>					disponible	7 ejemplares, foto del anterior P.91 (sintipo, molde)
PRI	66836	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Shell-Gap	El Chacay	del Río y Martínez 2021	Mioceno temprano	disponible	
PRI	66837	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Loc 6004, Santa Cruz				disponible	2 ejemplares, foto del antiguo P.97 (sintipo)

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
PRI	66838	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Lago Pueyrredón	El Chacay	del Río y Martínez 2021	Mioceno temprano	disponible	Anterior P.94. Otra numeración: 760 27
PRI	66839	<i>Monophoraster darwini</i>	Puerto Madryn, Chubut	Puerto Madryn		Mioceno tardío	disponible	Anterior 94a. Sintipo.
PRI	66898	<i>Cidaris antarctica</i>	Loc 5349					Anterior P.75. Una espina con su base y una placa interambulacral.
PRI	66899	<i>Hypechinus patagonensis</i>	Loc 5344					Anterior P.81. Superficie oral colapsada con espinas
PRI	66900	<i>Isechinus praecursor</i>	Loc 5343					2 ejemplares. Anterior P.82
PRI	66901	<i>Isechinus praecursor</i>	Loc 5343					Anterior P.83, sintipo
PRI	66902	<i>Isechinus praecursor</i>	Loc 5351					Anterior P.84, sintipo
PRI	66903	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Loc 5347					2 ejemplares. Anterior P.87, sintipo
PRI	68722	<i>Ctenophoraster downeyae</i>	GPS -64.2;-56.7; Isla Marambio (Seymour)	La Meseta		Eoceno medio	disponible	
PRI	68724	<i>Ophiura</i> sp.	Loc. 4293, GPS: S64.2°, W56.6°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno medio	disponible	
PRI	68725	<i>Ctenophoraster</i> sp.	Loc. 4293, GPS: S64.2°, W56.6°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta		Eoceno medio	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
PRI	68726	<i>Zoroaster marambioensis</i>	Loc. 4293, GPS: S64.2°, W56.6°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta		Eoceno medio	disponible	
PRI	68727	<i>Zoroaster marambioensis</i>	Loc. 4670, GPS: S64.2°, W56.6°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta		Eoceno medio	disponible	
PRI	68729	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 4323, GPS: S64.2°, W56.7°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson, 1999	Eoceno medio	disponible	
PRI	68730	<i>Zoroaster marambioensis</i>	Loc. 4323, GPS: S64.2°, W56.7°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta		Eoceno medio	disponible	
PRI	68740	<i>Zoroaster marambioensis</i>	GPS -64.2;- 56.7; Isla Marambio (Seymour)	La Meseta		Eoceno medio	disponible	
PRI	68742	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 5846, GPS: S64.2°, W56.7°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson, 2000	Eoceno medio	disponible	
PRI	68745	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 5846, GPS: S64.2°, W56.7°, Isla	La Meseta	Blake y Aronson, 2000	Eoceno medio	disponible	

Acronimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
			Marambio (Seymour)					
PRI	68746	<i>Zoroaster marambioensis</i>	GPS: -64.2;- 56.7, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta		Eoceno medio	disponible	
PRI	68750	<i>Ctenophoraster downeyae</i>	GPS: -64.2;- 56.7, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta		Eoceno medio	disponible	
PRI	68751	<i>Sclerasterias zinsmeisteri</i>	GPS: -64.2;- 56.7, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta		Eoceno medio	disponible	
PRI	68752	<i>Sclerasterias zinsmeisteri</i>	GPS: -64.2;- 56.6, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta		Eoceno medio	disponible	
PRI	77826	Crinoidea indet.	GPS: -64.2;- 56.7, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta		Eoceno medio	disponible	
PRI	77827	Crinoidea indet.	GPS: -64.2;- 56.7, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta		Eoceno medio	disponible	
PRI	77829	Crinoidea indet.	GPS: -64.2;- 56.7, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta		Eoceno tardío	disponible	
PRI	83635	<i>Iheringiella</i> sp. B	Estancia La Laurita		del Río y Martínez 2021	Mioceno temprano	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
PRI	83920	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Estancia La Laurita		del Río y Martínez 2021	Mioceno temprano	disponible	
ROMIP	5578	<i>Monophoraster darwini</i>	Puerto Pirámides	Puerto Madryn	Mooi et al., 2000	Mioceno tardío	disponible	
ROMIP	20196	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Puerto Santa Cruz	Monte León	Mooi et al. 1989	Mioceno temprano	disponible	5433M en Mooi et al., 2018
ROMIP	20270	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Punta Casamayor	Chenque	Mooi et al. 1989	Mioceno temprano	disponible	5468M en Mooi et al., 2018
ROMIP	20271	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Punta Casamayor	Chenque	Mooi et al., 2000	Mioceno temprano	disponible	5469M en Mooi et al., 2018
SEGEMAR	15526	<i>Amplaster alatus</i>	Estancia Isla Escondida	Puerto Madryn	del Río y Martínez 2021	Mioceno tardío	disponible	paratipo
SEGEMAR	15527	<i>Amplaster alatus</i>	Estancia Isla Escondida	Puerto Madryn	Mooi et al., 2000	Mioceno tardío		holotipo
SEGEMAR	15528	<i>Amplaster alatus</i>	Estancia Isla Escondida	Puerto Madryn	Mooi et al., 2000	Mioceno tardío		
SEGEMAR	15529	<i>Amplaster alatus</i>	Estancia Isla Escondida	Puerto Madryn	Mooi et al., 2000	Mioceno tardío		
SEGEMAR	15530	<i>Amplaster alatus</i>	Estancia Isla Escondida	Puerto Madryn	Mooi et al., 2000	Mioceno tardío		
SEGEMAR	15531	<i>Amplaster alatus</i>	Estancia Isla Escondida	Puerto Madryn	Mooi et al., 2000	Mioceno tardío		
UCMP	33358	<i>Monophoraster darwini</i>	Golfo San Matías	Puerto Madryn		Mioceno tardío	disponible	
UCMP	275270	<i>Monophoraster darwini</i>	Golfo San Matías	Puerto Madryn		Mioceno tardío	disponible	
UCMP	275272	<i>Monophoraster darwini</i>	Puerto Madryn, Chubut	Puerto Madryn		Mioceno tardío	disponible	
UF-IP	154032	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 86-003, GPS: S 64.2418°; W 56.6609°, Isla	Submeseta	-	Eoceno tardío	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
			Marambio (Seymour)					
UF-IP	154476	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 94-030, GPS: S 64.2393°; W 56.648°, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno tardío	disponible	
UF-IP	149977- 149996	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 94-025, GPS: S 64.246°; W 56.623°, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno tardío	disponible	
UF-IP	149997- 150021	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 86-011, GPS: S 64.235°; W 56.635°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	-	Eoceno medio	disponible	
UF-IP	150022- 150062	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 94-026, GPS: S 64.2518°; W 56.6312°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno medio	disponible	
UF-IP	150085- 150087	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 86-011, GPS: S 64.235°; W 56.635°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	-	Eoceno medio	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
UF-IP	150088-150109	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 00-026 y 94-026, GPS: S 64.2518°; W 56.6312°, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno tardío	disponible	
UF-IP	150206-150226	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 86-011, GPS: S 64.235°; W 56.635°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	-	Eoceno medio	disponible	
UF-IP	150316-150317	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 86-003, GPS: S 64.2418°; W 56.6609°, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno tardío	disponible	
UF-IP	150705-150754	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 86-003, GPS: S 64.2418°; W 56.6609°, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno tardío	disponible	
UF-IP	152182-152183	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 01-052, GPS: S 64.240°; W 56.651°, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno tardío	disponible	
UF-IP	153912-153919	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 01-002, GPS: S 64.239°; W	La Meseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno medio	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
			56.660°, Isla Marambio (Seymour)					
UF-IP	153928-153967	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 01-104, GPS: S 64.242°; W 56.658°, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno tardío	disponible	
UF-IP	154001-154011	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 01-097, GPS: S 64.242°; W 56.656°, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno tardío	disponible	
UF-IP	154028-154031	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 94-030, GPS: S 64.2418°; W 56.6609°, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno tardío	disponible	
UF-IP	154042-154065	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 86-006, GPS: S 64.23°; W 56.6091°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	-	Eoceno medio	disponible	
UF-IP	212861-212903	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 94-026, GPS: S 64.2518°; W 56.6312°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno medio	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
UF-IP	212992- 213025	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 94-026, GPS: S 64.2518°; W 56.6312°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno medio	disponible	
UF-IP	213061- 213146	<i>Ophiura hendleri</i>	Loc. 94-026, GPS: S 64.2518°; W 56.6312°, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson, 1998	Eoceno medio	disponible	
USNM	256068	<i>Zoroaster marambioensis</i>	Ohio State University Institute of Polar Studies locality 70, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister 1979	Eoceno medio	disponible	
USNM	258120	<i>Ctenophoraster downeyae</i>	Ohio State University Institute of Polar Studies locality 70, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister 1979	Eoceno medio	disponible	holotipo
USNM	258137	<i>Ctenophoraster downeyae</i>	Ohio State University Institute of Polar Studies locality 70, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister 1979	Eoceno medio	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
USNM	258163	<i>Zoroaster marambioensis</i>	Ohio State University Institute of Polar Studies locality 70, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister 1979	Eoceno medio	disponible	
USNM	406072	<i>Pentagonaster elegans</i>	Z-607 y Z-598, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Zinsmeister 1988	Eoceno tardío	disponible	
USNM	406073	<i>Pentagonaster elegans</i>	Z-607 y Z-598, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Zinsmeister 1988	Eoceno tardío	disponible	
USNM	406169	<i>Ctenophoraster downeyae</i>	Ohio State University Institute of Polar Studies locality 70, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister 1979	Eoceno medio	disponible	hipotipo
USNM	406170	<i>Pentagonaster elegans</i>	Z-607 y Z-598, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Zinsmeister 1988	Eoceno tardío	disponible	
USNM	406171	<i>Zoroaster marambioensis</i>	Ohio State University Institute of Polar Studies locality 70, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister 1979	Eoceno medio	disponible	
USNM	406172	<i>Zoroaster marambioensis</i>	Ohio State University Institute of	La Meseta	Blake y Zinsmeister 1979	Eoceno medio	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
			Polar Studies locality 70, Isla Marambio (Seymour)					
USNM	406173	<i>Zoroaster marambioensis</i>	Ohio State University Institute of Polar Studies locality 70, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister 1979	Eoceno medio	disponible	
USNM	406174	<i>Sclerasterias zinsmeisteri</i>	Z-59 y 86-5, Cross Valley, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Zinsmeister 1988	Eoceno tardío	disponible	holotipo
USNM	412358	<i>Sclerasterias zinsmeisteri</i>	Z-59 y 86-5, Cross Valley, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Zinsmeister 1988	Eoceno tardío	disponible	paratipo
USNM	412359	<i>Sclerasterias zinsmeisteri</i>	Z-59 y 86-5, Cross Valley, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Zinsmeister 1988	Eoceno tardío	disponible	paratipo
USNM	459278	<i>Notocrinus rasmusseni</i>	Localidad 83-48, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Meyer y Oji 1993	Eoceno tardío	disponible	paratipo
USNM	459279	<i>Notocrinus rasmusseni</i>	Localidad 83-48, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Meyer y Oji 1993	Eoceno tardío	disponible	paratipo
USNM	459280	<i>Notocrinus rasmusseni</i>	Localidad 83-48, Isla	Submeseta	Meyer y Oji 1993	Eoceno tardío	disponible	paratipo

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
			Marambio (Seymour)					
USNM	459281	<i>Notocrinus rasmusseni</i>	Localidad 83-48, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Meyer y Oji 1993	Eoceno tardío	disponible	paratipo
USNM	459282	<i>Notocrinus rasmusseni</i>	Localidad 83-48, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Meyer y Oji 1993	Eoceno tardío	disponible	paratipo
USNM	459283	<i>Notocrinus rasmusseni</i>	Localidad 83-48, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Meyer y Oji 1993	Eoceno tardío	disponible	holotipo
USNM	459284	<i>Notocrinus rasmusseni</i>	Localidad 83-48, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Meyer y Oji 1993	Eoceno tardío	disponible	paratipo
USNM	465125	<i>Scaphechinus patagoniensis</i>	Patagonia		-	Terciario	disponible	Walker's Coll.
USNM	465433	<i>Monophoraster darwini</i>	Chubut		-	Mioceno	disponible	Walker's Coll.
USNM	465434	<i>Monophoraster darwini</i>	Chubut		-	Mioceno	disponible	Walker's Coll.
USNM	465435	<i>Monophoraster darwini</i>	Chubut		-	Mioceno	disponible	Walker's Coll.
USNM	490419	<i>Paragonaster clarkae</i>	86-4 y 94.3, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	paratipo
USNM	490420	<i>Paragonaster clarkae</i>	86-4 y 94.3, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	paratipo

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
USNM	490421	<i>Paragonaster clarkae</i>	86-4 y 94.3, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	paratipo
USNM	490422	<i>Paragonaster clarkae</i>	86-4 y 94.3, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	paratipo
USNM	490423	<i>Paragonaster clarkae</i>	86-4 y 94.3, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	holotipo
USNM	490424	<i>Paragonaster clarkae</i>	86-4 y 94.3, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1999	Eoceno medio	disponible	paratipo
USNM	490425	<i>Paragonaster clarkae</i>	86-4 y 94.3, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	paratipo
USNM	490426	<i>Paragonaster clarkae</i>	86-4 y 94.3, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	
USNM	490427	<i>Paragonaster clarkae</i>	86-4 y 94.3, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	paratipo
USNM	490428	<i>Paragonaster clarkae</i>	86-4 y 94.3, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	paratipo
USNM	490429	<i>Tessellaster clarki</i>	86-5, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	holotipo
USNM	490430	<i>Tessellaster clarki</i>	86-5, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	paratipo
USNM	490431	<i>Sclerasterias zinsmeisteri</i>	Z-59 y 86-5, Cross Valley,	Submeseta	Blake y Zinsmeister 1988	Eoceno tardío	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
			Isla Marambio (Seymour)					
USNM	490432	<i>Sclerasterias zinsmeisteri</i>	Z-59 y 86-5, Cross Valley, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Zinsmeister 1988	Eoceno tardío	disponible	
USNM	490433	<i>Sclerasterias zinsmeisteri</i>	Z-59 y 86-5, Cross Valley, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Zinsmeister 1988	Eoceno tardío	disponible	
USNM	490434	<i>Sclerasterias zinsmeisteri</i>	Z-59 y 86-5, Cross Valley, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Zinsmeister 1988	Eoceno tardío	disponible	
USNM	490435	<i>Sclerasterias zinsmeisteri</i>	Z-59 y 86-5, Cross Valley, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Blake y Zinsmeister 1988	Eoceno tardío	disponible	
USNM	490436	<i>Ophiura hendleri</i>	86.3, 6 m debajo de la cresta de Ruby Nose, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	holotipo
USNM	490437	<i>Ophiura hendleri</i>	86.3, 6 m debajo de la cresta de Ruby Nose, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	paratipo
USNM	490438	<i>Ophiura hendleri</i>	86.3, 6 m debajo de la cresta de Ruby	La Meseta	Blake y Aronson 1998	Eoceno medio	disponible	paratipo

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
			Nose, Isla Marambio (Seymour)					
USNM	539948	<i>Metacrinus fossilis</i>	500.9; 528.7; 598.3; 607.8; 608.1; 609.2; DB-1-NE.23; SA-DB-1, Isla Marambio (Seymour)	Submeseta	Meyer y Oji 1993	Eoceno tardío	disponible	
USNM	565435	<i>Monophoraster darwini</i>	Chubut		-	Mioceno	disponible	Walker's Coll.
USNM	258121-31	<i>Ctenophoraster downeyae</i>	Ohio State University Institute of Polar Studies locality 70, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister 1979	Eoceno medio	disponible	paratipo
USNM	258132-42	<i>Zoroaster marambioensis</i>	Ohio State University Institute of Polar Studies locality 70, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Blake y Zinsmeister 1979	Eoceno medio	disponible	hipotipo
USNM	459221-77	<i>Metacrinus fossilis</i>	500.9; 528.7; 598.3; 607.8; 608.1; 609.2; DB-1-NE.23; SA-DB-1	Submeseta	Meyer y Oji 1993	Eoceno tardío	disponible	
YPM-IP	33641	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Bahía Mazarredo	Chenque		Mioceno temprano	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
YPM-IP	33642	<i>Iheringiella patagonensis</i>	Bahía Mazarredo	Chenque		Mioceno temprano	disponible	
ZPAL	Ca. V/1	<i>Eometacrinus australis</i>	ZPAL 1 (Bill Hill), Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Baumiller y Gaździcki, 1996	Eoceno medio	disponible	
ZPAL	Ca. V/2-3	<i>Eometacrinus australis</i>	ZPAL 1 (Bill Hill), Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Baumiller y Gaździcki, 1997	Eoceno medio	disponible	
ZPAL	Ca. V/4	<i>Cyathidium holopus</i>	ZPAL 1 (Bill Hill), Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Baumiller y Gaździcki, 1996	Eoceno medio	disponible	
ZPAL	Ca. V/5	<i>Notocrinus seymourensis</i>	ZPAL 6, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Baumiller y Gaździcki, 1996	Eoceno medio	disponible	
ZPAL	Ca. V/6	<i>Notocrinus seymourensis</i>	ZPAL 6, Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Baumiller y Gaździcki, 1996	Eoceno medio	disponible	
ZPAL	Ca. V/7-10	<i>Eometacrinus australis</i>	ZPAL 1 (Bill Hill), Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Baumiller y Gaździcki, 1998	Eoceno medio	en préstamo	
ZPAL	E. 11/1	<i>Caenopedina aleksandrabitnerae</i>	Isla 25 de Mayo (King George)	Polonez Cove	Kroh, 2014	Oligoceno	disponible	
ZPAL	E. 11/2a-c	<i>Abatus?</i> sp.	Isla 25 de Mayo (King George)	Polonez Cove	Kroh, 2014	Oligoceno	disponible	
ZPAL	E. 11/3	<i>Abatus?</i> sp.	Isla 25 de Mayo (King George)	Polonez Cove	Kroh, 2014	Oligoceno	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
ZPAL	E. III/ An 8-15	? <i>Sterechinus</i> sp.	"Pecten conglomerate", perfil 2, Isla 25 de Mayo (King George)	Polonez Cove	Jesionek-Szymańska 1984	Oligoceno	extraviado	
ZPAL	E. III/An 1-7	? <i>Notocidaris</i> sp.	"Pecten conglomerate", perfil 2, Isla 25 de Mayo (King George)	Polonez Cove	Jesionek-Szymańska 1984	Oligoceno	extraviado	
ZPAL	E. IV/2	<i>Notocidaris</i> sp.	Península Melville, perfil 1, Isla 25 de Mayo (King George)	Cape Melville	Jesionek-Szymańska 1987	Mioceno temprano	disponible	
ZPAL	E. IV/3	? <i>Sterechinus</i> sp.	Península Melville, perfil 1, Isla 25 de Mayo (King George)	Cape Melville	Jesionek-Szymańska 1987	Mioceno temprano	disponible	
ZPAL	E. IV/4	? <i>Sterechinus</i> sp.	Península Melville, perfil 1, Isla 25 de Mayo (King George)	Cape Melville	Jesionek-Szymańska 1987	Mioceno temprano	disponible	
ZPAL	E. IV/5	? <i>Schizaster</i> sp.	Península Melville, perfil 2, Isla 25 de Mayo (King George)	Cape Melville	Jesionek-Szymańska 1987	Mioceno temprano	disponible	
ZPAL	E. VII/1	<i>Austrocidaris seymourensis</i>	ZPAL 1 (Bill Hill), Isla	La Meseta	Radwanska 1996	Eoceno medio	disponible	

Acrónimo	Número	Especie	Localidad	Formación	Publicación	Edad	Estado	Observaciones
			Marambio (Seymour)					
ZPAL	E. VII/2-5	<i>Austrocidaris seymourensis</i>	ZPAL 1 (Bill Hill), Isla Marambio (Seymour)	La Meseta	Radwanska 1996	Eoceno medio	disponible	

ANEXO 5

LISTAS SINONÍMICAS ACTUALIZADAS DE LAS ESPECIES HALLADAS EN PATAGONIA ARGENTINA Y ANTÁRTIDA.

Clase Crinoidea

***Metacrinus fossilis* Rasmussen 1979**

- 1979 *Metacrinus fossilis* Rasmussen, p. 84.
1993 *Metacrinus fossilis* Rasmussen, Meyer y Oji, p. 253, figs. 2 y 3.
1994 *Metacrinus fossilis* Rasmussen, Pawson, p. 100.
2001 *Metacrinus fossilis* Rasmussen, Aronson y Blake, p. 34, fig. 3B.

***Eometacrinus australis* Baumiller y Gazdzicki 1996**

- 1994 *Metacrinus* sp., Baumiller y Gazdzicki, fig. 2A.
1996 *Eometacrinus australis*, Baumiller y Gazdzicki, p. 107, pl. 27:3-8, text-fig. 3-6.

***Notocrinus rasmusseni* Meyer y Oji 1993**

- 1993 *Notocrinus rasmusseni* Meyer y Oji, p. 254, Figs. 5,6.
1994 *Notocrinus rasmusseni* Meyer y Oji, Pawson, p. 100.
1996 *Notocrinus rasmusseni*, Baumiller y Gazdzicki, p. 111.

***Notocrinus seymouriensis* Baumiller y Gazdzicki 1996**

- 1994 *Notocrinus* sp., Baumiller y Gazdzicki, fig. 2C.
1996 *Notocrinus seymouriensis*, Baumiller y Gazdzicki, p. 110, pl. 27:1, text-fig. 7-8.

***Cyathidium holopus* Steenstrup in Michaelis y Scherk 1847**

- 1847 *Cyathidium holopus*, Steenstrup in Michaelis y Scherk, p. 119, 150.
1853 *Microporocrinus gastaldii*, Michelin, p. 93.
1884 *Cyathidium* sp., Carpenter, p. 143, 202, 211-216.
1899 *Cyathidium holopus*, Hennig, p. 116, fig. 21.
1913 *Cyathidium holopus*, Nielsen, p. 19, 27, 39, 56, pl. 4:1-20, 5:1-43, text-fig. 17-20, 31, 33-34.

1930 *Cyathidium* sp., Kuhn, p. 548.

1930 *Cyathidium holopus*, Richter, p. 64.

1961 *Cyathidium holopus*, Rasmussen, p. 242, pl. 35:1-10.

1994 *Cyathidium* sp., Baumiller y Gazdzicki, p. 10, fig. 2B.

1996 *Cyathidium holopus*, Baumiller y Gazdzicki, p. 112-113, pl. 27:2.

Clase Asteroidea

***Pentagonaster elegans* Blake 1988**

1988 *Buterminaster elegans* Blake in Blake y Zinsmeister, p. 494, fig. 3.2-3.6.

1994 *Buterminaster elegans* Blake, Pawson, p. 100.

2007 *Pentagonaster elegans* (Blake), Mah, p. 325, fig. 6C-E.

***Ctenophoraster downeyae* Blake y Zinsmeister 1979**

1979 *Ctenophoraster downeyae* Blake y Zinsmeister, p. 1150, pl. 1.

1988 *Ctenophoraster downeyae* Blake y Zinsmeister, p. 494, fig. 3.1.

1994 *Ctenophoraster downeyae* Blake y Zinsmeister, Pawson, p. 100.

1998 *Ctenophoraster downeyae*; Blake y Aronson, p. 345, fig. 7.6.

***Zoroaster marambioensis* Palópolo *et al.*, 2021**

1979 *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson, 1873; Blake y Zinsmeister, p. 1151-1152, pl. 2.1-2.11.

1988 *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson, 1873; Blake y Zinsmeister, p. 495, figs. 3.7-3.10, 4.1-4.4.

1990 *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson, 1873, Blake, p. 115, fig. 6A-B.

1994 *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson, 1873, Pawson, p. 100.

1998 *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson, 1873; Blake y Aronson, 345.

2017 *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson, 1873, Palópolo *et al.*, p. 654-657, figs. 2-3.

2018 *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson, 1873, Palópolo *et al.*, p. 27.

2021 *Zoroaster marambioensis*, Palópolo *et al.*, Figs. 4-9.

***Sclerasterias zinsmeisteri* Blake y Aronson 1998**

1988 *Sclerasterias?* sp., Blake y Zinsmeister, p. 495, fig. 4.5-4.9.

1994 *Sclerasterias?* sp. Blake y Zinsmeister, Pawson, p. 100.

1998 *Sclerasterias zinsmeisteri* Blake y Aronson, p. 347, fig. 4.6-4.13.

Clase Ophiuroidea

***Ophiocrossota kollebergorum* Caviglia et al., 2007**

2007 *Ophiocrossota kollebergorum* Caviglia et al., p. 150, figs. 2-3.

2010 *Ophiocrossota kollebergorum* Martínez et al., p. 4-6, fig. 2-5, 8.

2015 *Ophiocrossota kollebergorum* Caviglia et al., Martínez y del Río, p. 5, fig. 3D.

***Ophioderma bonaudoae* Martínez y del Río 2008**

2005 Ophiurida, Martínez et al., p. 63.

2008 *Ophioderma bonaudoae* Martínez y del Río, p. 47, pl. 1, Fig. 3A-G.

2015 *Ophioderma bonaudoae* Martínez y del Río, p. 4, fig. 3C.

***Ophiura hendleri* Blake y Aronson 1998**

1998 *Ophiura hendleri* Blake y Aronson, p. 348-350, figs. 5.1-5.8, 6.1-6.4, 7.1-7.4, 7.6.

“*Ophiura*” *elegantoides* Furque y Camacho 1949

1949 *Ophiura elegantoides* Furque y Camacho 1949, p. 277, pl. 1, fig. 1.

2005 *Ophiura elegantoides* Furque y Camacho, Malumián y Olivero, p. 350.

2008 “*Ophiura*” *elegantoides* Furque y Camacho, Martínez y del Río, p. 43.

2015 “*Ophiura*” *elegantoides* Furque y Camacho, Martínez y del Río, p. 5-6.

***Ophioplocus januarii* (Lütken, 1856)**

2008 *Ophioplocus januarii* (Lütken, 1856), Martínez, p. 208.

2018 *Ophioplocus januarii* Brogger y Signorelli, p. 46.

Clase Echinoidea

***Cidaris antarctica* Ortmann 1900**

1900 *Cidaris antarctica* Ortmann, p. 369.

1902 *Cidaris antarctica*, Ortmann, p. 51, pl. 11, fig. 1 a-d.

1902 *Cidaris antarctica* Ortmann, de Loriol, p. 4, pl. 1, fig. 1-12.

***Austrocidaris seymouriensis* Radwanska 1996**

- 1996 *Austrocidaris seymouriensis* Radwanska, p. 120-122, figs. 28-31, text-figs. 2-3.
2013 *Austrocidaris seymouriensis* Radwanska, Saucedo *et al.*, p. 611.

***Notocidaris?* sp. Jesionek-Szymanska 1984**

- 1984 *Notocidaris?* sp. Jesionek-Szymanska, p. 127, pl. 1, 2.3.
1987 *Notocidaris?* sp. Jesionek-Szymanska, p. 166, pl. 44:1-2.
1994 *Notocidaris?* sp. Jesionek-Szymanska, Pawson, p. 100.
2013 *Notocidaris?* sp. Jesionek-Szymanska, Saucedo *et al.*, p. 611.

***Isechinus praecursor* (Ortmann 1900)**

- 1900 *Toxopneustes praecursor*, Ortmann, p. 369; 102, p. 53-54, pl. 9, figs. 3 a y b.
1902 *Boletia praecursor* (Ortmann), de Loriol, p. 11, pl. I, figs. 22-24.
1902 *Toxopneustes praecursor*, Ortmann, p. 53, pl. 11, figs. 3 a y b.
1903 *Isechinus praecursor* (Ortmann), Lambert, p. 477, text fig. 1.
1914 *Isechinus praecursor* (Ortmann), Lambert y Thiéry, p. 241.
1943 *Isechinus praecursor* (Ortmann), Mortensen, p. 179, fig. 80a-c.
1959 *Isechinus praecursor* (Ortmann), Bernasconi, p. 146-147, pl. 5, figs. 1 y 2.
1966 *Isechinus praecursor* (Ortmann), Camacho, p. 471.
1966 *Isechinus praecursor* (Ortmann), Fell y Pawson, p. 431, figs. 2 a y b.
1981 *Isechinus praecursor* (Ortmann), Zinsmeister, p. 1098-1100, text-fig. 5 M y N.
2021 *Isechinus praecursor*, del Río y Martínez, p. 42.

***Hypechinus patagonensis* (d'Orbigny 1842)**

- 1842 *Echinus patagonensis* d'Orbigny, p. 135, pl. 6, figs. 14-16.
1846 *Echinus patagonensis* Agassiz y Desor, p. 370.
1847 *Hypechinus patagonicus* Desor, p. 130, pl. 8, fig. 4.
1858 *Hypechinus patagonensis* Desor, p. 130, pl. 18, fig. 4.
1897 *Hypechinus patagonicus* (d'Orbigny), Ihering, p. 336.
1901 *Psammechinus iheringi* de Loriol, p. 37, pl. 3 figs 3-4
1902 *Psammechinus iheringi* de Loriol, p. 14, pl. I, figs. 20, 20a.
1902 *Hypechinus patagonensis* (d'Orbigny) Ortmann, p. 53, pl. 11, fig. 2

- 1903 *Hypechinus iheringi* (d'Orbigny) Lambert, p 477, fig 3.
1903 *Psammechinus iheringi*, Lambert, p. 474, pl. XV, fig. 8.
1943 *Hypechinus patagonensis* (d'Orbigny) Mortensen, p. 176, figs 77 a y b.
1959 *Hypechinus patagonensis* (d'Orbigny) Bernasconi, p. 147-149, pl. 1, fig. 3-5.
1981 *Hypechinus patagonensis* (d'Orbigny), Zinsmeister, p. 1099-1100, text-fig. 5H-J.
2001 *Psammechinus?* cf. *Psammechinus iheringi* de Loriol, Camacho *et al.*, p. 204-205, lám. 4, fig. 4; text-figs. 3-4.
2021 *Hypechinus patagonensis*, del Río y Martínez, p. 42.

***Sterechinus?* sp. Jesionek-Szymanska 1984**

- 1982 *Isechinus?* sp., Gazdzicki y Wrona, p. 401, fig. 7b.
1984 *Sterechinus?* sp. Jesionek-Szymanska, p. 128, pl. 2, figs. 1, 4-9.
1987 *Sterechinus?* sp. Jesionek-Szymanska, p. 166-167, pl. 44, figs. 3-4.
1994 *Sterechinus?* sp. Jesionek-Szymanska, Pawson, p. 100.
2013 *Sterechinus?* sp. Jesionek-Szymanska, Saucedo *et al.*, p. 611.

***Stigmatopygus posthumum* (Ortmann, 1902)**

- 1900 *Cyrtoma posthumum*, Ortmann, p. 369.
1902 *Cyrtoma posthumum*, Ortmann, p. 60, pl. 12, figs. 1 a y b.
1902 *Platipygus posthumus* (Ortmann), de Loriol, p. 17, pl. 2, fig. 1.
1903 *Platipygus posthumus* (Ortmann), Lambert, p. 479-480.
1962 *Platipygus posthumus*, Kier, p. 236.
1989 *Platipygus posthumus* (Ortmann), Parma, p. 217, lám. 1:1-4; 2:1-6; text-figs. 3-6.
2021 *Platipygus posthumus*, del Río y Martínez, p. 43.

***Stigmatopygus andersoni* (Lambert 1910)**

- 1910 *Cassidulus andersoni* Lambert, p. 8, pl. 1, figs. 34-37.
1988 *Stigmatopygus andersoni* McKinney *et al.*, p. 501, fig. 2.1 y 2.2.
1994 *Stigmatopygus andersoni* (Lambert 1910), Pawson, p. 100.
2013 *Stigmatopygus andersoni* (Lambert 1910), Saucedo *et al.*, p. 611.

***“Eoscutella” mirandae* (Parma, 1985)**

- 1985 *Eoscutella mirandae*, Parma, p. 37, lám. 1, fig. 1-3; text-fig. 3-4.

2018 "*Eoscutella*" *mirandae* (Parma), Mooi *et al.*, p. 305, 323-324, tabla 2.

2021 "*Eoscutella*" *mirandae* (Parma), del Río y Martínez, p. 42, 47-48, fig. 6L.

***Iheringiella patagonensis* Desor 1847**

1847 *Scutella patagonensis* Desor, p. 287.

1847 *Echinarachnius juliensis* Desor, p. 487.

1847 *Scutella patagonensis*, Agassiz y Desor, p. 76.

1847 *Scutella patagonensis*, Agassiz y Desor, p. 77.

1858 *Echinarachnius patagonensis*, Desor, p. 231.

1858 *Scutella patagonensis*, Desor, p. 234.

1896 *Iheringia patagonensis* (Desor), Lahille p. 437.

1897 *Echinarachnius juliensis* Desor, Ihering, p. 336.

1897 *Scutella patagonensis* Desor, Ihering, p. 337.

1898 *Iheringia patagonensis*, Lahille, p. 438, pl. 1 y 2.

1898 *Iheringiana patagonensis*, Berg, p. 41.

1899 *Iheringina juliensis*, Lahille, p. 395.

1899 *Iheringiella juliensis*, Berg, p. 16.

1899 *Iheringia patagonensis*, Lambert, p. 120.

1902 *Scutella patagonensis*, Ortmann, p. 55-60, pl- 11, fig. 4a-c.

1902 *Iheringina patagonensis* (Desor), de Loriol, p. 15-17, pl. 1, fig. 25-29.

1903 *Iheringia patagonensis* (Desor), Lambert, p. 478-479.

1904 *Iheringiana patagonensis* (Desor), Ihering, p. 232.

1948 *Iheringiana patagonensis* (Desor), Mortensen, p. 388, fig. 226.

1955 *Iheringiella patagonensis* (Desor), Durham, p. 171, figs. 29D-F.

1959 *Iheringiana patagonensis* (Desor), Bernasconi, p. 153, lám. 3:1-2, 5:5.

1966 *Iheringia patagonensis* (Desor), Durham, p. 485, fig. 372-375.

1981 *Iheringiella patagonensis* (Desor), Zinsmeister, p. 1100.

1991 *Iheringiella patagonensis* (Desor), Reichler y Camacho, p. 32, lám. 1, fig. F.

2000 *Iheringiella patagonensis* (Desor), Mooi *et al.*, p. 266-267, fig. 3.5.

2016 *Iheringiella patagonensis* (Desor), Mooi *et al.*, p. 45.

2018 *Iheringiella patagonensis* (Desor), Mooi *et al.*, p. 304, 322, figs. 1, 4.

2021 *Iheringiella patagonensis* (Desor), del Río y Martínez, p. 41-44, figs. 5A-B, 6A-G.

***Monophoraster darwini* (Desor 1847)**

1847 *Monophora darwini* Desor p. 287

1858 *Monophora darwini*, Desor, p. 234.

1896 *Monophora darwini*, Lahille, p. 409, 411, pl. 1-4.

1897 *Monophora darwini* Desor, Ihering, p. 337.

1903 *Monophora darwini* Desor, Lambert, p. 479.

1921 *Monophoraster darwini* Lambert y Thiéry, p. 324.

1948 *Monophoraster darwini* Desor, Mortensen, p. 419

1955 *Monophoraster darwini* Desor, Durham, p. 170, fig. 29E.

1966 *Monophoraster darwini* Desor, Durham, p. U485, fig. 6A-C.

2000 *Monophoraster darwini* Desor, Mooi *et al.*, p. 268, Fig. 3.1, 3.3.

2016 *Monophoraster darwini* Desor, Mooi *et al.*, p. 48.

2021 *Monophoraster darwini* Desor, del Río y Martínez, p. 45-46, Fig. 7A-C, 8A-B.

***Monophoraster duboisi* (Cotteau 1884)**

1884 *Monophora duboisi* Cotteau, p. 341, pl. 6, figs. 9–12.

1901 *Monophora darwini* Borchert, p. 229, pl. 10, figs. 28–30.

1948 *Monophoraster duboisi* (Cotteau), Mortensen, p. 419

1955 *Monophoraster duboisi* (Cotteau), Durham, p. 170.

1961 *Monophora duboisi* (Cotteau), Bernasconi, p. 158, lám. 4, figs. 3-5.

2000 *Monophoraster duboisi* (Cotteau), Mooi *et al.*, p. 268, Fig. 3.2, 3.4.

2016 *Monophoraster duboisi* (Cotteau), Mooi *et al.*, p. 51-52.

2021 *Monophoraster duboisi* (Cotteau), del Río y Martínez, p. 46, Fig. 8C.

***Monophoraster telfordi* Mooi *et al.*, 2016**

2016 *Monophoraster telfordi*, Mooi *et al.*, p. 48-51, Fig. 3, 4A-C.

2021 *Monophoraster telfordi*, del Río y Martínez, p. 43, Fig. 6K.

***Camachoaster maquedensis* Mooi *et al.*, 2018**

2018 *Camachoaster maquedensis* Mooi *et al.*, p. 310-312, figs. 1, 5–8.

2021 *Camachoaster maquedensis*, del Río y Martínez, p. 43, 47, Fig. 6J.

***Amplaster alatus* Rossi de García y Levy, 1989**

- 1989 *Amplaster alatus* Rossi de García y Levy, p. 89–92, text-fig. 1, pl. 1, figs. 1–4.
1994 *Lunulaster alatus*, Parma y Martínez, p. 65–66.
2000 *Amplaster alatus* Rossi de García y Levy, Mooi *et al.*, p. 268–269, figs. 4.1, 5.1–5.5, 6.1–6.3.
2021 *Amplaster alatus*, del Río y Martínez, p. 44, 46, Fig. 7F.

***Abertella miskellyi* Kroh *et al.*, 2013**

- 2013 *Abertella miskellyi* Kroh *et al.*, p. 371–376, figs. 2A–F, 3A–B, 4, 5A–B, 6A–F.
2018 *Abertella miskellyi* Kroh *et al.*, Mooi *et al.*, p. 318.
2021 *Abertella miskellyi*, del Río y Martínez, p. 44, Fig. 7E.

***Abertella gualichensis* Martínez y Mooi, 2005**

- 2005 *Abertella gualichensis* Martínez *et al.*, p. 1230–1232, figs. 2–3.
2018 *Abertella gualichensis* Martínez *et al.*, Mooi *et al.*, p. 317–318, figs. 1, 4.
2021 *Abertella gualichensis*, del Río y Martínez, p. 44–45, Fig. 7D.

***Abatus kieri* McKinney *et al.*, 1988**

- 1988 *Abatus kieri* McKinney *et al.*, p. 501–502, figs. 3.1, 2.
1994 *Abatus kieri* McKinney *et al.*, Pawson, p. 100.

***Schizaster ameghinoi* Ihering 1897**

- 1897 *Schizaster ameghinoi* Ihering, p. 338.
1902 *Schizaster ameghinoi* Ihering, Ortmann, p. 62, pl. 13, fig. 1b.
1903 *Schizaster ameghinoi* Ihering, Lambert, p. 481, pl. 15, fig. 4.
1981 *Schizaster* sp., Zinsmeister, p. 1099–1100, text-fig. 5K–L.

***Schizaster?* sp. Jesionek-Szymanska 1987**

- 1987 *Schizaster?* sp. Jesionek-Szymanska, p. 167, pl. 44:5.
1994 *Schizaster?* sp. Jesionek-Szymanska, Pawson, p. 100.
2013 *Schizaster?* sp. Jesionek-Szymanska, Saucedo *et al.*, p. 611.

***Brisaster iheringi* (de Loriol 1902)**

- 1897 *Schizaster ameghinoi* Ihering: Ortmann, p. 62 (*partim*), pl. 13, Fig. 1a.

- 1902 *Schizaster iheringi* de Loriol, p. 21, pl. 2, Fig. 2.
1959 *Schizaster iheringi* de Loriol, Bernasconi, p. 171, pl. 3, fig. 6.
2001 *Brisaster* sp., Chiesa y Camacho, p. 303, tabla 2.
2001 *Schizaster?* sp., Chiesa y Camacho, p. 312.
2012 *Brisaster iheringi*, Parma, p. 417, 419
2017 *Brisaster iheringi* (de Loriol, 1902), Martínez *et al.*, p. S141-S144, figs. 3-7.

ANEXO 6

RESÚMENES Y PUBLICACIONES REALIZADAS CON MATERIALES ESTUDIADOS EN LA PRESENTE TESIS.

Palópolo, E.E., Brezina, S., Casadío, S., y Santillana, S. (2017). A little window to Eocene: exceptional preservation of sea stars from La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula. *In* Guaiquil, I., Leppe, M., Rojas, P., y Canales, R., (eds.). *Visiones de Ciencia Antártica, Libro de Resúmenes, IX Congreso Latinoamericano de Ciencias Antártica, Punta Arenas-Chile*, 654-657. Publicación del Instituto Antártico Chileno.

Palópolo, E.E., Brezina, S., Casadío, S., Santillana, S. y Griffin, M. (2018). A Thousand ways to die: exceptional preservation of sea stars on a paleosurface from La Meseta Formation (Eocene, Antarctic Peninsula). *In* Libro de resúmenes de la Reunión de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina (RCAPA 2018). Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina, 19:R21.

Palópolo, E.E., Casadío, S., Kroh, A., Harzhauser, M, y Griffin, M. (2019). Life and death in a submarine volcanic ash dune: the case of a group of patagonian miocene echinoids. *In* Libro de resúmenes de la Reunión de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina (RCAPA 2019): 137.

Palópolo, E.E., Kroh, A., Harzhauser, M., Griffin, M., Casadío, S., y Carmona, N. (2021a). An early Miocene spatangoid assemblage on a submarine volcanic ash dune from Patagonia (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 103214.

Palópolo, E.E., Brezina, S.S., Casadío, S., Griffin, M., y Santillana, S. (2021b). A new zoroasterid asteroid from the Eocene of Seymour Island, Antarctica. *Acta Palaeontologica Polonica* 66. <https://doi.org/10.4202/app.00714.2019>

UNA PEQUEÑA VENTANA AL EOCENO: PRESERVACIÓN EXCEPCIONAL DE ESTRELLAS DE MAR EN LA FORMACIÓN LA MESETA, ISLA MARAMBIO (A little window to Eocene: exceptional preservation of sea stars in La Meseta Formation, Seymour Island)

Palópolo, E.E.¹, Brezina, S.S.¹, Casadío, S.A.¹ y S. Santillana²

¹Instituto de investigaciones en Paleobiología y Geología, UNRN-CONICET, Avenida Roca 1242, General Roca, Río Negro, Argentina. E-mail: eepalopolo@unrn.edu.ar, sbrezina@unrn.edu.ar, sacasadio@unrn.edu.ar

²Instituto Antártico Argentino, 25 de Mayo 1143, San Martín, provincia de Buenos Aires, Argentina. ssantillana@dna.gov.ar

Los registros de asteroideos fósiles son escasos debido a que las placas del esqueleto están unidas por tejido conectivo y fibras musculares que se desintegran muy rápidamente después de la muerte de los individuos (Gale y Villier, 2013). En el caso que se preserven, estos depósitos se dividen de acuerdo a Brett *et al.* (1997) en dos grupos discretos: a) concentraciones de preservación excepcional con discos completos o fragmentados y algunos o todos los brazos articulados (*Lagerstätten*) y b) osículos aislados recuperados mediante técnicas de micropaleontología, en estos casos la determinación de los restos es limitada. Existen varios rasgos tafonómicos que contribuyen al tipo de preservación de los equinodermos. El transporte es uno de los factores que más influyen en la desintegración de sus esqueletos. A través de experimentos de *tumbling* realizados con restos de asteroideos, se determinó que con un mínimo transporte se pierden espinas y pedicelarios, con aproximadamente 1 km de transporte los brazos se encuentran incompletos y separados del disco central, mientras que con 10-12 km de transporte solo quedan osículos aislados (Gorzela y Salamon, 2013). El tiempo de exposición en la interfase agua-sedimento también tiene un rol importante en este aspecto, los asteroideos se desintegran completamente luego de 1 a 7 días después de la muerte, aún en ambientes de moderada a baja energía (Brett *et al.* 1997).

El estudio de concentraciones de asteroideos con preservación excepcional brinda información sobre su paleobiología y paleoecología, el ambiente sedimentario, y la historia tafonómica de los restos (Brett, 2003). En este trabajo se da a conocer una concentración de asteroideos asignados a *Zoroaster* aff. *Zoroaster fulgens*, con preservación excepcional en la Formación La Meseta, del Eoceno de Isla Seymour (Marambio), donde hasta el momento se registraban restos de discos y brazos fragmentados (Blake y Zinsmeister, 1979; Blake y Zinsmeister, 1989; Blake y Aronson, 1998).

La Formación La Meseta aflora en la isla Seymour (Marambio) y representa un sistema de valle incidido en donde se suceden facies deltaicas, estuáricas y de plataforma mareal-tempestítica (Marensi *et al.*, 1998a). Los fósiles provienen de un área de 20 m² (64° 14' 24'' S; 56° 40' 02'' O), el nivel fosilífero corresponde a una arenisca fina poco cementada de 3 a 5 cm de espesor correspondiente al Alomiembro Cucullaea I (Marensi *et al.*, 1998b) depositada en un ambiente de planicie de marea (Fig. 1).

Se analizaron 250 fragmentos, previo lavado y limpieza superficial para quitar el sedimento que estaba adosado principalmente en la zona oral de los fósiles. Se observaron los ejemplares a simple vista y con lupa binocular, tanto en cara oral como aboral. Se realizaron comparaciones con especies actuales de la misma familia. Los ejemplares estudiados fueron

asignados a *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson 1873, de acuerdo a las características morfológicas descritas por Blake y Zinsmeister (1979,1988).

Los mismos poseen un disco pequeño, con poca diferenciación con los brazos, de aproximadamente 20-25 mm de diámetro y brazos extensos terminados en punta, de aproximadamente 80-105 mm de largo. Los especímenes fueron hallados, en su mayoría, con la parte oral hacia el sustrato y los brazos extendidos a levemente curvados hacia abajo.

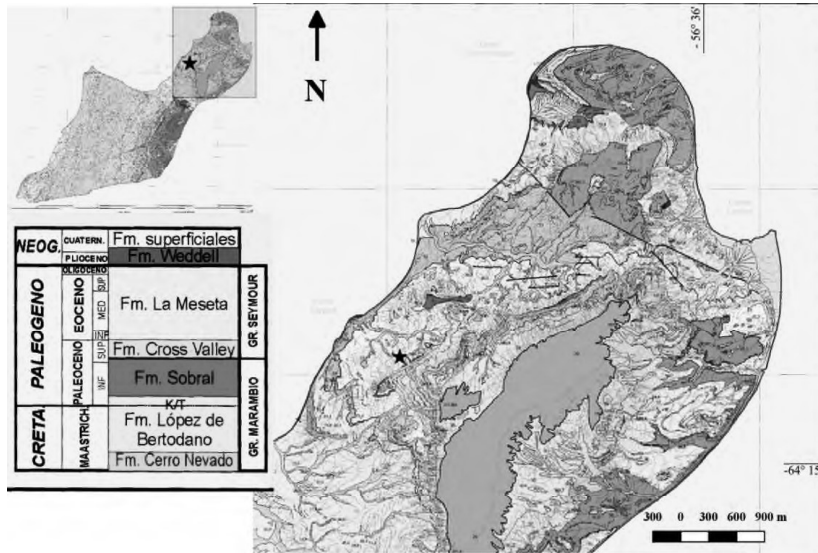


Figura 1. Mapa geológico y columna estratigráfica de la Isla Marambio (Montes *et al.*, 2007), la estrella indica el lugar del hallazgo. **Fig. 1.** Geologic Map and stratigraphic column of Seymour Island (Montes *et al.*, 2007), the star indicates the place of the discovery.

En la mayoría de los casos se trata de discos con brazos articulados completos y/o fragmentados, que poseen espinas articuladas, buena preservación de la zona

oral y del disco central, se observa la placa madreporica en cara aboral (permitiendo identificar los ambulacros e interambulacros). Las placas ambulacrales, adambulacrales y laterales en vista oral y lateral respectivamente, poseen espinas articuladas en la mayoría de los casos. A su vez, en la base de las espinas de las placas actinales se observa un anillo o corona formada por numerosos pedicelarios, como sucede en otras especies de zoroastéridos.

La mayor parte de los ejemplares poseen espinas ambulacrales y laterales articuladas y en posición de vida.

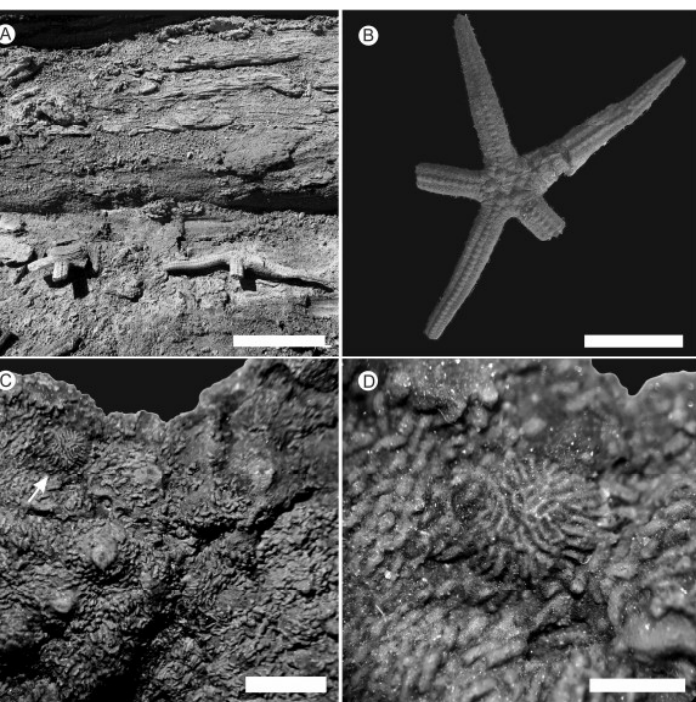


Fig. 2. *Zoroaster* aff. *Z. fulgens*. A: vista general del estrato (escala 10cm.); B: ejemplar con disco completo y brazos fragmentados (escala 5 cm); C: ejemplar con disco incompleto, madreporite en el interambulacro CD (escala: 4 mm). D: madreporite polisurcado, rodeado de espinas y pedicelarios (escala 4 mm). **Fig. 2.** *Zoroaster* aff. *Z. fulgens*. A: general view of the strata (scale bar: 10 cm); B: specimen with complete disc and fragmented arms (scale bar: 5cm); C: specimen with incomplete disc, madreporite in CD interambulacrum (scale bar: 4mm); D: polysurcate madreporite, surrounded by spines and pedicellaria (scale bar: 4mm)

Existen varios ejemplares con discos incompletos, la mayoría de las veces se preserva el interambulacro CD, donde se puede observar el madreporite pequeño, con gran cantidad de surcos y

poros, entre dos placas grandes de forma similar a las placas actinales de los brazos. A su vez, varios de los brazos conservan el osículo terminal pudiéndose identificar la zona donde se ubicaría el ocelo. Además se preservaron las espinas y algunos pedicelarios.

El depósito contiene solo especímenes adultos, según Blake y Zinsmeister (1988), los juveniles de *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* son mucho más pequeños y se alimentan por suspensión, con los brazos curvados hacia arriba en posición de vida. Por lo general, los zoroastéridos adultos suelen tener comportamientos gregarios, especialmente durante el período de reproducción, hallándose en los océanos actualmente con una densidad de 3,9-20 ejemplares por m². Esto podría explicar la gran cantidad de ejemplares casi completos hallados en el mismo nivel. Los fósiles estudiados pertenecen a una concentración autóctona, ya que la mayoría de los individuos fueron hallados en posición de vida (i.e. con cara oral hacia el sustrato y brazos extendidos), reteniendo estructuras lábiles como pedicelarios, espinas y parte distal de los brazos. El estado de preservación es excepcional, ya que en situaciones normales de salinidad y temperatura, los esqueletos de los asteroideos se desarticulan completamente en osículos aislados dentro de la primera semana después de su muerte, mientras que las espinas solo permanecen articuladas por un período de uno a tres días, al igual que los osículos terminales de los brazos (Brett et al. 1997). El hecho de que estas partes se hayan preservado con mucho detalle en gran parte de los ejemplares, sugiere la hipótesis de que los organismos fueron sepultados por un evento de alta tasa de sedimentación.

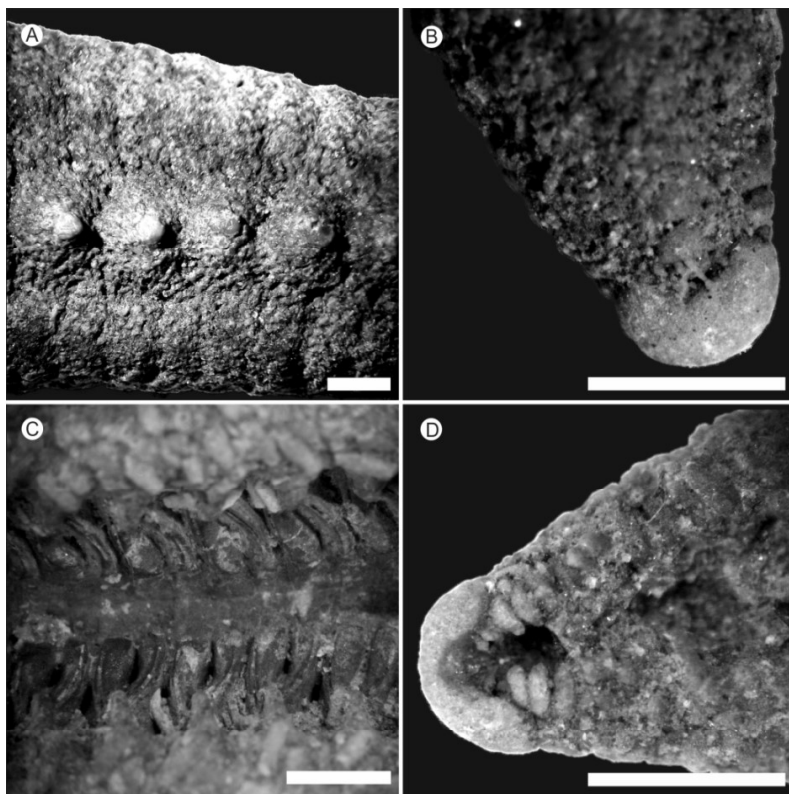


Fig. 3. *Zoroaster* aff. *Z. fulgens*. A: Vista aboral de la estructura del brazo, se observan espinas articuladas y pedicelarios formando estructura en collar. B: Vista aboral de osículo terminal, con forma semicircular. C: vista del brazo en cara oral, se aprecia el canal ambulacral con los osículos asociados y las espinas marginales. D: vista del osículo terminal en cara oral y zona distal del canal ambulacral abierto (escala: 1mm). **Fig. 3.** *Zoroaster* aff. *Z. fulgens*: A: Aboral view of arm structures, articulated spines and pedicellaria conforming wreath organs. B: aboral view of semicircular terminal ossicle. C: oral view of arms, where the ambulacral groove and the associated ossicles (as well as the marginal spines) can be observed. D: terminal ossicle in oral view and distal zone of the ambulacral groove (scale bar: 1mm)

Según la clasificación de concentraciones fósiles de Kidwell (1991), se trata de una concentración simple, episódica, que representa un evento de mortalidad en masa, con episodios breves de colonización por parte de animales de comportamiento gregario,

sepultados *in situ*. Este tipo de concentraciones se dan en ambientes de *shoreface* interior a offshore, durante sucesos con alta tasa de sedimentación, que se observan en el registro como depósitos lenticulares y delgados dentro de areniscas estériles. Actualmente, en la zona distal de offshore, se depositan en ciertos niveles areniscas muy finas con excelente preservación de fósiles de asteroideos y ofiuroides completos, articulados, sin fragmentación, escasa o nula abrasión, corrosión y bioerosión; y raramente envolturas micríticas (Brett et al., 1993). En estos estratos, hasta las estructuras más frágiles están preservadas intactas.

Hasta el momento, las estructuras asociadas a las espinas principales fueron consideradas espinas secundarias muy delgadas o “espinillas”, sin embargo, la mayoría de los forcipulatidos poseen grupos de 12-50 pedicelarios formando órganos de captación de presas (Gale, 2011; Gale y Villier, 2013). Dichos órganos se encuentran formando un anillo alrededor de las espinas de la zona oral y aboral, como se puede observar en la fig. 2. Los pedicelarios permanecen cerrados y se abren bruscamente al recibir algún estímulo externo, captando y empujando la presa hacia la zona oral.

Debido a que los asteroideos del orden Forcipulatida son muy importantes en la cadena trófica de casi todos los océanos del mundo en diferentes profundidades, siendo depredadores de diversos filos de animales, un correcto y más detallado estudio de la tafonomía del depósito podría arrojar información sobre interacciones bióticas, paleobiogeográficas y sobre sus hábitos.

Referencias

- Blake, D. B. y Aronson, R. B., 1998. Eocene stelleroids (Echinodermata) at Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Journal of Paleontology*, 72(2):339-353.
- Blake, D. B. y Zinsmeister, W. J., 1979. Two Early Cenozoic Sea Stars (Class Asteroidea) from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Journal of Paleontology*, 53(5):1145-1154.
- Blake, D. B. y Zinsmeister, W. J., 1988. Eocene asteroids (Echinodermata) from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Geological Society of America, Memoirs*, 169:489-498.
- Brett, C. E., 2013. Taphonomy: Sedimentological implications of fossil preservation. In: Middleton, G. V. (Eds.), *Encyclopedia of sediments and sedimentary rocks*, 723-729.
- Brett C. E., Moffat, H. A. y Taylor, W. L., 1997. Echinoderm taphonomy, taphofacies and lagerstätten. *Paleontological Society Papers*, 3:147-190,
- Gale, A. y Villier, L., 2013. Mass mortality of an asteriid starfish (Forcipulatida, Asteroidea, Echinodermata) from Late Maastrichtian (Late Cretaceous) of Morocco. *Palaeontology*, 56(3):577-588.
- Gale, A. S., 2011. The phylogeny of Post-Paleozoic Asteroidea (Echinodermata: Neoasteroidea). *Special Papers in Palaeontology*, 85:1-112
- Gorzalak, P. y Salamon, M. A., 2013. Experimental tumbling of echinoderms - Taphonomic patterns and implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 386:569-574.
- Kidwell, S. M., 1991. Stratigraphy of shell concentrations. In: Allison, P. A. y Briggs, D. E. (Eds.), *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*: 211-290.
- Marenssi, S.A., Santillana, S.N. y Rinaldi, C.A. 1998a. Paleoambientes sedimentarios de la Aloformación La Meseta (Eoceno), isla Marambio (Seymour), Antártida. *Contribuciones del Instituto Antártico Argentino*, 464, 1-51.
- Marenssi S. A., Santillana, S. N. y Rinaldi, C. A., 1998b. Stratigraphy of the La Meseta Formation (Eocene), Marambio (Seymour) Island, Antarctica. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 5:137-146.
- Montes, M., Nozal, F., Santillana, S., Marenssi, S., Olivero, E., & Maestro, A. 2007. Nuevo mapa geológico escala 1: 20.000 de la Isla Marambio (mar de Weddell, Antártida). In: *Actas del VI Simposio Argentino y III Latinoamericano sobre Investigaciones Antárticas CD-ROM. Resumen Expandido*: Vol. 8.

Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina 2018

Libro de resúmenes



Puerto Madryn
21 al 23 de Noviembre 2018





COMITÉ ORGANIZADOR (por orden alfabético):

Santiago Bessone	Ariel Méndez
Mónica Buono	Nelson Novo
Felipe Busker	Fernando Pap
Nicolás Farroni	Damián Pérez
Mariel Ferrari	Raúl Vacca
María Laura García Campos	Mariana Viglino
Laureano González-Ruiz	Guadalupe Vilchez Barral
Lucio Ibiricu	

COMITÉ CIENTÍFICO (por orden alfabético):

Dra. Mónica Romina Buono	Tec. Marcelo Pablo Isasi
Dr. Juan Ignacio Canale	Dr. Darío Gustavo Lazo
Dr. José Luis Carballido	Dr. Ariel Hernán Méndez
Dra. Graciela Andrea Concheyro	Dra. Laura Nicoli
Dra. Penélope Cruzado-Caballero	Dra. Ariana Paulina-Carabajal
Dra. Gabriela Catalina Cusminsky	Dra. María Encarnación Pérez
Dra. Julia Brenda Desojo	Dr. Juan Pablo Pérez Panera
Dr. Ignacio Díaz-Martínez	Tec. Pablo Puerta
Dra. María Teresa Dozo	Dr. Sebastián Miguel Richiano
Dr. Ignacio Hernán Escapa	Dra. Cecilia Rodríguez Amenabar
Dr. Martín Daniel Ezcurra	Dr. Leonardo Salgado
Dr. Juan Carlos Fernicola	Dra. Juliana Sterli
Dra. Silvia Mariel Ferrari	Dr. Arturo César Taboada
Mg. Leonardo Sebastián Filippi	Dra. Claudia Patricia Tambussi
Dr. Federico Abel Gianechini	Dr. Marcelo Franco Tortello
Sr. Jorge Antonio González	Dr. Ezequiel Ignacio Vera
Dr. Lucio Manuel Ibiricu	Dr. Sergio Fabián Vizcaíno
Dr. Ari Iglesias	

AUSPICIANTES:





AGRADECIMIENTOS:

Desde la Comisión Organizadora de la RCAPA 2018 (Puerto Madryn) queremos agradecer a los siguientes auspiciantes y patrocinadores: Asociación Paleontológica Argentina (APA), CCT CONICET-CENPAT (autoridades y gerente), Instituto Patagónico de Geología y Paleontología (IPGP), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, Secretaría de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva de la Provincia de Chubut, Consejo Federal de Inversiones (CFI), Ente Mixto de Promoción Turística de Puerto Madryn, Municipalidad de Puerto Madryn, Responsables del Bingo Municipal de Puerto Madryn, ALUAR y MARBAR. Asimismo, estamos profundamente agradecidos con el personal del CCT CONICET-CENPAT, particularmente con Fernando Pap y Renato Mazzini (SECECOM), Diego Nuñez de la Rosa y Alejandro Cannizzaro (Comunicación Institucional), Jorge Briguglio y Juan Saavedra (Personal de audiovisuales y salones), y Julio Rúa y Ricardo Vera (Área automotores y náutica) por toda la ayuda brindada durante la realización de la RCAPA. Queremos agradecer también a Jorge Antonio González y Patricio Ocampo Cornejo por la ayuda brindada en la coordinación de la muestra de Paleoarte. También agradecemos al comité científico, conferencistas y organizadores de simposios por su dedicación y buena predisposición. Finalmente, agradecemos a todos los participantes, que con más de 180 contribuciones de gran calidad científica y diversas temáticas, contribuyeron al éxito de la RCAPA 2018.



THE TREMADOCIAN RHYNCHONELLIFORM BRACHIOPOD SHELL BEDS OF NW ARGENTINA FROM A PALAEOECOLOGICAL VIEW

D. F. MUÑOZ¹, A. BIGNON¹, J. L. BENEDETTO¹ y B. G. WAISFELD¹

¹Centro de investigaciones en Ciencias de la Tierra (CICTERRA), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) and Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba., Av. Vélez Sarsfield 1611, X5016CGA, Córdoba, Córdoba, Argentina. df.munoz@conicet.gov.ar; arnaudbignon@yahoo.fr; juan.benedetto@unc.edu.ar; bwaisfeld@unc.edu.ar

Occupation of shallow environments by rhyntonelliform brachiopods is rare during the Lower Ordovician. However, in the NW Argentina basin thgroup, especially *Tarfa purmamarcaensis* Benedetto, occupied high-energy environments as early as the Tremadocian. This species forms up to 15 cm thick monospecific concentrations in shoreface and offshore transition settings, and polytypic pavements in relatively deeper water offshore environments. Origin of such concentrations could be linked to the population dynamics of *T. purmamarcaensis*. The geometric morphometrics analysis allowed differentiating four growth stages in the ontogeny of the species. The juvenile phases are absent in high-energy proximal environments while no representatives of the fourth phase (hypermaturing adults) have been found in the open platform deposits. On the other hand, measurement of a large number of shells showed that juveniles are scarce in the shoreface while adults are almost absent in the offshore. Although concentrations are usually linked to physical processes (storm events), the low taphonomic indices of the shells suggest that transport was not a significant factor. Morphological differences (i.e., development of cardinal canals, ribs incurved posterolaterally) in specimens from different environments suggest that the population dynamics could have been the main cause in generating different concentrations. According to the source-sink model, high productivity of brachiopods in the shoreface environment and a passive transport of larvae to the offshore might explain not only the thicker shallow-water concentrations but also the differences in shell growth of populations inhabiting these environments.

Financial support for this study was provided by Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT-FONCYT) PICT 2016-0558. This is a contribution to the IUGS-IGCP project 653 'The onset of the Great Ordovician Biodiversification Event'.

A THOUSAND WAYS TO DIE: EXCEPTIONAL PRESERVATION OF SEA STARS ON A PALEOSURFACE FROM LA MESETA FORMATION (EOCENE, ANTARCTIC PENINSULA)

E. E. PALÓPOLO¹, S. BREZINA¹, S. CASADIO¹, S. SANTILLANA² y M. GRIFFIN³

¹Instituto de Investigaciones en Paleobiología y Geología, Avenida J. A. Roca 1242, 8332, General Roca, Río Negro, Argentina. cepalopolo@unrn.edu.ar; sbrezina@unrn.edu.ar; scasadio@unrn.edu.ar

²Instituto Antártico Argentino, 25 de Mayo 1143, 1650, San Martín, Buenos Aires, Argentina. ssantillana@dna.gov.ar

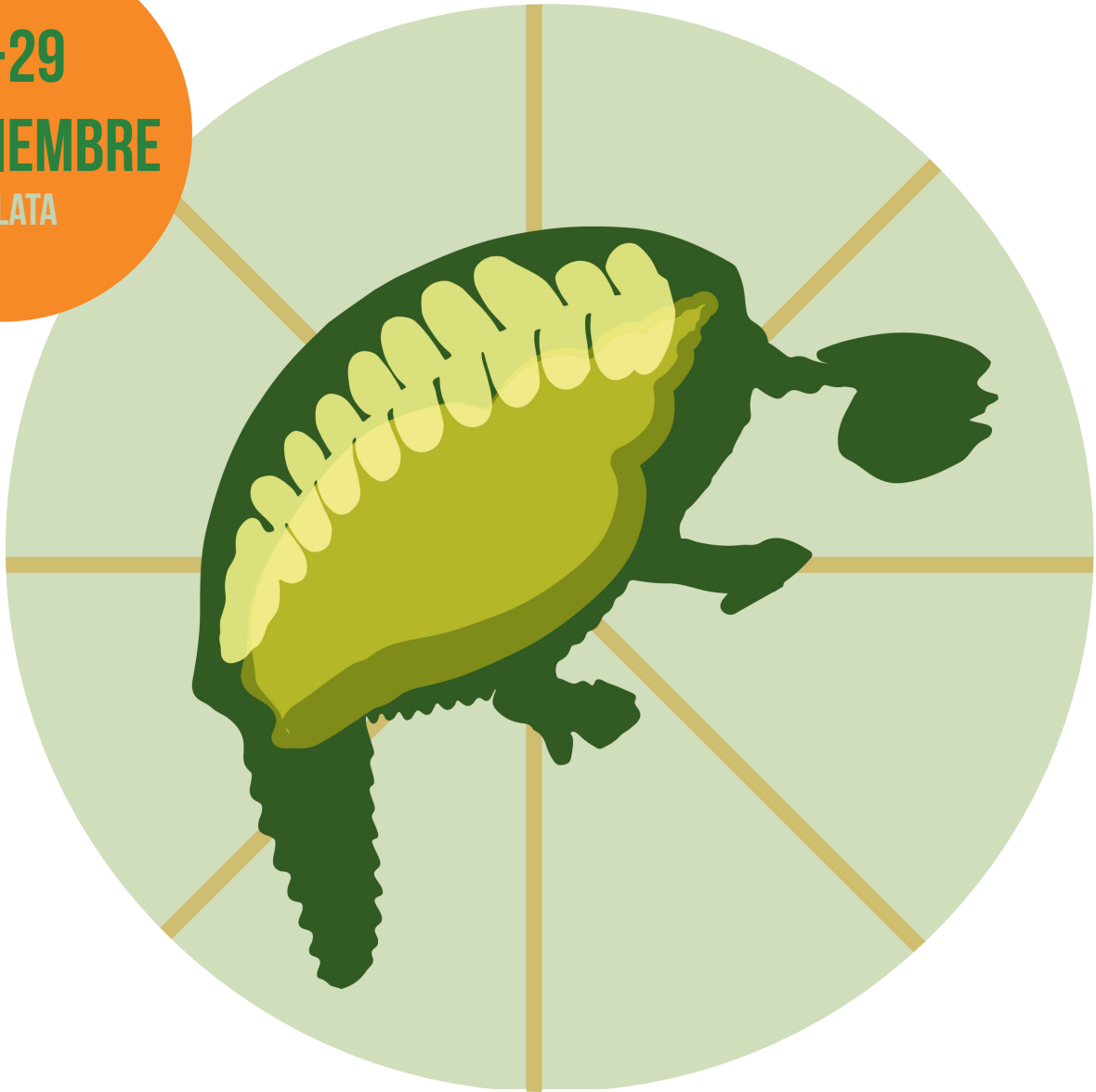
³Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Edificio Anexo Laboratorios Museo (Laboratorio 110), Avenida 122 y 60, 1900, La Plata, Buenos Aires, Argentina. mgriffin@fenym.unlp.edu.ar

A single paleosurface within the Cucullaea I Allomember (La Meseta Formation, Eocene) exposed in Marambio (Seymour) Island, Antarctica, yielded exceptionally well-preserved starfishes. This allomember was deposited in a sandy to muddy-sandy tidal flat environment, associated with lenticular densely packed shell-beds with erosive bases interpreted as the infilling of small tidal channels. Forty-five specimens were identified and assigned to *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Blake and Zinsmeister. Individuals were preserved with complete discs, articulated proximal and distal parts of rays, and spines, a preservation considered exceptional for fossils in the Class Asterozoa. Five posture categories were recognized among the sea stars: 1) resting position, with straight extended arms; 2) pseudocopulation posture, with superimposed discs and alternated arms; 3) trackway currents, with curved and irregularly arranged arms; 4) escape posture, with one or two leading arms raised and the others curved downward; and 5) oral side up, with arms extended and slightly curved upward. These postures are similar to those known for living starfishes. The exquisite preservation (i.e., almost all specimens lack signs of disarticulation; with most spines, spinelets, pedicellariae and terminal ossicles in life position) allow to infer that the starfishes were simultaneously killed and buried by a rapid event. This kind of exceptional preservation of starfishes is the third record in the world and the first from Antarctica.

This research was supported by Instituto Antártico Argentino, the Project PI UNRN 40-A-559 and a PhD Fellowship from Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET) to Evangelina Palópolo

REUNIÓN DE COMUNICACIONES DE LA ASOCIACIÓN PALEONTOLÓGICA ARGENTINA

27-29
DE NOVIEMBRE
LA PLATA



LIBRO DE RESÚMENES

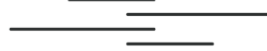


Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación

Buenos Aires
Provincia



Fundación Museo de La Plata
Francisco Pascasio Moreno



CENTRO
DE ARTE
UNLP



INSTITUCIONES ORGANIZADORAS

Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (UNLP)

Asociación Paleontológica Argentina (APA)

Fundación Museo de La Plata "Francisco Pascasio Moreno"

Universidad Nacional de La Plata

INSTITUCIONES AUSPICIANTES

Universidad Nacional de La Plata

Centro de Arte UNLP

Centro Científico Tecnológico CONICET La Plata

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

Municipalidad de La Plata

Cementos Avellaneda

Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación de la Provincia de Buenos Aires

Persiotta S.R.L.

Asociación Cultural Alborada

INSTITUCIONES QUE AVALAN

Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología

Sociedad Argentina para el estudio de los Mamíferos (SAREM)

Asociación Argentina de Malacología (ASAM)

Asociación Herpetológica Argentina (AHA)

Asociación Geológica Argentina (AGA)

Instituto Antártico Argentino (IAA)

Museonautas

detalles que permitan una clasificación más allá del género *Pecopteris*. La presencia de helechos señala un clima húmedo para la Formación Tunas, en consonancia con evidencias previas de materia orgánica y microflora. Esperamos que estos nuevos hallazgos renueven el interés sobre la estratigrafía y paleoecología del Grupo Pillahuincó, al mismo tiempo permitiendo mejores correlaciones regionales dentro de Gondwana.

*Proyecto subsidiado por el PICT 3379.

LIFE AND DEATH IN A SUBMARINE VOLCANIC ASH DUNE: THE CASE OF A GROUP OF PATAGONIAN MIOCENE ECHINOIDS

E.E. PALÓPOLO¹, S. CASADIO¹, A. KROH², M. HARZHAUSER² and M. GRIFFIN³

¹Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (IIPG), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)-Universidad Nacional de Río Negro. Av. J.A. Roca 1242, R8332EXZ General Roca, Río Negro, Argentina. scasadio@unrn.edu.ar

²Naturhistorisches Museum Wien (NHMW). Burgring 7, 1010 Vienna, Austria.

³División Paleontología de Invertebrados, Unidades de Investigación Anexo Museo, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Av. 122 y 60, B1904, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

Early Miocene sedimentary rocks of the lower part of the Monte Leon Formation are locally very fossiliferous. Echinoids of the heart urchin family Schizasteridae were collected from outcrops exposed along National Route 3, North of Puerto San Julián, Province of Santa Cruz (48.956°S–67.648°W). The dominant component of the sedimentary rock is pyroclastic material consisting mainly of shards and volcanically derived clays. The succession containing the bed with echinoids can be interpreted to be the result of sedimentation in a subtidal environment. Sedimentary structures and the trace-fossil suite indicate actively migrating large-scale bedforms in an open-marine setting, in which tidal currents were the dominant sedimentary processes. Extensive colonization by echinoids is interpreted as associated with lower dune migration rate. The bioturbation in the bottomset deposits suggests that the colonization window was relatively long. The fossils studied herein are almost complete and moderately to well-preserved, many of them were found in life position and retain part of their spine cover, suggesting the echinoids were buried in life or within a few days after death. The presence of manganese and iron oxides suggests a high content of organic matter within a suboxic to anoxic environment and is coincident with the strong reaction of the sediment when exposed to peroxide hydrogen. The statistical analysis of echinoids positions in the sedimentary bed showed a clustered distribution, with two dense clusters of echinoids and isolated echinoids between them, suggesting that there could have been variations in sediment organic matter content or competition for space.

ESTUDIOS PALEOHISTOLÓGICOS PRELIMINARES DE LA DENTICIÓN DE DIPNOOS (OSTEICHTHYES, SARCOPTERYGII) DE LA FORMACION LA COLONIA (CRETÁCICO SUPERIOR)

K.M. PANZERI^{1,2}, M.E. PEREYRA^{1,2}, S. GOUIRIC-CAVALLI^{1,2} y A.L. CIONE^{1,2*}

¹División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Buenos Aires, Argentina. panzerikaren@gmail.com; m.eugenia.pereyra@gmail.com; sgouiric@fcnym.unlp.edu.ar; acione@museo.fcnym.unlp.edu.ar

²Consejo de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

Los dipnoos tienen un peculiar aparato dentario el cual exhibe variaciones morfológicas como consecuencia del tipo de crecimiento y de disposición de tejidos involucrados (e.g., por adición de esmalte y dentina del manto en forma de denticulos, de *blisters*, entre otros). En los dipnoos (a excepción de algunas formas paleozoicas) dicho aparato está compuesto por placas dentarias de disposición par: uno inferior (prearticulares) y dos superiores (pterigopalatinas y vomerinas). En esta contribución se presenta el primer estudio paleohistológico detallado de placas dentarias de dipnoos recuperados en el territorio argentino. Se describieron y compararon secciones delgadas de placas dentarias (prearticulares y pterigopalatinas) referidas al ceratodóntido *Metaceratodus wichmanni* (Apesteguía *et al.*, 2007) (MPEF-PV 11419). Su histología revela la presencia de



An early Miocene spatangoid assemblage on a submarine volcanic ash dune from Patagonia (Argentina)

E.E. Palópolo^{a,b,*}, A. Kroh^c, M. Harzhauser^c, M. Griffin^d, S. Casadio^{a,b}, N. Carmona^{a,b}

^a Universidad Nacional de Río Negro. Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología. Río Negro. Argentina

^b IIPG. UNRN. Consejo Nacional de Investigaciones científicas y Tecnológicas (CONICET). Av. Roca 1242, (R8332EXZ) General Roca, Río Negro, Argentina

^c Naturhistorisches Museum Wien (NHMW), Burgring 7, 1010, Vienna, Austria

^d División Paleozoología Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Edificio Anexo Laboratorios del Museo (Lab. 110), 120 y 60, 1900, La Plata, Buenos Aires, Argentina

ARTICLE INFO

Keywords:

Brisaster
Echinoid assemblage
Spatangoida
Santa Cruz province
Miocene

ABSTRACT

A single 27 m² spatangoid-dominated bed yielding 65 specimens from the Punta Entrada Member of the Monte León Formation was studied. Most of the fossils were preserved oral side down, with clusters of spines attached to the tests, showing no evidence of preburial transport. The deposit is interpreted as the result of sedimentation in a subtidal environment coeval with strong and continuous explosive volcanic activity, indicated by the significant amount of volcanic ash within the sediment. Echinoids assigned to *Brisaster* aff. *B. iheringi* De Loriol, 1902 colonized a distal part of the subtidal environment dominated by large-scale migrant bedforms. During dormant periods, it was characterized by low energy and low sedimentation rate, allowing colonization by several groups of infaunal organisms. Upon reactivation of sediment migration, a high sedimentary influx trapped the echinoids and prevented them from escaping.

1. Introduction

Spatangoids are a monophyletic group of fossil and extant irregular echinoids known to occur in rocks as early as Barremian (Early Cretaceous) (Villier et al., 2004; Stockley et al., 2005; Kroh and Smith, 2010). The Order Spatangoida comprises ca. 170 genera, grouped in 25 different families, eight of which include only fossil representatives (Kroh and Mooi, 2018). Most of them are infaunal, today inhabiting all oceans of the world (Stockley et al., 2005).

As active soft-substrate burrowers, spatangoids are considered among the most important trace producers in modern oceans (Belaústegu et al., 2017). The trace fossils *Scolicia* and *Bichordites* are attributed to the locomotion activity of spatangoids within the substrate (De Gibert and Goldring, 2007, 2008).

Many spatangoids have thin-walled tests that make them prone to breakage and disarticulation, but their burrowing habit accounts for the fact that the fossil record of irregular echinoids is better than that of regular echinoids (Kier, 1977), despite the fact that the latter are more diverse today (and possibly were in the past too). Well preserved spatangoid-dominated assemblages are the result of several sedimentary and taphonomic conditions associated with their habitats (i.e., rapid

final burial in a thick, fine-grained sediment, dysoxic or anoxic conditions after burial and low water temperature; Mancosu and Nebelsick, 2016, and references therein). These assemblages were documented globally in Cenozoic deposits (Kroh and Nebelsick, 2003; Mancosu et al., 2015; Mancosu and Nebelsick, 2017; Carmona et al., 2020 and references therein), and each represents a valuable opportunity to understand their paleoecological and taphonomic features.

The family Schizasteridae Lambert, 1905, currently includes 23 genera and is considered a phylogenetically derived family of spatangoids (Stockley et al., 2005). The earliest record of this family is from the early Cenomanian and it underwent further diversification during the Late Cretaceous and the early Paleogene. Schizasterids are widespread within Miocene sedimentary successions of all continents. They show a cosmopolitan distribution and belong to the echinoderm taxa most mentioned in the literature about the Miocene (Jesionek-Szymańska, 1987; Khaksar and Moghadam, 2007; Kroh, 2007, 2010 and references therein; Holmes, 2014; Stara et al., 2016; Elattaar, 2018; Martínez and del Río, 2017; among others).

In Argentina, the fossil record of the Spatangoida is restricted to Late Cretaceous (Maastrichtian) to early Miocene rocks. In addition to the Patagonian species described in the 19th and early 20th centuries by von

* Corresponding author. Universidad Nacional de Río Negro. Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología. Río Negro. Argentina.

E-mail address: eeopalopolo@unrn.edu.ar (E.E. Palópolo).

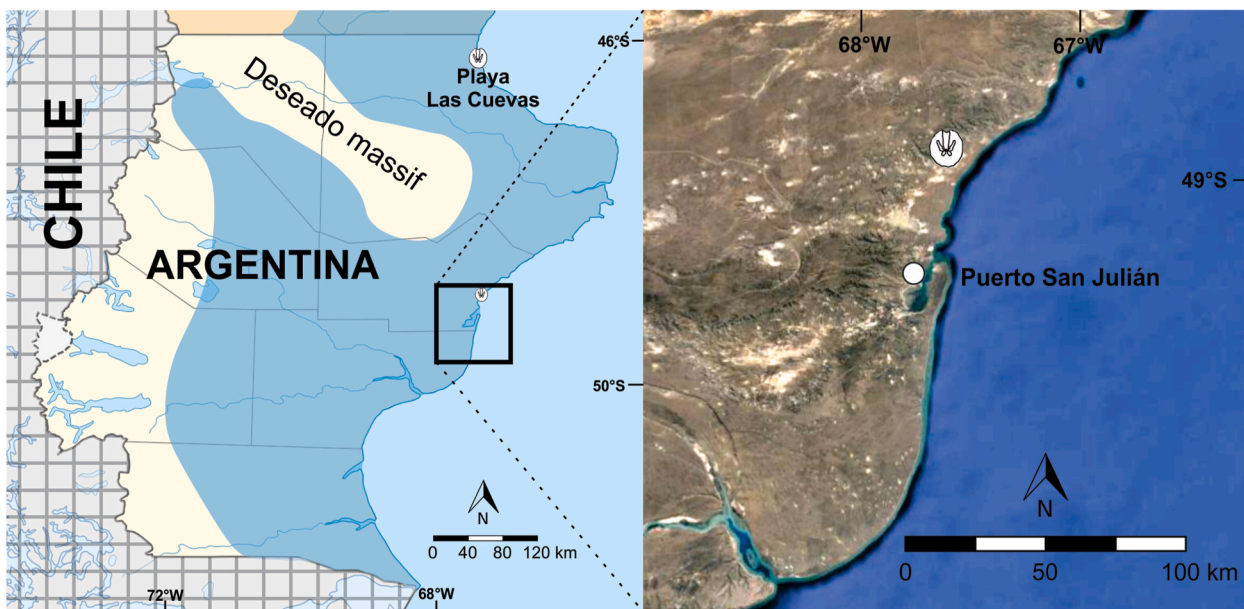


Fig. 1. Map of the fossil locality. A: general map of Santa Cruz Province, showing coastlines during the Miocene transgression. B: satellite image, the white point shows the city of Puerto San Julián and the echinoid symbol indicates the fossil locality. Map data: Google 2020 ©, Data SIO, NOAA, U.S. Navy, NGA, GEBCO, Image Landsat/Copernicus.

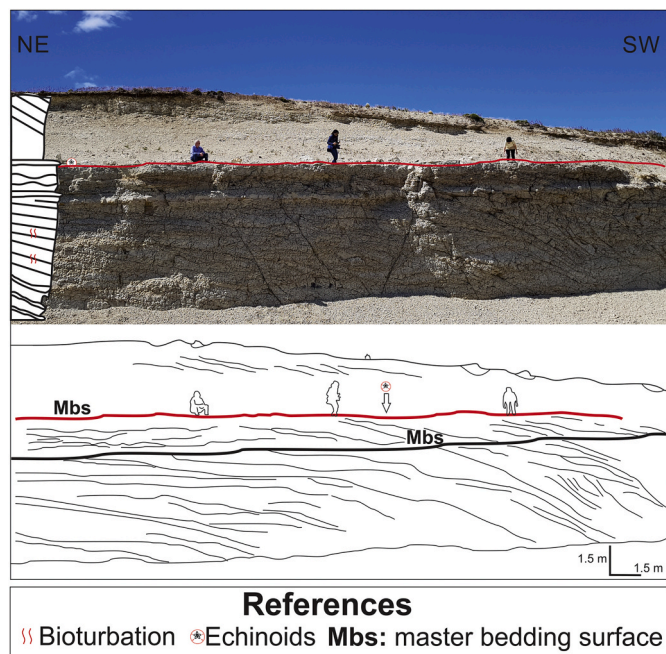


Fig. 2. General view (top) and diagram (bottom) of the outcrop along National Route 3, 40 km north of the city of San Julián (Santa Cruz Province). Red line indicates the studied fossiliferous layer.

Ihering (1897), De Loriol (1902), Ortmann (1902) and Bernasconi (1961), during the last fifteen years eleven additional species were documented for the Roca (Maastrichtian-Danian), Salamanca (Danian), and Chenque (Miocene) formations (Parma and Casadío, 2005; del Río et al., 2007; Martínez et al., 2011; Parma, 2012; Martínez and del Río, 2017).

Although these studies improved the knowledge of the group in Argentina, a systematic revision of the Patagonian spatangoid species is still missing.

The aim of this paper is to report a new Miocene record of the family

Schizasteridae from the Monte León Formation in Patagonia (Argentina) and to discuss its taphonomic and paleoecological implications.

2. Geological settings

Fossils were found in an artificial outcrop of the Monte León Formation along National Route 3, 40 km North of Puerto San Julián, Santa Cruz Province (GPS Geographic Coordinates: -48.956°; -67.648°; see Figs. 1 and 2).

Late Cretaceous to early Neogene periodic marine transgressions covered large areas of Patagonia and left thick fossil-bearing marine deposits. The Cenozoic marine deposits in the area surrounding Puerto San Julián (Santa Cruz Province) were first described by Darwin (1846) and are composed mostly of volcanically derived and poorly indurated rocks including tuffaceous sandstones, siltstones, and massive tuff layers. The siltstones and sandstones are intercalated with calcareous, fossil-rich layers (Parras and Casadío, 2005, 2006; Crawford et al., 2008; Malumián and Nández, 2011; Parras et al., 2012; Cuitiño et al., 2018).

Oligocene to early Miocene marine rocks exposed along the coast of Santa Cruz south of the Deseado Massif in southern Patagonia are included in the San Julián and the overlying Monte León formations. The Monte León Formation (early Miocene) is about 180–200 m thick and consists of siltstone and fine-grained sandstone with a high proportion of pyroclastic material arising from contemporaneous volcanism in the Andean volcanic arc (Crawford et al., 2008). The Monte León Formation contains numerous accumulations of fossil invertebrates (del Río, 2004; Parras and Griffin, 2009; Casadío and Griffin, 2009; Parras et al., 2012; Cuitiño et al., 2018; Pineda-Salgado et al., 2018), and different depositional paleoenvironments were postulated for the unit, including a coastal environment (Echevarría, 2002) and hyposaline marsh and prodelta deposit (Olivera et al., 1994).

According to Parras and Griffin (2009), in the studied area the Monte León Formation records facies ranging from inner shelf to subtidal at the base to intertidal towards the top. The rocks containing the echinoids studied here are included in the lower part of the Monte León Formation (Panza et al., 1994; Parras et al., 2012). The rocks are friable, poorly indurated, and can be readily disaggregated. Thin sections of samples show that pyroclastic material is a dominant component of the rock, consisting mainly of minute shards of partially to fully devitrified

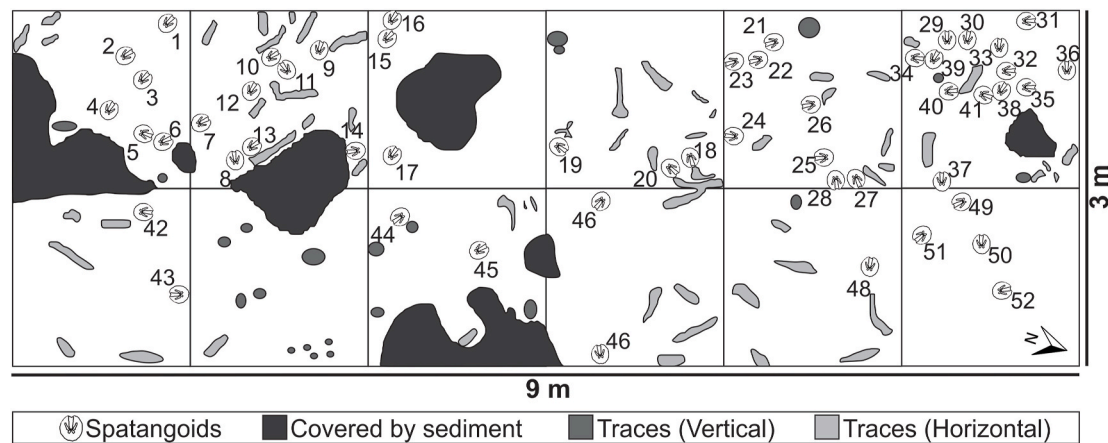


Fig. 3. Diagram of the studied fossil surface, showing echinoid test position and orientation in the field, position of horizontal and vertical traces, and zones covered by overlying sediment.

volcanic glass and volcanically derived altered clays.

The succession containing the bed with echinoids is the result of sedimentation in a subtidal environment coeval with strong and continuous explosive volcanic activity (Crawford et al., 2008). It begins with a 7.50 m thick, cross-bedded, yellowish-white, fine-to medium-grained sandstone. Within the stratum, there are two cross-stratified beds, separated by a 15-cm-thick, highly indurated, subhorizontal truncation surface (Mbs: master bedding surface, Fig. 2). The second master bedding surface (Mbs), yielding the spatangoid tests, is a 5–10 cm thick heavily consolidated fine sandstone. The trace fossils present in this bed include specimens assigned to *Thalassinoides*, *Arenicolites*, *Planolites*, *Scolicia*, *Ophiomorpha*, and *Skolithos*. Above the second Mbs, cross-bedded stratification continues with a poorly sorted, medium-grained sandstone with approximately 30% of silt content. Finally, the succession ends with a 30-cm-thick, medium-to fine-grained, laminated sandstone.

Sedimentary structures (i.e., cross stratified thick beds separated by highly indurated subhorizontal truncation surfaces) and the aforementioned trace fossil suite could indicate actively migrating large-scale bedforms in an open marine setting, in which tidal currents were the dominant sedimentary processes. In subtidal areas with actively migrating large-scale bedforms, energetic conditions preclude the development of highly diverse benthic communities (Desjardins et al., 2012).

Under continuous migration of the sediment, the colonization window is constrained (Pollard et al., 1993), allowing bioturbation only by opportunistic organisms adapted to high-energy conditions. Extensive colonization by echinoids and high diversity of fossil traces is interpreted to be associated with discontinuous migration or dormant forms (Desjardins et al., 2012).

3. Material and methods

A surface layer of 9×3 m (27 m^2) yielding spatangoid echinoids was found in an artificial outcrop adjoining National Route 3. The studied surface was divided into 12 quadrangles measuring 1.5×1.5 m (2.25 m^2 each) to record the position of the fossils in the field (Fig. 3). Orientation of the anterior ambulacral groove was measured for 52 specimens preserved in life position (i.e. specimens still partially embedded in the sediment, almost complete, and oriented with their oral side downwards). Forty-five of them were collected in the field. In addition, 15 loose specimens were collected as float from scree.

Fossils were temporarily exported to the Natural History Museum of Vienna for cleaning and preparation. Temporary fossil export was authorized by Gobierno de la Provincia de Santa Cruz, Museo Argentino de Ciencias Naturales (IF-2018-58231802-APN- MACN#CONICET) and

AFIP (Subrégimen de exportación temporaria sin modificación 18/073/ET2/000311/V). Adhering sediment was removed manually using scalpels, needles, and chisels, as well as with pneumatic preparation tools, which also allowed removal of still attached spines that partly obscured relevant morphological features. To remove the fine sediment deposited in the petals and the oral surface a RUBY® sandblaster using sodium carbonate powder with $50 \mu\text{m}$ grain size at 30 psi was employed. In addition, iron powder of $50 \mu\text{m}$ grain size was employed at 22 psi to clean the oral surface of specimens in which sediment was especially indurated.

Specimens were measured with a digital caliper (error: 0.01), following the scheme employed by Stara et al. (2012) (Table 1). For each quantitative character, descriptive statistical parameters were calculated. Position of echinoids was plotted using Inkscape 0.92.3 and exported into GeoGebra Classic 5.0.518.0-d (December 20, 2018) to extract the point coordinates. Poisson and Clark Evans tests were performed to identify clustering patterns of echinoids on the surface. Parameters were calculated based on 999 simulations of CSR with fixed n . Kernel smoothed density was calculated and plotted to observe aggregation patterns. Furthermore, to determine if the fossils had any preferential orientation in the field, a rose diagram and a Rayleigh Test for preferred orientation was made. To test morphological differences with the specimens published by Martínez and del Río (2017) and Carmona et al. (2020), a Linear Discriminant Analysis (LDA) was performed, including the morphometric measurements of all the echinoids mentioned in those publications. The LDA finds the component axes that maximize the separation between multiple classes (Pérez López, 2004). In this case, the purpose is to find if all the specimens considered to be *Brisaster iheringi* in Patagonia belong to the same species or not, using morphometric data. Tests were performed with LibreOfficeCalc 6.1.0.3 (The Document Foundation, 2020), Past 3.20 (Hammer et al., 2001) and R 3.5.2 (R Development Core R Core Team, 2014) ($\alpha = 0.05$). Plots were made with Past 3.20 (Hammer et al., 2001) and GeoRose 0.5.1 (Yong Technologies Inc., 2015).

Two thin sections of supraambal plates from interambulacrum 2 of one specimen allowed an analysis of taphonomic features. Mineralogical features were observed with Zeiss® Discovery V20 and Nikon® Eclipse E200 Microscopes using normal and polarized light. Five bulk samples were taken in the field in order to investigate the microfauna of the sediments containing the spatangoid assemblage studied. After drying, the bulk sample was disaggregated with 10% hydrogen peroxide, dried at $40 \text{ }^\circ\text{C}$ and sieved into 250, 125 and $63 \mu\text{m}$ fractions. The other four sediment samples were treated in the same way and sieved into 2000, 1000, 500, 250, 125, 62, and $<62 \mu\text{m}$ fractions.

Photographs were taken using a Zeiss® AxioCam Mrc 5 (attached to a Zeiss Stereo Discovery V20 Microscope), Nikon® D5200, and Nikon®

Table 1

Test measurements from all the collected echinoids, made with a digital caliper (error: 0.01 mm) following [Stara et al. \(2012\)](#). References: C*: compressed; X: broken; NP: not preserved; PP: poorly preserved; -: unable to measure; TL: test length; TW: test width; TW/TL: ratio of test width to test length; TH: test height, D(AD→AM): distance from apical disc to anterior margin; D(LP →AM): distance from labral plate to anterior margin; A III L: length of ambulacrum III; A III CP: pore count of ambulacrum III; APP L: length of anterior paired petal; APP CP: pore count of anterior paired petal; APP #: position of measured anterior paired petal; APP-A: angle between anterior paired petals; PPP L: length of posterior paired petal; PPP CP: pore count of posterior paired petal; #PPP: position of measured posterior paired petal; PPP-A: angle between posterior paired petals; MPM-PI: Museo Regional Provincial Padre Jesús Molina, Río Gallegos, Santa Cruz Province, Argentina.

# Collection	TL	TW	TW/TL	TH	D (AD→AM)	D(LP →AM)	A III L	A III CP	APP L	APP CP	APP #	APP-A	PPP L	PPP CP	#PPP	PPP-A
MPM-PI-19236	47.8	44.4	0.93	NP	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19237	46.7	44.4	0.95	NP	32.4	5.6	28.3	PP	23.1	32?/36	II/IV	75.2	8.5	PP	I	95.0
MPM-PI-19238	X	X	-	NP	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19239	X	X	-	NP	NP	7.9	30.3	PP	22.7	PP	II	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19240	53.3	50.2	0.94	22.2	35.1	NP	34	PP	25.7	34	IV	79.7	12.9	PP	I	84.5
MPM-PI-19241	46.1	44.9	0.97	NP	32.3	5.3	29.2	36+	21.3	34/34?	II/IV	80.9	9.2	PP	I	89.2
MPM-PI-19242a	45.5	42.6	0.94	NP	29.4	8.1	26.8	PP	21	27?	II	78.2	9	18	I	85.0
MPM-PI-19242b	X	C*	-	NP	30.5	NP	28.3	PP	21.2	33	IV	82.7	NP	-	-	-
MPM-PI-19243	43.7	42.7	0.98	20.7	25.1	5.1	24.9	PP	19.6	PP	II	83.8	8.3	PP	I	97.4
MPM-PI-19244	39.1	41.1	1.05	NP	NP	NP	X	-	X	-	-	-	X	-	-	-
MPM-PI-19245	47.9	45.7	0.95	18.9	27.5	8.9	25.9	40	20.2	34	II	79.9	10.4	18/16	I/V	84.2
MPM-PI-19246	45.2	45.2	1	15.8	26.8	9.4	23.8	PP	20.5	PP	II	85.5	PP	NP	-	81.6
MPM-PI-19247	50.9	46.6	0.92	18.1	29.4	11.7	25.5	PP	22.7	32?/32?	II/IV	84.5	10	18/16?	I/V	79.0
MPM-PI-19248	X	X	-	NP	X	NP	X	NP	X	-	X	-	X	-	X	-
MPM-PI-19249	47.4	46.3	0.98	19.3	30.8	5.6	30.2	PP	21	NP	II	86.2	9.2	PP	I	85.7
MPM-PI-19250	44.7	45.9	1.03	22.2	24.4	5.9	24.6	PP	20	PP	II	-	9.1	PP	I	-
MPM-PI-19251	45	43.6	0.97	20.7	28.8	7.5	25.2	PP	22.7	37/38	II/IV	79.7	8.9	16/15	I/V	90.1
MPM-PI-19252	44.5	42.3	0.95	NP	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19253	X	X	-	X	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19254	46.4	46.7	1.01	19.1	27.6	7.3	26.3	42	PP	NP	-	-	9.1	PP	I	-
MPM-PI-19255	43.3	43.9	1.01	20	26.7	PP	24.1	PP	18.8	PP	II	-	6.3	PP	I	-
MPM-PI-19256	42.6	42.7	1.00	18.5	24.1	7.8	24	PP	19.3	PP	II	-	8.6	PP	-	-
MPM-PI-19257	44.9	44.4	0.99	17.2	26.3	NP	28	PP	21.5	PP	II	-	PP	NP	-	-
MPM-PI-19258	44.4	43.1	0.97	NP	31.1	NP	25.7	PP	19.9	PP	II	-	9.4	PP	I	-
MPM-PI-19259	41.3	38.7	0.94	19.1	25.9	NP	22.7	PP	PP	PP	-	80.8	PP	-	-	93.4
MPM-PI-19260	48.6	45.2	0.93	-	30.8	10	26.5	PP	20.4	32	II	76.6	11.3	16?	I	79.1
MPM-PI-19261	40.7	39.6	0.97	16.3	29.4	NP	27.3	PP	18.5	PP	II	79.5	8.8	PP	I	87.0
MPM-PI-19262	51.9	49.2	0.95	NP	NP	9.4	25	NP	23.4	35	II	-	9.8	16	I	90.1
MPM-PI-19263	X	X	-	X	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19264	52.8	47.6	0.90	NP	32.9	10.2	26.6	40	21.3	36/32?	II/IV	77.7	9.3	PP	I	83.3
MPM-PI-19265	49.3	47	0.95	21.8	29.8	8.9	24.9	PP	21.9	PP	II	85.7	10.4	PP	I	85.8
MPM-PI-19266	43.1	42.9	0.99	NP	NP	7.9	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19267	44	41.9	0.95	NP	30.3	NP	32.7	40	23.4	34?	II	81.2	NP	-	-	-
MPM-PI-19268	X	X	-	NP	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-

(continued on next page)

Table 1 (continued)

# Collection	TL	TW	TW/TL	TH	D (AD→AM)	D(LP→AM)	A III L	A III CP	APP L	APP CP	APP #	APP-A	PPP L	PPP CP	#PPP	PPP-A
MPM-PI-19269	X	X	-	X	NP	NP	C*	NP	PP	NP	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19270	X	C*	-	X	X	C*	C*	PP	C*	PP	-	C*	NP	-	-	-
MPM-PI-19271	38.9	38.8	0.99	NP	29.6	PP	C*	NP	PP	NP	-	NP	NP	-	-	-
MPM-PI-19272	C*	C*	-	C*	-	C*	C*	NP	PP	NP	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19273	46.9	44.1	0.94	20.6	28.7	7.2	25.6	PP	23.2	36	II	-	10.3	18	I	-
MPM-PI-19274	47	45.6	0.97	21.3	28	8.7	25.7	PP	19.6	36/34	II/IV	84,9	9.1	18	I	84.4
MPM-PI-19275	X	X	-	X	NP	NP	24	39	19.2	34	IV	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19276a	X	X	-	NP	30.7	NP	27.4	PP	20.9	30	IV	83.9	NP	-	-	-
MPM-PI-19276b	40.1	41.8	1.04	NP	NP	10.1	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19277	X	X	-	X	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-
MPM-PI-19278	43.6	43	0.99	NP	28.8	5.5	24.6	PP	19.8	PP	II	81.2	X	-	-	91.7
MPM-PI-19279	X	X	-	NP	X	NP	C*	NP	PP	NP	-	-	PP	NP	-	-
MPM-PI-19280	X	X	-	X	NP	NP	NP	-	NP	-	-	-	NP	-	-	-

Table 2 Descriptive statistics of quantitative characters of collected specimens.

Character	Min.	Max.	X̄	SD	CV	N
Test length	38.9	53.3	45.6	3.66	0.08	32
Test width	38.7	50.2	44.1	2.68	0.06	32
Test width as test length	0.9	1.05	0.97	0.03	0.04	32
Test height	15.8	22.2	19.5	1.94	0.09	17
Distance from apical disc to anterior margin (mm)	24.1	35.1	29.0	2.63	0.09	28
Distance from apical disc to anterior margin (%)	63.2	76.1	54.6	5.39	0.09	26
Length of ambulacrum III	22.7	34.0	26.5	2.57	0.09	29
Pore count on ambulacrum III	39.0	42.0	40.2	1.59	0.03	5
Length of anterior paired petals	18.5	25.7	21.2	1.70	0.08	28
Length of anterior paired petals as test length (%)	40.3	53.2	45.6	2.97	0.07	24
Pore count on anterior paired petals	30	36	33.5	1.85	0.06	8
Angle between anterior paired petals	75.2	86.2	81.4	3.18	0.04	20
Length of posterior paired petals	6.3	12.9	9.4	1.28	0.13	21
Length of posterior paired petals as test length (%)	14.5	24.2	20.1	2.03	0.10	21
Pore count on posterior paired petals	16	18	17.5	1.00	0.06	4
Angle between posterior paired petals	71.1	97.4	86.6	6.14	0.08	18

Coolpix P6000 cameras. Maps and diagrams were prepared using Ink-scape 0.92.3 (stable version) and Corel Draw X8. Identification and systematics follow Villier et al. (2004), Stockley et al. (2005), Kroh and Smith (2010), and Smith and Kroh (2011). The structure of the description follows Kier (1972). Specimens are housed in the Museo Regional Provincial Padre Jesús Molina (Río Gallegos, Santa Cruz Province, Argentina) under the registration numbers MPM-PI-19236 to MPM-PI-19280.

4. Results

Sixty-five specimens were found in a single layer of the Monte León Formation, all but three loose specimens were preserved with their oral side facing downwards and 50 tests had patches of spines still attached on both the oral and aboral surfaces. Spines were preserved mainly in ambulacra III and IV on the aboral surface and on the oral surface near the anterior margin and the periproct. Those associated to the unpaired ambulacrum are fine, long, and sharp, with widened bases. All specimens are similar in size and shape but vary in preservation quality within the same bedding plane, depending on their exposure to weathering and grain size of the adhering sediment.

Those specimens that were still covered by a fine-grained sediment coat were preserved as almost complete tests retaining parts of the spine cover. On the contrary, those that had been exposed for a prolonged time

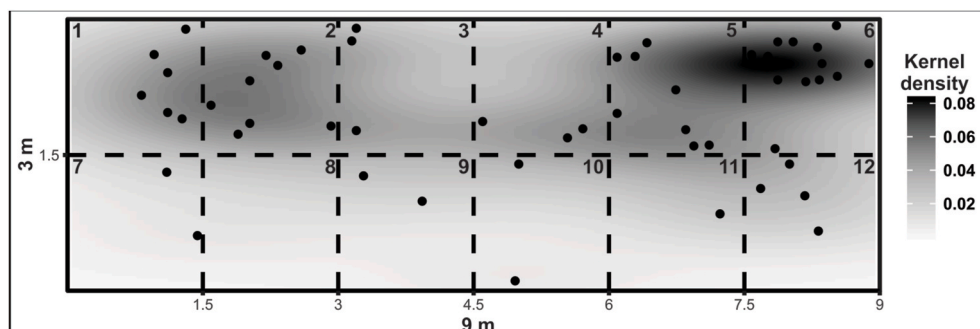


Fig. 4. Kernel density plot for the studied layer. Kernel density values were calculated with R.

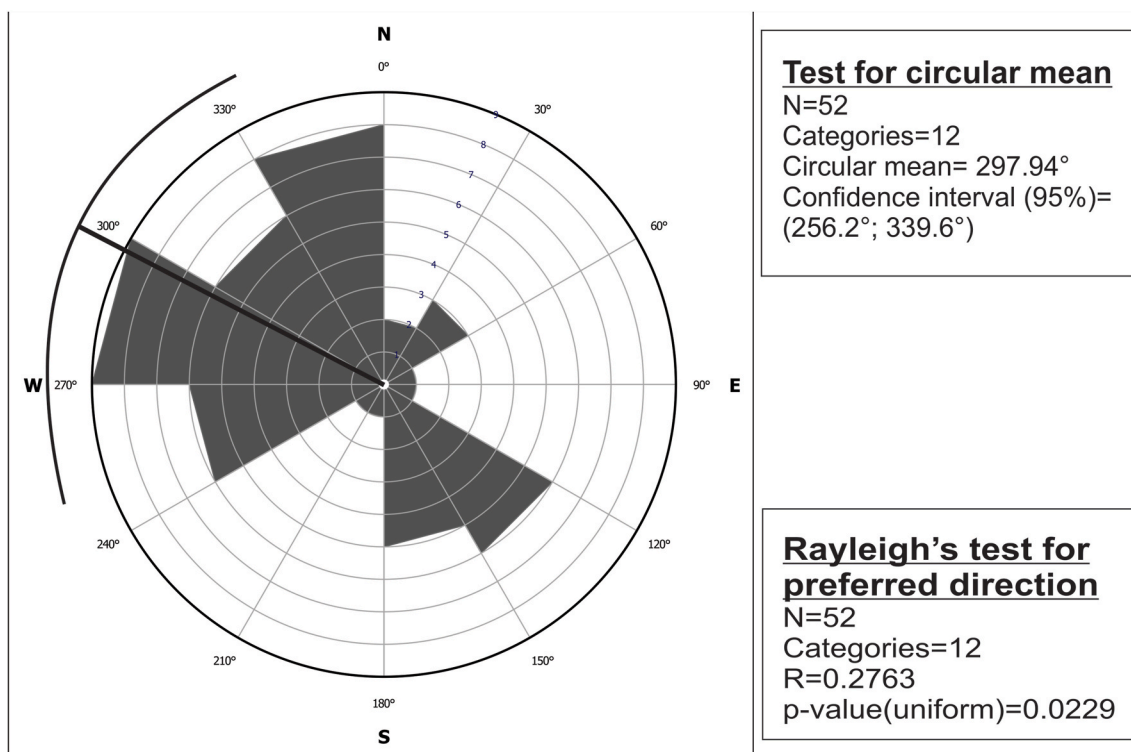


Fig. 5. Rose diagram for echinoid test orientation on the site's surface, circular mean value and Rayleigh Test results for N = 12.

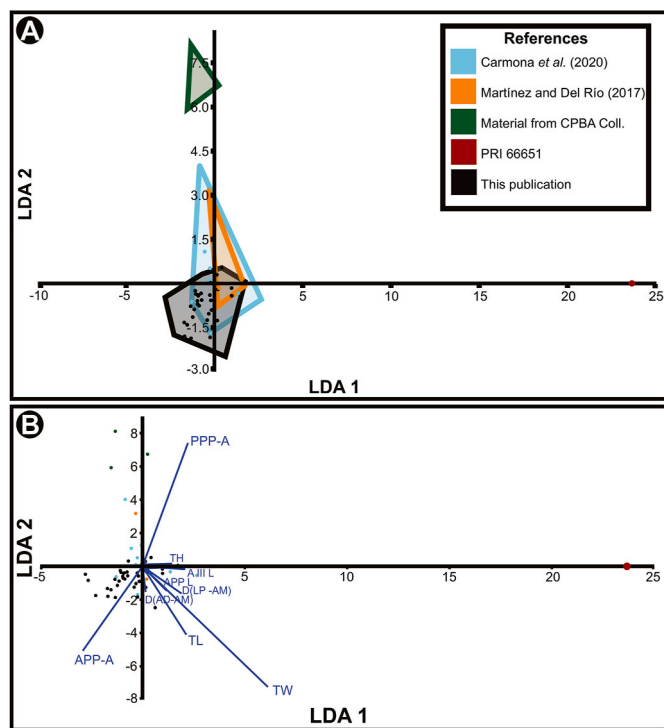


Fig. 6. Results of the Linear Discriminant Analysis (LDA). A: score plot, the colored polygons represent each analyzed specimen group. The points shared by two or more polygons represent specimens that have not significant differences between the groups and could be assigned to more than one analyzed category. B: Bi-Plot. Vectors show the individual contribution of each morphological measurement on the overall variance between groups.

prior to collection were less well preserved, showing loss of plates, erosion, and fragmentation.

The specimens showed moderate to high levels of recrystallization, cementation, and compaction. Almost all spatangoids had manganese oxide attached as dendrites and botryoidal clusters, often causing replacement of the coronal plates. Seven specimens were almost completely replaced by manganese oxide. In other cases, a fine coat of diagenetic syntaxial rim cement covered the test, hiding details such as the tuberculation, on both oral and aboral surfaces (Fig. 7, J–L).

Approximately 50% of the specimens showed signs of compaction (flattening, fractures, collapsed aboral surface, plate displacements). The sediment infilling the corona of the spatangoid was identical to the embedding substrate.

Descriptive statistics of quantitative characters of the echinoid specimens are provided in Table 2. The Clark Evans analysis for spatial distribution showed that echinoids were clustered within the layer ($R = 0.86949$; $p\text{-value} = 0.014$; $n = 52$). The Poisson test by quadrats showed the same pattern ($\chi^2 = 19.819$; $p\text{-value} = 0.031$; $v = 10$). The highest densities were observed in quadrats 6 (5.78 individuals/m²), 2, and 5 (3.56 ind./m²), while the density of the whole area was 1.96 individuals/m². Density plot shows that relative Kernel density values are higher in this area (Fig. 4). On the other hand, the statistical analysis for spatial orientation established a preferential orientation for the intervals 270°–300° and 330°–360° (Rayleigh test for preferred direction, $R = 0.2763$, $p\text{-value} = 0.0229$, see Fig. 5).

The LDA showed that based on the morphometric measurements there are no statistically significant differences between the specimens studied by Martínez and del Río (2017), Carmona et al. (2020), and those studied herein, while it clearly differentiated the specimens housed in the Palaeontological Research Institution and Universidad de Buenos Aires (Fig. 6A and B). The two principal eigenvalues explain 92.52% of the morphometric variability. The confusion matrix showed that 89.19% of the specimens were correctly classified within the groups. The 10.81 remaining percentage is represented by the specimens PRI 66651, and CPBA 6477, 6478 and 17,352 (Fig. 6C and D).

The thin sections revealed that cementation occurred on both

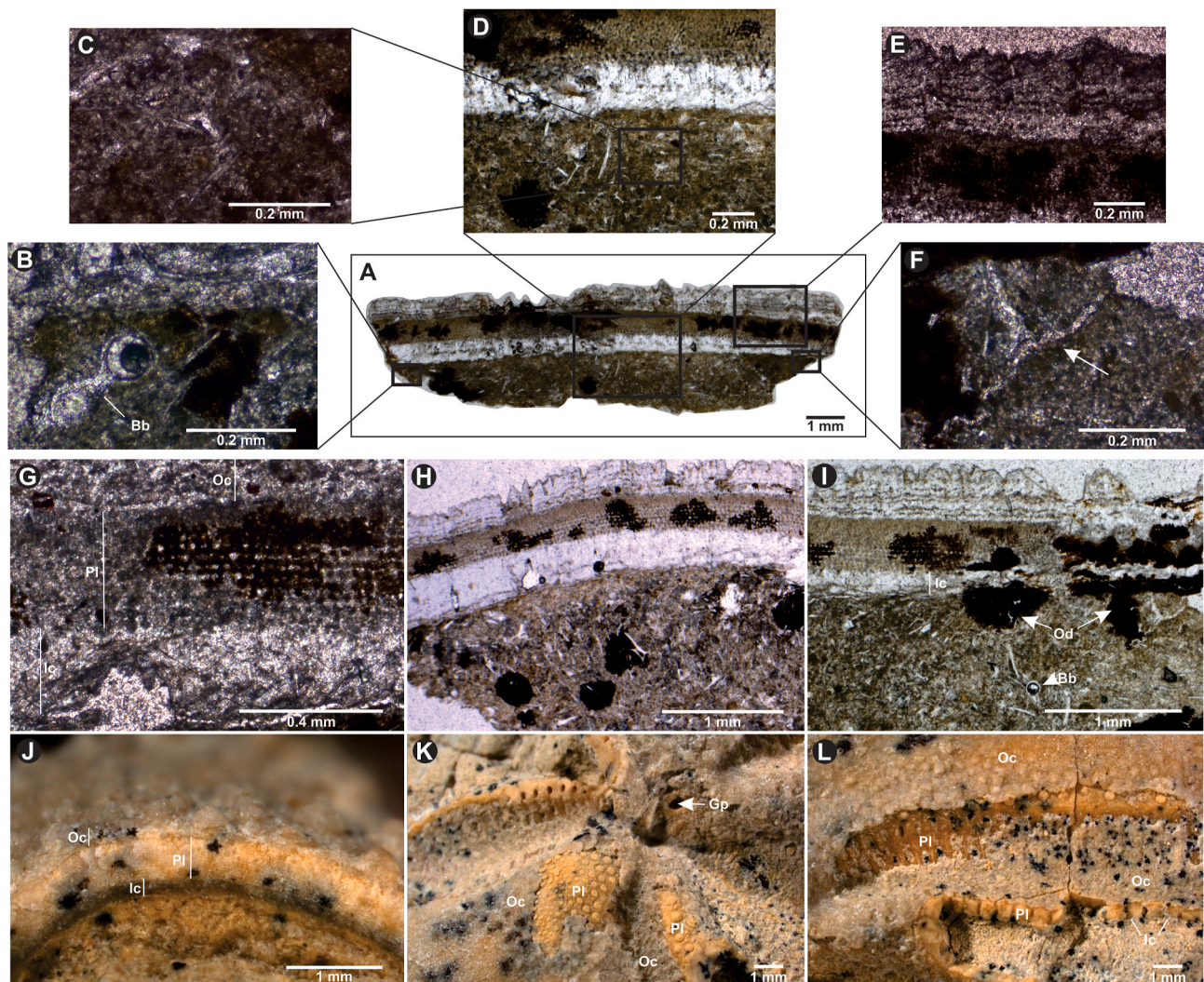


Fig. 7. *Brisaster* aff. *iheringi* A–F: MPM-PI-19254, thin section of a plate from supraambital interambulacrum 2. A: general view. B: sedimentary infilling on left margin of section, illustrating ash bubble. C: trigonal ash fragments in sediment. D: massive inner cement lining and sedimentary infill of echinoid test with oxides and volcanic ash. E: outer cement layer under polarized light and crossed nicols, showing that cement crystal extinction is parallel to plate axis. F: deformed trigonal ash fragment. G–I: another thin section of a supraambital plate from interambulacrum 2. G: general view of stereom structure and cement lining. H: botryoidal oxide structures (black spots) within volcanic ash inside echinoid test. I: destruction of stereom and cement by oxide formation. J: MPM-PI-19254, transverse view of supraambital plate in IA2, showing inner and outer cement layer. K: MPM-PI-19242a binocular microscope view of apical disc and adjacent parts of petals showing outer cement (Oc), as well as exposed areas not covered by cement and still preserving tuberculation details (PI), as well as gonopore (Gp). L: MPM-PI-19242a binocular microscope view of petal 4, showing outer cement layer (Oc) covering all of the surface except the petals (PI).

internal and external surfaces of the test. Cementation follows – at least externally – a syntaxial pattern and the external cement coat shows high levels of alteration and replacement by other minerals. Manganese and iron oxides were present inside the plate and between the cement crystals (Fig. 7, A, E–I). Nevertheless, the coronal plates are very well preserved and features of the stereom could be observed (Fig. 7, G–I). The sediment infilling the spatangoid tests, as well as the embedding substrate, contained a huge amount of volcanic ash, volcanic shards, and rarely, sponge spicules (Fig. 7, A–I).

Sedimentological samples showed a strong chemical reaction when exposed to hydrogen peroxide. The highest amount of sediment was retained in the 250 μm sieve. At this size, presence of volcanic shard was low (<20%), the sediment was composed mainly of lithic grains (~40%), iron and manganese oxide botryoidal structures, and echinoid spines (~20%). The smaller sediment sizes increased significantly in their volcanic content, being near to 60% in the sediment retained in the 63 μm sieve.

Volcanic shards appear as triangular and acute structures, as well as

glass fragments and bubbles. In the finer grain size fraction of the sediment, the content of botryoidal manganese oxide and echinoid spines decreased, being replaced by quartz and lithic grains. Quartz was found as small but distinctly grouped crystals.

Systematic Paleontology.

Class Echinoidea Leske, 1778.

Order Spatangoida L. Agassiz (1840).

Suborder Paleopneustina Markov and Solovjev, 2001.

Family Schizasteridae Lambert, 1905.

Genus *Brisaster* Gray, 1855.

Brisaster aff. *iheringi* De Loriol, 1902.

Figs. 8–11.

Type material of *Brisaster iheringi* De Loriol, 1902. — When De Loriol (1902) described the species, he did not designate a holotype. All specimens appear to have been poorly preserved and even the specimen figured by de Loriol (possibly MHNG GEPI 28012; see Martínez and del Río, 2017: Fig. 4D) was an internal mould. Other potential type material is missing in the collections (Martínez and del Río, 2017), except for two

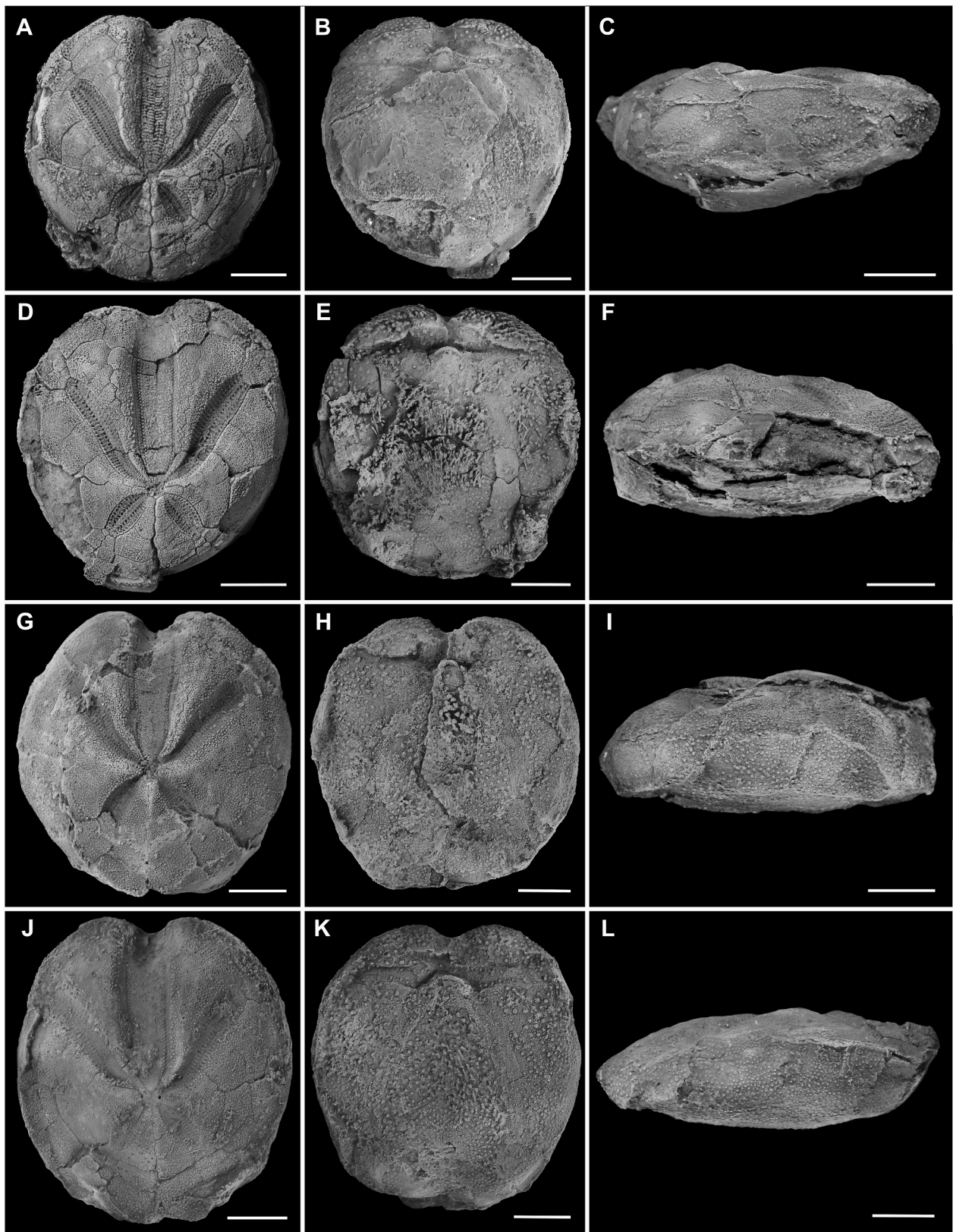


Fig. 8. *Brisaster* aff. *iheringi*: aboral, oral, and lateral views of tests. A–C: MPM-PI-19274, A: aboral, B: oral, C: lateral; D–F: MPM-PI-19251, D: aboral, E: oral, F: lateral; G–I: MPM-PI-19265, G: aboral, H: oral, I: lateral; J–L: MPM-PI-19247, J: aboral, K: oral, L: lateral. Scale bars equal 1 cm.

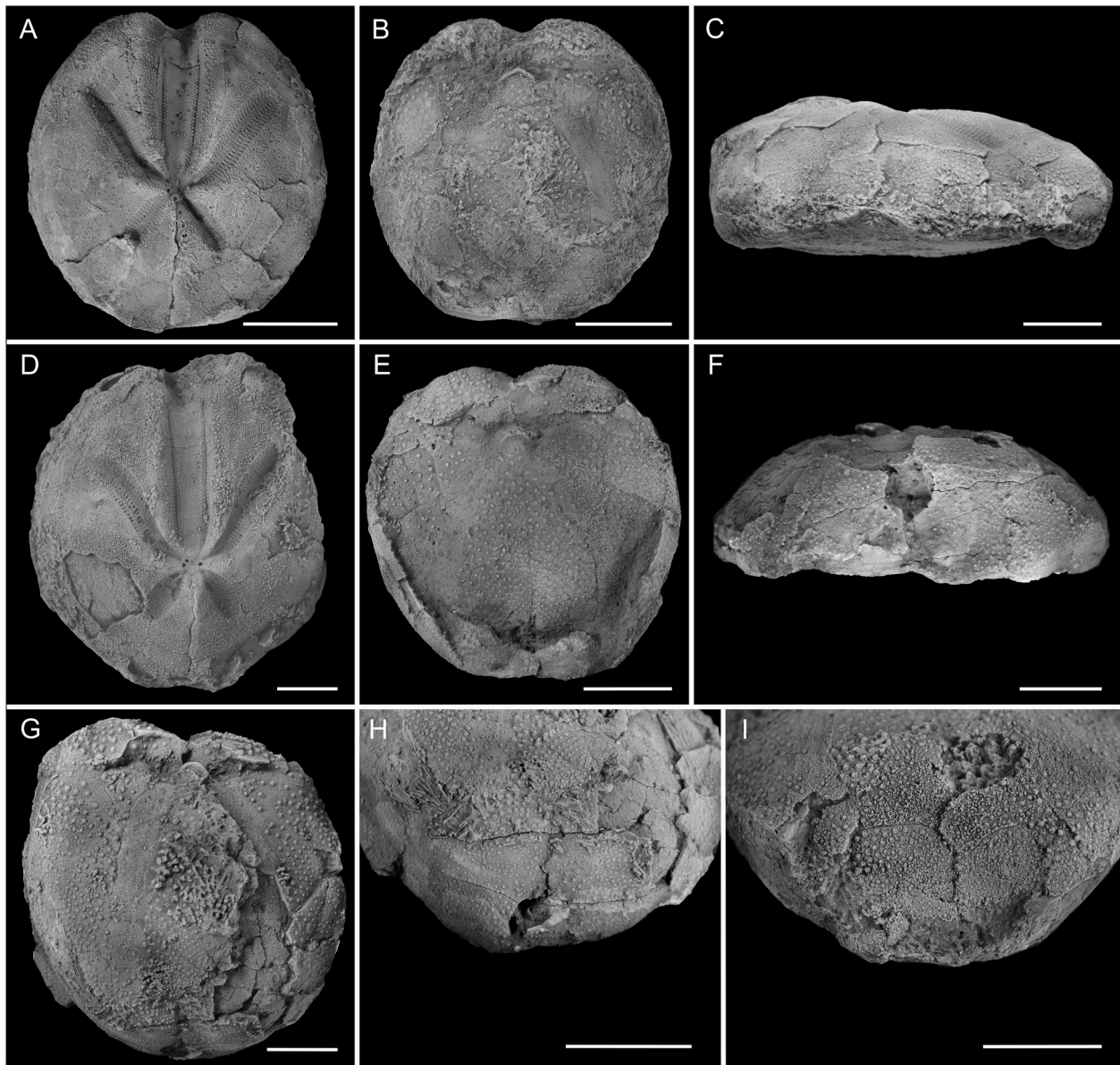


Fig. 9. *Brisaster* aff. *iheringi*: aboral, oral and lateral views of tests. A–C: MPM-PI-19245, A: aboral, B: oral, C: lateral; D: MPM-PI-19264, aboral; E–F: MPM-PI-19246, E: oral, F: posterior; G–H: MPM-PI-19273, G: oral view, H: oblique view of subanal region, I: MPM-PI-19256, oblique view of subanal region without fascioles. Scale bars equal 1 cm.

potential syntypes housed at the Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” under the repository number MACN-Pi 4524 and Paleontological Research Institution under number PRI 66651, both of which are poorly preserved.

Diagnosis of *Brisaster iheringi* De Loriol, 1902.—A species of *Brisaster* with shallow frontal notch, test approximately as wide as long, very posterior apical disc (c. 68–75% TL from anterior end), aboral interambulacra I and V raised, weakly developed crest near the apical disc, very short posterior paired petals (about 2–2.5 times shorter than anterior paired petals), and wide sternal plates (based on the redescription by Bernasconi, 1961 and Martínez and del Río, 2017).

Occurrence.—Single layer from Monte Leon Formation (early Miocene), GPS coordinates: 48.956° S; 67.648° W, 40 km North of Puerto San Julián City, Santa Cruz Province, Argentina.

Description.—Test length (TL) 38.9–53.3 mm (mean = 45.5; SD = 3.66; CV = 0.08; N = 32), width 0.90–1.05% TL (mean = 0.97; SD = 0.04; CV = 0.04; N = 32). Maximum width near center (mean = 44.1; SD = 2.68; CV = 0.06; N = 32). Test rounded, slightly elongated along

antero-posterior axis, moderately depressed in aboral surface (Fig. 8).

Test height 15.8–22.2 (mean = 19.5; SD = 1.94; CV = 0.09; N = 17), highest at anterior interambulacra near the apical system. Posterior margin truncated (Fig. 8C, F, I, L; 9C). Apex displaced towards the posterior end of test, 24.1–35.1 mm from anterior margin (mean = 29.0; SD = 2.63; CV = 0.09; N = 28), 54.59–76.09% of TL (mean = 63.25; SD = 5.39, CV = 0.09; N = 26). Apical system ethmolytic, with three circular gonopores (Fig. 10C and D; 11A–C) extending posteriorly; gonopore 2 absent.

Anterior unpaired ambulacrum (III) non-petaloid, wide and deeply excavated, forming notch at anterior margin (Fig. 8A, D, G; 10A–B). Walls on each side of aboral ambulacrum III vertical. Two rows of 39–42 pores pairs in each column (mean = 40.2; SD = 1.09; CV = 0.03; N = 5). Pores within each pair small, circular, separated from each other by a small, raised knob (Fig. 11D). Interporiferous zone wide (Fig. 10A and B). In many specimens, long, thin spines oriented towards the apical system were preserved in ambulacrum III and adjacent interambulacra (Fig. 11G).

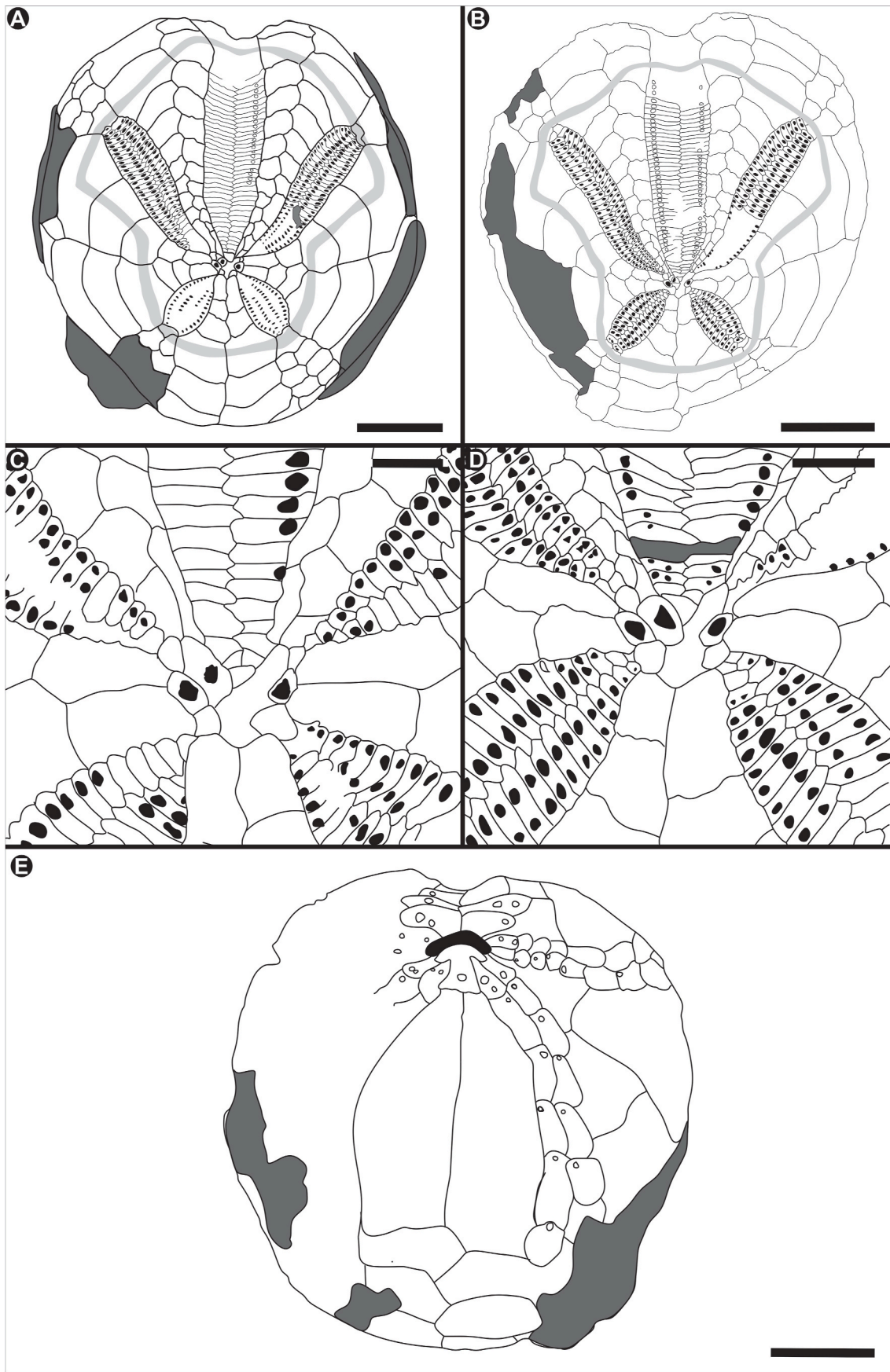


Fig. 10. *Brisaster* aff. *iheringi*: plate diagrams of echinoid tests. A: MPM-PI-19274, aboral view; B: MPM-PI-19251, aboral view; C: MPM-PI-19274, apical disc; D: MPM-PI-19251, apical disc; E: MPM-PI-19245, oral side. Peripetalous fasciole in light grey. Dark grey shades indicate missing plates or zones covered by sediment.

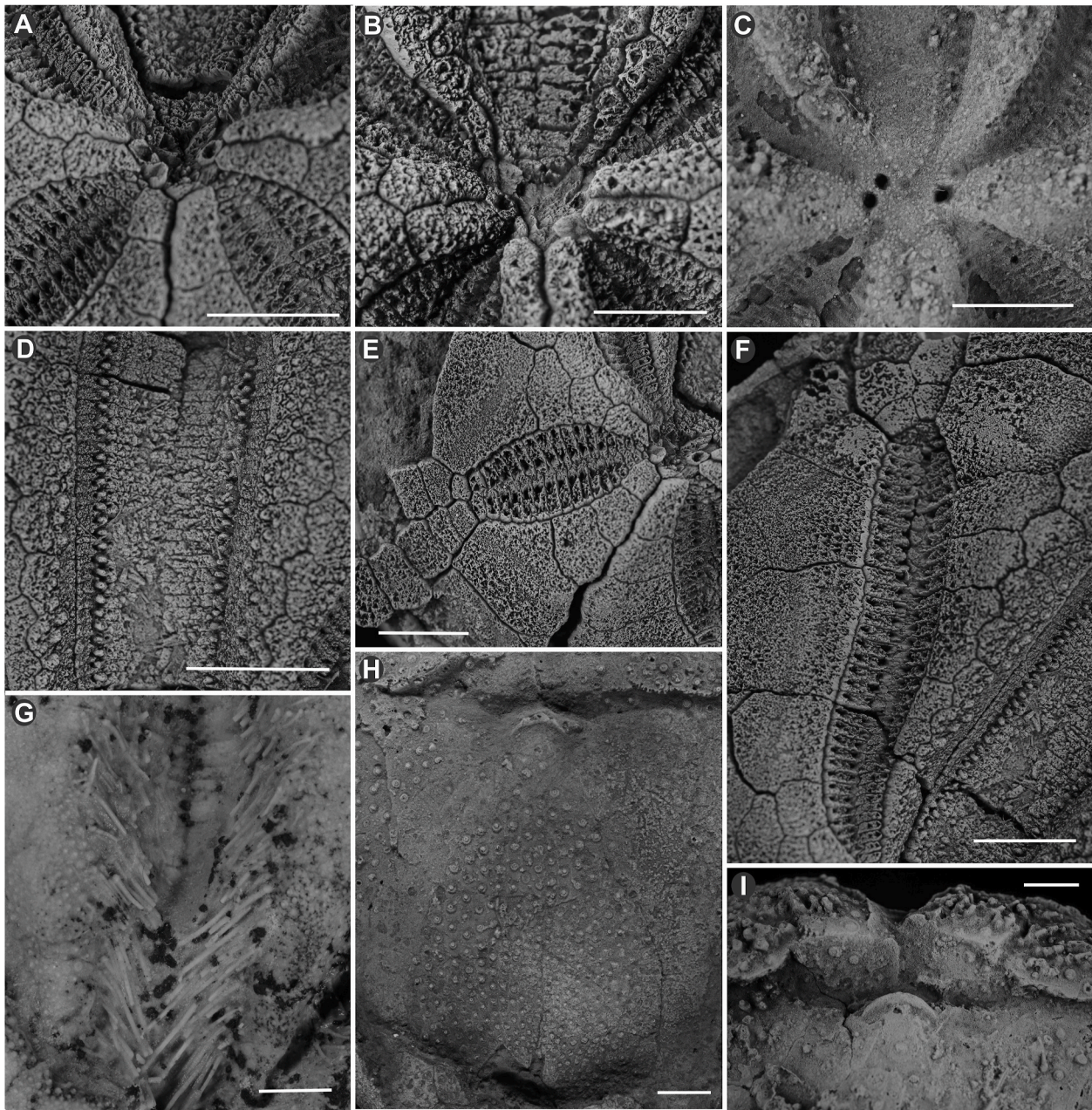


Fig. 11. *Brisaster* aff. *iheringi*: detailed pictures of key characters. A: apical disc of MPM-PI-19251; B: apical disc from MPM-PI-19274; C: apical disc of MPM-PI-19264; D–F: MPM-PI-19251, D: ambulacrum III, E: petal V, F: petal IV; G: ambulacrum III of MPM-PI-19258 with spines attached in life position; H: MPM-PI-19246, general view of sternal plates; I: MPM-PI-19274, detailed view of labral plate. Scale bars equal 0.4 mm.

Anterior paired petals (II and IV) length 18.5–25.7 mm (mean = 21.2; SD = 1.70; CV = 0.08; N = 28), 40.34–53.18% of TL (mean = 45.62; SD = 2.97; CV = 0.07; N = 24), narrow and slightly curved toward lateral margin in anterior half (Fig. 11F). Two rows of pore pairs, subcircular to oval, bigger than pores of ambulacrum III (Fig. 9D; 11F); 32 to 38 pore pairs in each column (mean = 33.5; SD = 1.85; CV = 0.06; N = 8).

Interporiferous zone narrow, free of tubercles. Angle between anterior paired petals 75°–86° (mean = 81.4°; SD = 3.17; CV = 0.04; N = 20).

Posterior paired petals (I and V) short, oval, and slightly sunken (Fig. 8A; 11E), 6.3–12.9 mm in length (mean = 9.4; SD = 1.27; CV = 0.13; N = 21), 14.55–24.20% of TL (mean = 20.06; SD = 2.03; CV = 0.10; N = 21), diverging 71°–97° from each other (mean = 86.6; SD = 6.14; CV = 0.07; N = 18), 16–18 pore pairs per column; interporiferous

zone reaches almost width of single pore zone at its widest point and is free from tubercles (Fig. 11E). Aboral interambulacra I and V raised, forming weakly developed crest near the apical disc (Fig. 8D, G, J; 9A, D).

Peristome anterior, broader than long, slightly depressed, with projecting labrum (Fig. 8B, H, K; 9B, E; 11H–I). Labral plate enlarged, largely covering peristome in oral view. Peristomal margin of labrum located 5.1–11.7 mm from anterior margin (mean = 7.9; SD = 1.85; CV = 0.23; N = 22); labrum mushroom-shaped, slightly longer than wide, with distinct rim along peristomial edge (Fig. 10E–G; 11H–I). Periproct subcircular to oval, longer than wide, collapsed or poorly preserved in most specimens (Fig. 9F–H).

Peripetalous fasciole well developed, differentiated as narrow band of small tubercles (Fig. 10A and B), indented in interambulacral column 1b, fasciole pattern (4,4: 5 → 7,6: 9(?); following the annotation by

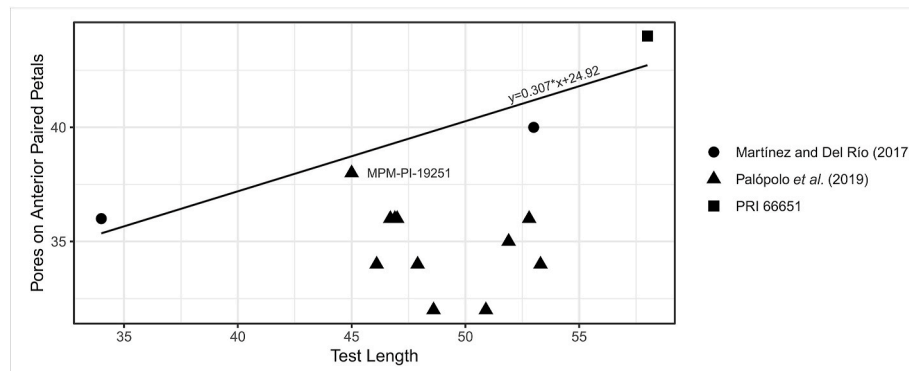


Fig. 12. Dispersion diagram of test length and number of pores on anterior paired petals, using data from the Monte León Formation population (this study), Martínez and del Río (2017), and one specimen from the Paleontological Research Institution, Ithaca, USA (PRI 66651). Regression line was calculated using MPM-PI-19251 and specimens from Martínez and del Río (2017).

Smith and Stockley, 2005). Latero-anal fascioles not present in examined specimens (Fig. 8I, L; 9G–I).

Materials.— Forty-five nearly complete specimens examined (MPM-PI-19236 to MPM-PI-19280). Twenty-two of them were used for description (MPM-PI-19237, MPM-PI-19240-42a, MPM-PI-19243, MPM-PI-19245-47, MPM-PI-19249-51, MPM-PI-19254, MPM-PI-19256, MPM-PI-19258-61, MPM-PI-19264-65, MPM-PI-19267, MPM-PI-19274, MPM-PI-19278).

Remarks.— The specimens described as *Brisaster iheringi* by Martínez and del Río (2017) and Carmona et al. (2020), from the Chenque Formation, differ by their wider sternal plates, much more posteriorly placed apical system, much shorter posterior petals, wider ambulacrum III, and lower number of pores (Fig. 12). However, discriminant analysis including the specimens of Martínez and del Río (2017), Carmona et al. (2020) and those studied herein shows no significant differences among analyzed morphometric measurements. Yet, further measurements and characters not available now on all studied specimens, and inclusion of a higher number of specimens in a new matrix, are necessary to fully confirm taxonomic identity. This said, the studied specimens clearly belong to the genus *Brisaster*, based on their ethmolythic apical system with three gonopores, lack of a sharp ridge in aboral interambulacrum 5, wide sternal plates, and absence of lateroanal fascioles in adults (Gibbs, 1963; Smith and Kroh, 2011). Within the studied specimens, only specimen MPM-PI-19251 (Fig. 9D) approaches the morphology of the material studied by Martínez and del Río (2017), since it has shorter posterior paired petals with fewer pores than the remainder of the material studied here. Still, the *Brisaster* material from the Monte León Formation is closer to *B. iheringi* than to other well-known species of *Brisaster*. While it possibly represents a new species, it is at present premature to establish it as such, since many of the fossil species in this group are incompletely known. This contrasts with the modern species of *Brisaster* which were revised by Hood and Mooi (1998) and for which a phylogenetic framework was presented.

5. Discussion

Spatangoids are a group of irregular echinoids with thin-walled tests which are prone to fragmentation and disarticulation when subject to reworking or winnowing processes (Mancosu et al., 2015). Appendages such as spines and pedicellariae are typically lost within the first week after death, and transport induces rapid fragmentation of specimens (Brett et al., 1997).

On the other hand, spatangoids are burrowing deposit-feeder echinoids, and this mode of life allows them to be preserved as almost complete tests when buried quickly (Kier, 1977; Néraudeau, 1991; Mancosu and Nebelsick, 2017) in anoxic or poorly oxygenated environments (Mancosu et al., 2015). The deposition of large quantities of

sediment in short periods of time has severe effects on echinoid populations (Smith, 1984). For example, Schäfer (1972) stated that in *Echinocardium*, a rapid deposition of a 30-cm-thick layer of fine-grained sand is sufficient to prevent escape of the trapped echinoids.

The fossils studied herein are almost complete and moderately to well-preserved. All the echinoids sampled from the Monte León Formation belong to the same species and were found in life position, filled by the same surrounding sediment, with spines attached and without signals of reworking, suggesting the spatangoid assemblage was buried alive. The layer can thus be classified as a monotypic autochthonous concentration (Kidwell et al., 1986). This kind of assemblage is common in the marine Miocene of Patagonia (del Río et al., 2001; Casadio et al., 2005; Caviglia et al., 2007; Crawford et al., 2008; Martínez and del Río, 2008; 2017; Martínez et al., 2010; Maguire et al., 2016; Carmona et al., 2020), mainly in rocks with high volcanic content.

The presence of manganese and iron oxides, both in dendrites and botryoidal habit, suggests high content of organic matter within a sub-oxic to anoxic environment (Schulz et al., 1994) and is coincident with the strong reaction of the sediment when exposed to hydrogen peroxide. Recrystallization, cementation, and fragmentation by diagenetic processes affecting fossils can be attributed to early stages in the fossilization process (Maguire et al., 2016). Recrystallization did not obliterate the stereom microstructure. Syntaxial cementation, in contrast, obscures morphological features, as it is common particularly in medium to coarse grained siliciclastic sediments and the result of high sediment porosity and non-marine cementation during the first diagenetic stages (Kroh and Nebelsick, 2010; and references therein). The iron-oxide between cement crystals could be associated to bacterial activity in early fossilization stages, as stated by Maguire et al. (2016). The presence of volcanic glass in the early Miocene of Patagonia has been widely reported and has been associated with very well preserved infaunal taxa (Bertels, 1970; Di Paola and Marchese, 1973; Riggi, 1978; Casadio et al., 2005; Crawford et al., 2008, Cuitiño, 2011; Parras et al., 2012; Maguire et al., 2016; Cuitiño et al., 2018). Also, high content of volcanic ash has been considered an important factor in fossil preservation, together with high sedimentation rates and poor sediment reworking (Rodríguez et al., 2008; Cuitiño, 2011; Maguire et al., 2016). Carmona et al. (2020) reported several echinoid tests of *Brisaster iheringi* with spines preserved and associated to their trace fossils (*Scolicia* isp.). The depositional environment was interpreted as an intermittent storm-affected lower shoreface (Carmona et al., 2020). The specimens studied therein were almost identical to those reported here, with the same measurements and similar structures. Both specimen clusters (from the Monte León and Chenque formations) also had spines attached in specific positions, showing that echinoderms were most likely killed by a high sedimentation rate which prevented them from escaping.

In the case of the Monte León Formation, echinoids colonized a distal

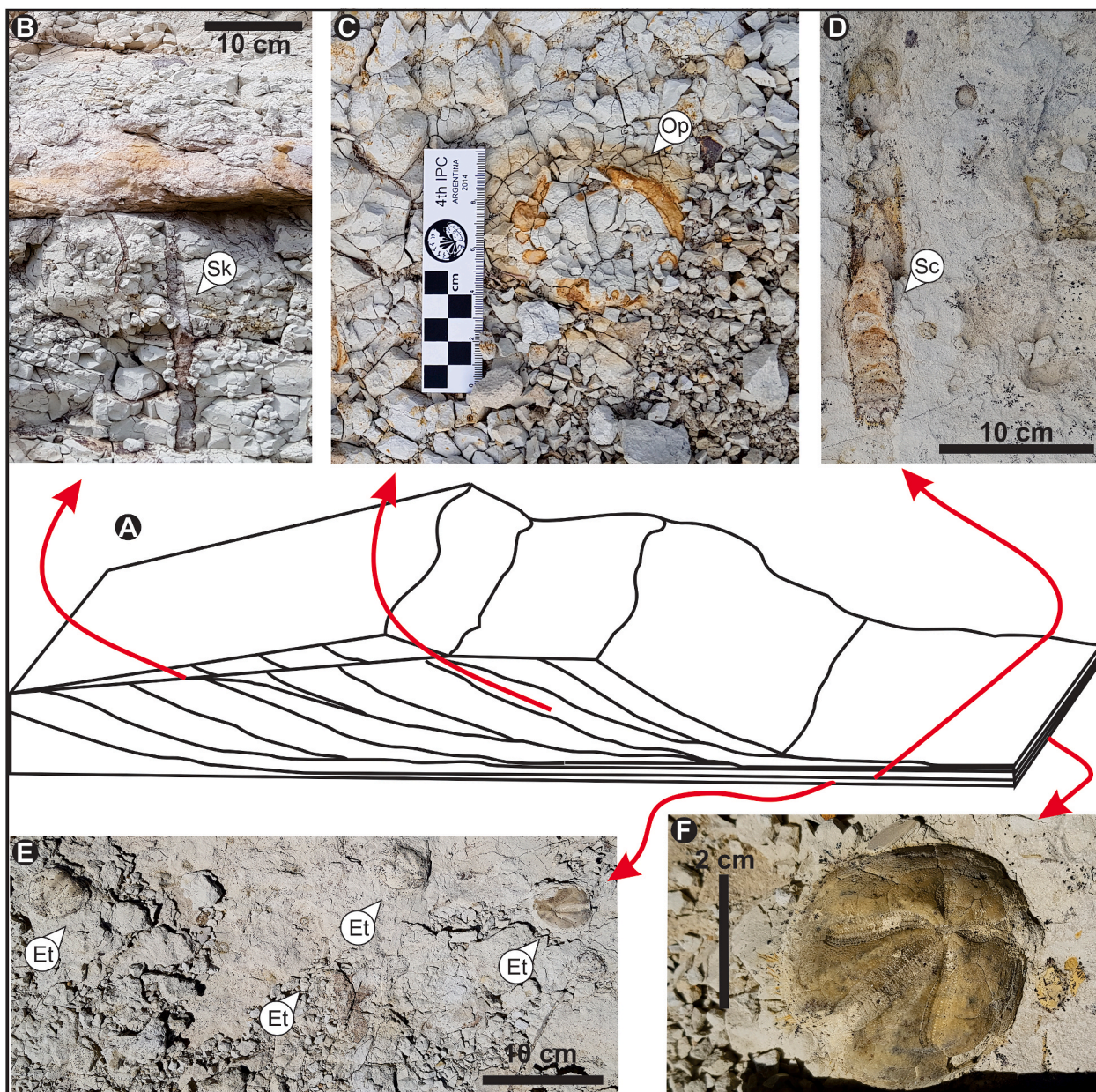


Fig. 13. Interpretation of depositional environment and position of the fossil layer. A: general diagram of depositional environment; B: *Skolithos* isp. (Sk); C: *Ophiomorpha* isp. (Op); D: *Scolicia* isp. (Sc); E: echinoid tests (Et) preserved in life position, in quadrat 6; F: detailed view of an echinoid test preserved in life position within the layer (MPM-PI- 19274).

part of the subtidal habitat dominated by large-scale migrant bedforms (Fig. 13), in a more dynamic environment than the one recorded at Playa Las Cuevas. During the dormant period, this setting was characterized by low energy and low sedimentation rates, allowing colonization by several groups of infaunal organisms. When the sediment migration was reactivated, a high sedimentary influx trapped the infauna, which prevented them from escaping. The bioturbation observed in the bottomset deposits suggests that the colonization window was relatively long.

According to Schinner (1993), modern spatangoids tend to excavate along the redox potential discontinuity layer (RPD). If burial of the community studied herein during an episodic event is assumed, the RPD layer should have quickly re-established higher up in the sediment layers, leaving the organisms in the more anoxic sediments. This situation, together with the thick layer of sediment deposited, could have delayed organic decay, favoring preservation of the articulated spines.

The fossil layer studied herein shows many similarities with other

Miocene spatangoid-dominated assemblages worldwide (i.e.: complete preservation of spatangoid tests within a single bed, with spines in life position, sometimes associated with their traces, inhabiting low-energy environments and buried by high sedimentary influx), as reported by Néraudeau et al. (2001), Radwański and Wysocka (2001), Kroh and Nebelsick (2003), Bajo and Borghi (2009), Stara et al. (2012), Mancosu et al. (2015), and Mancosu and Nebelsick (2016; 2017).

Authorship statement

E.E. Palópolo: Conception and design of study, acquisition of data, analysis and/or interpretation of data, Drafting the manuscript, Approval of the version of the manuscript to be published (the names of all authors must be listed). A. Kroh: Conception and design of study, acquisition of data, analysis and/or interpretation of data, Drafting the manuscript, revising the manuscript critically for important intellectual

content, Approval of the version of the manuscript to be published (the names of all authors must be listed). M. Harzhauser: analysis and/or interpretation of data, revising the manuscript critically for important intellectual content, Approval of the version of the manuscript to be published (the names of all authors must be listed). M. Griffin: Conception and design of study, acquisition of data, Drafting the manuscript, revising the manuscript critically for important intellectual content, Approval of the version of the manuscript to be published (the names of all authors must be listed). S. Casadio: Conception and design of study, acquisition of data, analysis and/or interpretation of data, Drafting the manuscript, revising the manuscript critically for important intellectual content, Approval of the version of the manuscript to be published (the names of all authors must be listed). N. Carmona: acquisition of data, Drafting the manuscript, revising the manuscript critically for important intellectual content, Approval of the version of the manuscript to be published (the names of all authors must be listed).

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

This research was supported by a PhD scholarship given by CONICET to Evangelina Palópolo, and an Ernst Mach Worldwide 2018 Scholarship given to E.P. by the Austrian Agency for International Cooperation in Education and Research (OeAD-GmbH), and financed by Austrian Federal Ministry of Education, Science and Research. Reference number: ICM-2018-10045. Beca interna doctoral 2015, CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas), Argentina. Resolución N° 4868. Temporal fossil export was authorized by Gobierno de la Provincia de Santa Cruz, Museo Argentino de Ciencias Naturales (IF-2018-58231802-APN-MACN#CONICET) and AFIP (Subrégimen de exportación temporaria sin modificación 18/073/ET2/000311/V).

References

- Agassiz, L., 1840. *Catalogus Systematicus Ectyporum Echinodermatum Fossilium*. Musei Neocomensis, vol. 20. Apud O. Petitpierre, p. 22 pl.).
- Bajo, I., Borghi, E., 2009. *Tripeustes gahardensis* (Echinoidea) en el Mioceno de la Cuenca del Guadalquivir. *Batalleria* 14, 11–20.
- Belaústegui, Z., Muñoz, F., Nebelsick, J.H., Doménech, R., Martinell, J., 2017. Echinoderm ichnology: bioturbation, bioerosion and related processes. *J. Paleontol.* 91 (4), 643–661.
- Bernasconi, I., 1961. Equinoideos fósiles de la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales. *Physis* 21 (61), 137–176.
- Bertels, A., 1970. Sobre el "Piso Patagoniano" y la representación de la época del Oligoceno en Patagonia Austral, República Argentina. *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 25 (4), 496–501.
- Brett, C.E., Moffat, H.A., Taylor, W.L., 1997. Echinoderm taphonomy, taphofacies, and Lagerstätten. *Paleontol. Soc. Pap.* 3, 147–190.
- Carmona, N.B., Mángano, M.G., Buatois, L.A., Bromley, R.G., Ponce, J.J., Asgaard, U., Bellosi, E., 2020. *Scolicia* and its producer in shallow-marine deposits of the Miocene Chenque Formation (Patagonia, Argentina): functional morphology and implications for understanding burrowing behavior. *Ichnos*. <https://doi.org/10.1080/10420940.2020.1744589>.
- Casadio, S., Feldmann, R.M., Parras, A., Schweitzer, C.E., 2005. Miocene fossil decapoda (Crustacea, Brachyura) from Patagonia, Argentina, and their paleoecological setting. *Ann. Carnegie Mus.* 74, 151–188.
- Casadio, S., Griffin, M., 2009. Sedimentology and paleontology of a Miocene marine succession first noticed by Darwin at Puerto Deseado (Port desire). *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 64, 83–89.
- Caviglia, S.E., Martínez, S., del Río, C.J., 2007. A new early Miocene species of ophiocrossota (ophiuroida) from southern Patagonia, Argentina. *Neues Jahrbuch Geol. Palaontol. Abhand.* 245 (2), 147–152.
- Crawford, R.S., Casadio, S., Feldmann, R.M., Griffin, M., Parras, A., Schweitzer, C.E., 2008. Mass mortality of fossils decapods within the Monte León Formation (early Miocene), southern Argentina: victims of andean volcanism. *Anal. of Carnegie Museum* 77 (2), 259–287.
- Cuitiño, J.I., 2011. Registro sedimentológico e isotópico de paleoambientes marinos y transicionales en el Patagoniano (Mioceno) del Lago Argentino. PhD dissertation. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, p. 264.
- Cuitiño, J.I., Dozo, M.T., del Río, C.J., Buono, M.R., Palazzesi, L., Fuentes, S., Scasso, R.A., 2018. Miocene marine transgressions: paleoenvironments and Paleobiodiversity. In: Bouza, P., Birmes, A. (Eds.), *Late Cenozoic of Peninsula Valdés, Patagonia, Argentina*. Springer Earth System Sciences, pp. 47–84.
- Darwin, C., 1846. *Geological Observations on South America*. Being the Third Part of the *Geology of the Voyage of the Beagle*, under the Command of Capt. Fitzroy, R. N. During the Years 1832 to 1836. Smith Elder and Co., London, p. 279pp.
- De Gibert, J.M., Goldring, R., 2007. An ichnofabric approach to the depositional interpretation of the intensely burrowed Bateig Limestone, Miocene, SE Spain. *Sediment. Geol.* 194 (1–2), 1–16.
- De Gibert, J.M., Goldring, R., 2008. Spatangoid-produced ichnofabrics (Bateig Limestone, Miocene, Spain) and the preservation of spatangoid trace fossils. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 270 (3–4), 299–310.
- De Loriol, P., 1902. Notes pour servir à l'étude des échinodermes 2 (1), 52, 3 pl.
- del Río, C.J., 2004. Tertiary marine molluscan assemblages of eastern Patagonia (Argentina): a biostratigraphic analysis. *J. Paleontol.* 78 (6), 1097–1122.
- del Río, C.J., Martínez, S.A., Scasso, R.A., 2001. Nature and origin of spectacular marine Miocene shell beds of northeastern Patagonia (Argentina): paleoecological and bathymetric significance. *Palaíos* 16, 3–25.
- del Río, C.J., Martínez, S., Stilwell, J.D., Concheyro, A.G., 2007. Paleontology of the danian cerros bayos section (La Pampa Province, Argentina). *Alcheringa* 31, 241–269.
- Desjardins, P.R., Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2012. Tidal flats and subtidal sand bodies. In: Knaust, D., Bromley, R.G. (Eds.), *Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments*, vol. 64. *Developments of Sedimentology*, pp. 529–561.
- Di Paola, E.C., Marchese, H.G., 1973. Litoestratigrafía de la Formación Patagonia en el área tipo (Bajo de San Julián – desembocadura del río Santa Cruz), Provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Actas del V Congreso Geológico Argentino* 3, 207–222.
- Echevarría, A.E., 2002. Ostrácodos de la Formación Monte León (Oligoceno tardío-Mioceno temprano) del noreste de Gobernador Gregores, Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 39 (4), 405–414.
- Elattaar, A.A., 2018. A new species of hypselaster (Echinoidea, Spatangoida) from the middle eocene midawara formation of the eastern desert, Egypt. *Swiss Journal of Palaeontology* 137 (2), 379–387.
- Gibbs, P.T., 1963. *Functional Morphology and Ecology of the Spatangoid Genus *Brisaster** Gray. M.S. thesis. University of British Columbia.
- Gray, J.E., 1855. An arrangement of the families of Echinida, with descriptions of some new genera and species. In: *Proceedings of the Zoological Society, London*, vol. 23, pp. 35–39.
- Hammer, Ø., Harper, D.A., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *art. 4 Palaeontol. Electron.* 4 (1), 9, 178kb.
- Holmes, F.C., 2014. A late Miocene record of the echinoid *maretia* (Echinoidea, Spatangoida) from victoria, Australia. *Mem. Mus. Vic.* 72, 63–72.
- Hood, S., Mooi, R., 1998. Taxonomy and Phylogenetics of Extant *Brisaster* (Echinoidea: Spatangoida). *Echinoderms*, San Francisco, pp. 681–686.
- Ihering, H.L. von, 1897. Os Molluscos dos terrenos terciários da Patagonia. *Rev. Mus. Paul.* 2, 217–382.
- Jesionek-Szymańska, W., 1987. Echinoids from the cape melville formation (lower Miocene) of king george island, west Antarctica. *Palaeontol. Pol.* 49, 163–168.
- Khaksar, K., Moghadam, I.M., 2007. Paleontological study of the echinoderms in the qom formation (Central Iran). *Earth Sci. Res. J.* 11 (1), 57–79.
- Kidwell, S.M., Fuersich, F.T., Aigner, T., 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaíos* 1, 228–238.
- Kier, P.M., 1972. Tertiary and mesozoic echinoids of Saudi arabia. *Smithsonian Contrib. Paleobiol.* 10, 1–242.
- Kier, P.M., 1977. The poor fossil record of the regular echinoid. *Palaebio* 3, 168–174.
- Kroh, A., 2007. Climate changes in the early to middle Miocene of the central Paratethys and the origin of its echinoderm fauna. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 253 (1–2), 169–207.
- Kroh, A., 2010. Index of living and fossil echinoids 1971–2008. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. A für Mineralogie und Petrographie, Geologie und Paläontologie, Anthropologie und Prähistorie*, pp. 195–469.
- Kroh, A., Mooi, R., 2018. World Echinoidea database. Spatangoida. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=123106> on 2018-12-19.
- Kroh, A., Nebelsick, J.H., 2003. Echinoid assemblages as a tool for palaeoenvironmental reconstruction—an example from the Early Miocene of Egypt. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 201 (1–2), 157–177.
- Kroh, A., Nebelsick, J.H., 2010. Echinoderms and Oligo-Miocene carbonate systems: potential applications in sedimentology and environmental reconstruction. *Int. Assoc. Sedimentol. Spec. Publ.* 42, 201–228.
- Kroh, A., Smith, A.B., 2010. The phylogeny and classification of post-Palaeozoic echinoids. *J. Syst. Palaeontol.* 8 (2), 147–212.
- Lambert, J., 1905. Notes sur quelques Échinides éocéniques de l'Aude et de l'Hérault. In: L. Doncieux. *Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault. Première Partie. Montagne Noire et Minervois*. Annales de l'Université de Lyon, Nouvelle Série, I. Sciences, Médecine, vol. 17, pp. 129–164.
- Leske, N.G., 1778. *Jacobi Theodori Klein naturalis dispositio echinodermatum*. Accesserunt lucubratiuncula de aculeis echinorum marinarum et spicilegium de belemnitis. Edita et descriptionibus novisque inventis et synonymis auctorem aucta xxii, 278. Lipsiae (Officina Gleditschiana).
- Maguire, E.P., Feldmann, R.M., Casadio, S., Schweitzer, C.E., 2016. Distal volcanic ash deposition as a cause for mass kills of marine invertebrates during the Miocene in Northern Patagonia, Argentina. *Palaíos* 31 (12), 577–591.

- Malumián, N., Nández, C., 2011. The late cretaceous-cenozoic transgressions in Patagonia and the fuegian andes: foraminifera, palaeoecology and palaeogeography. *Biol. J. Linn. Soc.* 103, 269–288.
- Mancosu, A., Nebelsick, J.H., Kroh, A., Pillola, G.L., 2015. The origin of echinoid shell beds in siliciclastic shelf environments: three examples from the Miocene of Sardinia, Italy. *Lethaia* 48 (1), 83–99.
- Mancosu, A., Nebelsick, J.H., 2016. Echinoid assemblages from the early Miocene of Funtanazza (Sardinia): a tool for reconstructing depositional environments along a shelf gradient. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 454, 139–160.
- Mancosu, A., Nebelsick, J.H., 2017. Palaeoecology and taphonomy of spatangoid-dominated echinoid assemblages: a case study from the Early-Middle Miocene of Sardinia, Italy. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 466, 334–352.
- Markov, A.V., Solovjev, A.N., 2001. Echinoids of the family Paleopneustidae (Echinoidea, Spatangoida): morphology, taxonomy, phylogeny. *Geos – Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Rossijskaja Akademia Nauk* 280, 1–108.
- Martínez, S., del Río, C.J., 2008. A new, first fossil species of *Ophioderma müller* and *trotschel*, 1842 (echinodermata: ophiuroidea) (late Miocene, Argentina). *Zootaxa* 1841 (1), 43–52.
- Martínez, S., del Río, C.J., 2017. A supplementary description of *brisaster iheringi* (Spatangoida: Schizasteridae) from the Miocene of Patagonia Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 65 (1–1), 137–146.
- Martínez, S., del Río, C.J., Pérez, D., 2010. A brittle star bed from the Miocene of Patagonia, Argentina. *Lethaia* 43, 1–9.
- Martínez, S., del Río, C.J., Concheyro, A., 2011. Danian (early Paleocene) echinoids from the Roca formation, northern Patagonia, Argentina. *Neues Jahrbuch für Paläontologie und Geologie* 261, 165–176.
- Néraudeau, D., 1991. Lateral variations of size- frequency distribution in a fossil echinoid community and their palaeoecological significance. *Lethaia* 24 (3), 299–309.
- Néraudeau, D., Goubert, E., Lacour, D., Rouchy, J.M., 2001. Changing biodiversity of Mediterranean irregular echinoids from the Messinian to the present-day. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 175 (1–4), 43–60.
- Olivera, A.M., Parma, S.G., Zinsmeister, W.J., 1994. *Peonza*; new gastropod genus from the middle Tertiary of Patagonia and Chile. *J. Paleontol.* 68, 279–286.
- Ortmann, A., 1902. Tertiary invertebrates. Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia 4 (2), 45–332.
- Panza, J.L.A., Irigoyen, M.V., Genini, A., 1994. Hoja geológica 4969-IV, Puerto san Julián. In: Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina 1: 250.000. Provincia de Santa Cruz. Buenos Aires. Servicio Geológico Minero Argentino. Instituto de Geología y Recursos Minerales.
- Parma, S.G., 2012. El género *Brissopsis* L. Agassiz, 1840 (Echinoidea: Spatangoida) en el Paleógeno y Neógeno de la República Argentina. *Revue de Paléobiologie, v. spec.* 11, 417–427.
- Parma, S.G., Casadío, S., 2005. Upper cretaceous-Paleocene echinoids from northern Patagonia, Argentina. *J. Paleontol.* 79, 1072–1087.
- Parras, A., Casadío, S., 2005. Stratigraphy, taphonomy and sequence stratigraphic significance of oyster-dominated concentrations from the San Julián Formation, Oligocene of Patagonia, Argentina. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 217, 47–66.
- Parras, A., Casadío, S., 2006. The oyster *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann, 1897), a physical ecosystem engineer from the upper Oligocene-lower Miocene of Patagonia, southern Argentina. *Palaios* 21, 168–186.
- Parras, A., Griffin, M., 2009. Darwin's great Patagonian tertiary formation at the mouth of the río Santa Cruz: a reappraisal. In: Aguirre-Urreta, B., Griffin, M., Ramos, V.A. (Eds.), *Darwin in Argentina*. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 64(1), pp. 70–82.
- Parras, A., Dix, G.R., Griffin, M., 2012. Sr-isotope chronostratigraphy of Paleogene–neogene marine deposits: austral basin, southern Patagonia (Argentina). *J. S. Am. Earth Sci.* 37, 122–135.
- Pérez López, C., 2004. Técnicas de análisis multivariado de datos. Aplicaciones con SPSS®. Pearson Educación S.A., Madrid, España, p. 672pp.
- Pineda-Salgado, G., Parras, A., Griffin, M., 2018. Sclerobionts on biogenic substrates from the Monte León Formation (lower Miocene) in Santa Cruz Province, Argentina: taphonomic and paleoenvironmental considerations. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 511, 606–619.
- Pollard, J.E., Goldring, R., Buck, S.G., 1993. Ichnofabrics containing *Ophiomorpha*: significance in shallow-water facies interpretation. *Journal of the Geological Society of London* 150, 149–164.
- R Core Team, 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Radwański, A., Wysocka, A., 2001. Mass aggregation of Middle Miocene spine-coated echinoids *Echinocardium* and their integrated eco-taphonomy. *Acta Geol. Pol.* 4, 295–316.
- Riggi, J.C., 1978. La importancia de los sedimentos piroclásticos y de la sílice biogénica en la estratigrafía de la Formación Patagonia. *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 33 (2), 158–171.
- Rodríguez, P.E., Tauber, A.A., Krapovickas, J.M., 2008. Asociaciones tafonómicas y tasa sedimentaria en piroclásticas de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano-medio), Patagonia Austral. XII Reunión Argentina de Sedimentología, Buenos Aires, Actas, p. 154.
- Schäfer, W., 1972. In: Oertel, I., Craig, Y. (Eds.), *Ecology and Palaeoecology of Marine Environments*. Translated from the German Edition (1962). University of Chicago Press, p. 568.
- Schinner, G.O., 1993. Burrowing behavior, substratum preference, and distribution of *Schizaster canaliferus* (Echinoidea: Spatangoida) in the northern Adriatic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 100, 129–145.
- Schulz, H.D., Dahmke, A., Schinzel, U., Wallmann, K., Zabel, M., 1994. Early diagenetic processes, fluxes, and reaction rates in sediments of the South Atlantic. *Geochem. Cosmochim. Acta* 58 (9), 2041–2060.
- Smith, A.B., 1984. Echinoid Palaeobiology. Special Topics in Palaeontology. George Allen and Unwin, London, England, p. 202.
- Smith, A.B., Kroh, A., 2011. The Echinoid Directory. World Wide Web electronic publication. <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/echinoid-directory>. (Accessed 20 January 2019).
- Smith, A.B., Stockley, B., 2005. Fasciole pathways in spatangoid echinoids: a new source of phylogenetically informative characters. *Zool. J. Linn. Soc.* 144, 15–35.
- Stara, P., Sancier, L., Rizzo, R., 2012. Segnalazione di una associazione ad echinidi con spatangoidi prevalenti in Sardegna. *Notiziario della Società Reggiana di Scienze Naturali* 2010, 27–42.
- Stara, P., Borghi, E., Kroh, A., 2016. Revision of the genus *Mariania* (Echinoidea) with the description of two new species from the Miocene of Italy. *Bull. Geosci.* 91 (1), 65–88.
- Stockley, B., Smith, A.B., Littlewood, T., Lessios, H.A., MacKenzie-Dodds, J.A., 2005. Phylogenetic relationships of spatangoid sea urchins (Echinoidea): taxon sampling density and congruence between morphological and molecular estimates. *Zool. Scripta* 34, 447–468.
- The Document Foundation, 2020. LibreOffice calc. <https://www.libreoffice.org/discove/r/calc/>.
- Villier, L., Néraudeau, D., Clavel, B., Neumann, C., David, B., 2004. Phylogeny of early cretaceous spatangoids (echinodermata: Echinoidea) and taxonomic implications. *Palaeontology* 47 (2), 265–292.
- Yong Technologies Inc., 2015. GeoRose 0.4. 3 - Rose Plot Software. <http://www.yongtechnology.com/georose/>.

A new zoroasterid asteroid from the Eocene of Seymour Island, Antarctica

EVANGELINA E. PALÓPOLO, SOLEDAD S. BREZINA, SILVIO CASADIO, MIGUEL GRIFFIN,
and SERGIO SANTILLANA



Palópolo, E.E., Brezina, S.S., Casadio, S., Griffin, M., and Santillana, S. 2021. A new zoroasterid asteroid from the Eocene of Seymour Island, Antarctica. *Acta Palaeontologica Polonica* 66 (X): xxx–xxx.

New, well-preserved fossil starfish material is recorded from the Eocene La Meseta Formation exposed in Seymour Island, Antarctica. The use of new technology (i.e., microCT) on several fragments enabled the visualization of new characters and the differentiation of a new species, *Zoroaster marambioensis* sp. nov., which was previously identified as *Zoroaster* aff. *Z. fulgens*. Diagnostic characters of *Z. marambioensis* sp. nov. are (i) central disc plate enlarged, lobate and flattened, (ii) disc ring with enlarged, tumid radials and polygonal, flattened inter-radials, (iii) primary spines on disc only present on radials, (iv) oral armature with 1–3 primary spines and 1–2 secondary spines for each prominent adambulacral. The depositional setting represents the outer zone of an estuary dominated by marine processes affected by long lived hyperpycnal flows. We argue that zoroasterids colonized a distal part of the estuary under normal marine salinity and were killed by the input of freshwater carried by a hyperpycnal flow, and immediately buried by fine grained sandstone. Sedimentological data suggest that *Z. marambioensis* sp. nov. lived in shallow-water environments, it seems possible that they were adapted to higher temperatures than other Recent species of the genus, which inhabit cold, deep marine environments.

Key words: Asteroidea, Zoroasteridae, palaeoenvironment, Paleogene, La Meseta Formation, Antarctic Peninsula.

Evangelina E. Palópolo [eepalopolo@unrn.edu.ar] and *Silvio Casadio* [scasadio@unrn.edu.ar], *Universidad Nacional de Río Negro, Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Río Negro, Argentina; and IIPG. UNRN. Consejo Nacional de Investigaciones científicas y Tecnológicas (CONICET), Av. Roca 1242, (R8332EXZ) General Roca, Río Negro, Argentina.*

Soledad S. Brezina [sbrezina@unrn.edu.ar], *Universidad Nacional de Río Negro, Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Río Negro, Argentina.*

Miguel Griffin [mgriffin@fcnym.unlp.edu.ar], *Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Edificio Anexo Laboratorios Museo (Laboratorio 110), Avenida 122 y 60, La Plata, Buenos Aires, Argentina.*

Sergio Santillana [ssantillana@dna.gov.ar], *Instituto Antártico Argentino, 25 de Mayo 1143, San Martín, provincia de Buenos Aires, Argentina.*

Received 6 December 2019, accepted 12 December 2020, available online 7 June 2021.

Copyright © 2021 E.E. Palópolo et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (for details please see <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Introduction

Zoroasterids (the family Zoroasteridae Sladen, 1889) comprise a group of starfishes with five rays, a small disc, long and tapering arms, and skeletal plates arranged in series (both transverse and longitudinal) covered by primary and secondary spines (McKnight 2006). Species of this family also have a single marginal row, papular pores arranged on longitudinal and transverse series, imbricated or reticulated disc and arm plate arrangement, actinolateral spines larger than other primary spines, adpressed or facing abactinally, straight pedicellariae (except in *Pholidaster*), adambulacrals

alternately carinate, and tube feet in four rows becoming two rows distally (Blake 1987; Mah 2000, 2007; Mah and Foltz 2011; Mah and Blake 2012; Fau and Villier 2018).

The family was originally defined by Sladen (1889), and includes eight genera (one of them with only fossil representatives) and 35 nominal species inhabiting abyssal and bathyal environments of the Atlantic, Pacific and Indian oceans (Mah 2007).

The fossil record of the family Zoroasteridae is scarce. Relatively few species are known, including one from the Jurassic of Europe (Hess 1974; Villier et al. 2009), two from the Eocene of Antarctica and New Zealand (Blake and Zinsmeister 1979, 1988; Blake and Aronson 1998; Eagle

2006; this article), and one from the Miocene of Japan (Kato and Oji 2013). These records are highly biased because of their body plan (i.e., the small disc, the very long arms and weak ossicle connection).

Echinoderm ossicles are connected by muscles, ligaments, interlocking stereom, cement or a combination of these (Ausich et al. 2001). Because starfishes have a large coelomic cavity that extends into each arm (Ferguson 1992; Brusca and Brusca 2003) and most show a weakly articulated body skeleton, they are prone to complete disarticulation within few days after death (Brett et al. 1997) due to soft tissue decomposition and skeletal collapse. The fact that ossicle fusion in asteroids is far from that achieved in echinoids is a key feature contributing to disarticulation. Yet, in zoroasterids ossicles are quite firmly tied together relative to other asteroids, a fact that could somewhat enhance their preservation potential. However, we consider that a simple stratum containing several specimens of almost complete asteroids in living position would still be considered an exceptionally preserved deposit (Brett et al. 1997), even in the case of zoroasterids in which ossicles are more closely tied together than in other asteroids. This type of preservation provides important information about paleobiology, paleoecology, sedimentary environment and taphonomic history of the remains (Brett 1978).

The systematics of the group has been studied deeply based on Recent species but many questions remain regarding its origin and evolution because of its poor fossil record. Previous authors discussed the possible origin of the family in the Wedellian Province and its subsequent biogeographical history (Blake 1987, 1990; Mah 2007; Villier et al. 2009; Gale 2011; Mah and Foltz 2011; Mah and Blake 2012). Phylogenetic studies of the Asteroidea place the Zoroasteridae as a basal clade within the or-

der Forcipulatida, based on characters intermediate between the Paleozoic and post-Paleozoic Asteroidea, such as a single marginal series and the arrangement of arm ossicles and spines (Blake 1987, 1990; Mah 2000, 2007; Mah and Foltz 2011; Mah and Blake 2012). Among the Zoroasteridae, the genus *Zoroaster* Wyville Thomson, 1873, shows more derived skeletal characters (e.g., imbricate and well-armored skeleton) than *Myxoderma* Fisher, 1905, and *Sagenaster* Mah, 2007, which have reticulated and open skeletons (Mah 2007).

Primary spines, secondary spines and pedicellariae, together with soft tissues, have been widely used in Recent asteroid systematics. Shape, size and arrangement of these structures are important for identification of zoroasterid species (Downey 1970; Blake 1987; Clark and Downey 1992, among others). Nevertheless, some species of the family have different morphotypes that render taxonomic identification difficult (Howell et al. 2004). Specimens analyzed herein are preserved in detail; both oral and aboral surface characters can be identified, spines and pedicellariae are often in life position. This evidence allowed us to identify dependable characters and to describe a new species of *Zoroaster*, previously reported by Blake and Zinsmeister (1979) as *Zoroaster* aff. *Z. fulgens*, from the La Meseta Formation (Eocene, Antarctic Peninsula).

Institutional abbreviations.—IAA, Instituto Antártico Argentina, San Martín, Buenos Aires, Argentina; IAA-Pi, Colección Paleontología de Invertebrados, Repositorio Antártico de Colecciones Paleontológicas y Geológicas del Instituto Antártico Argentino, San Martín, Buenos Aires, Argentina; IIPG, Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, General Roca, Río Negro, Argentina; RAA, Repositorio Antártico de Colecciones Paleontológicas y

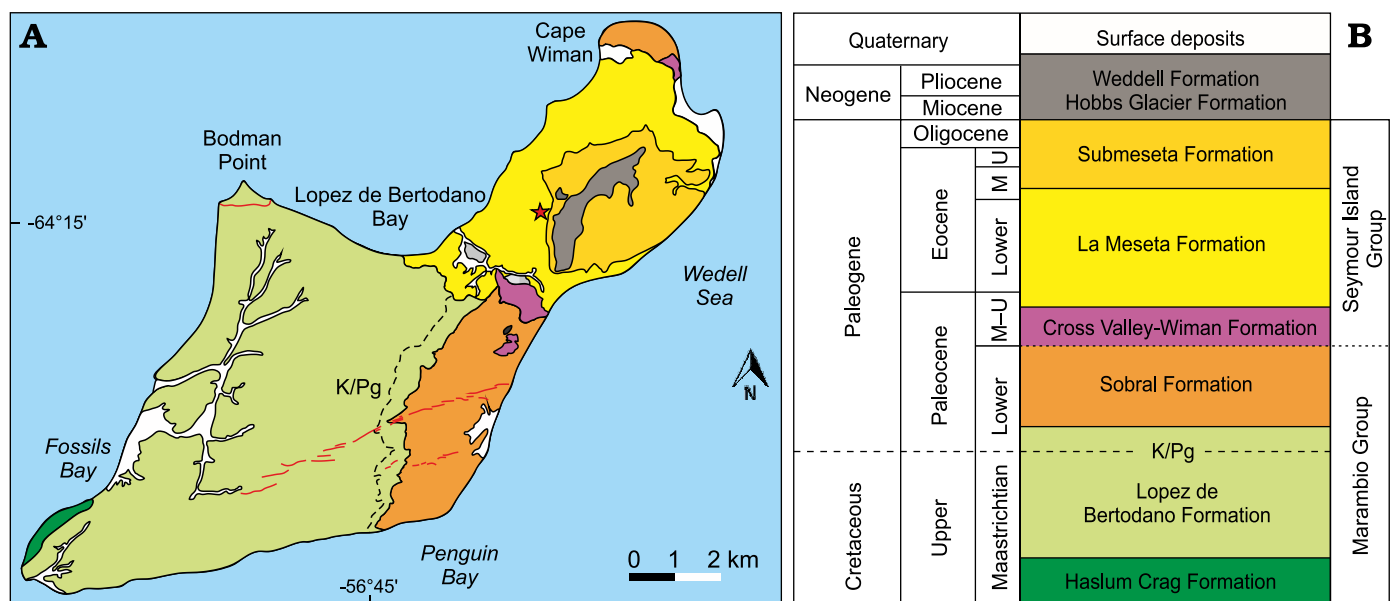


Fig. 1. Geologic map (A) and stratigraphic column (B) of Seymour Island, Antarctica (modified from Montes et al. 2013). The star shows the place of discovery. Abbreviations: M, Middle; U, Upper.

Geológicas del IAA, San Martín, Buenos Aires, Argentina; UNAM, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México; UNRN, Universidad Nacional de Río Negro, General Roca, Río Negro, Argentina; YPF, Yacimientos Petrolíferos Fiscales, Buenos Aires, Argentina.

Nomenclatural acts.—This published work and the nomenclatural acts it contains, have been registered in ZooBank: urn:lsid:zoobank.org:pub:38AF70B7-F4FE-4166-9DE5-3EC8D68A30E6.

Geological setting

The La Meseta Formation, exposed in Seymour Island (Fig. 1) off the northern tip of the Antarctic Peninsula, represents the upper part of the infilling of the James Ross Basin and comprises a succession of 250 m of sediments deposited in an incised valley (Montes et al. 2019). Sedimentation took place in estuarine and wave-influenced tidal-shelf environments (Marenssi et al. 1998a; Porębski 2000). The La Meseta Formation is well known for its shell-beds dominated by molluscs but also containing a unique fauna of Antarctic Eocene terrestrial vertebrates that includes several mammals (marsupials, edentates and ungulates) and birds. The fossil associations were the subject of numerous systematic studies (Feldmann and Woodburne 1988; Stilwell and Zinsmeister 1992; Bitner 1996; Goin et al. 1999; Hara 2001). Marenssi et al. (1998a, b) subdivided the La Meseta Formation into six allomembers. From bottom to top these are the Valle de las Focas, Acantilados, Campamento, *Cucullaea* I, *Cucullaea* II and Submeseta allomembers. The depositional setting ranged from a prograding delta front to a storm-influenced subaqueous delta plain dominated by tides after marine-flooding within the incised valley (Marenssi et al. 1998a). The new zoroasterid specimens described in this paper come from the *Cucullaea* I Allomember (Fig. 2). They were collected in an area measuring 20 m² (64°14'24" S, 56°40'02" W). The *Cucullaea* I Allomember begins with a shell concentration of several densely- to poorly-packed and poorly-sorted laterally continuous beds, or lenses ranging from 0.5–1.5 m thick, with sharp undulating bases and sharp tops, and trough cross-bedding. Sadler (1988) characterized this shell bed (his Telm 4) by its high content of phosphatic teeth and bones, and suggested it is a transgressive lag distinguished by abundant phosphate pebbles and glauconite. The densely packed beds are dominated by the multiple specimens of bivalve *Cucullaea raea* Zinsmeister, 1984. This concentration represents a tidal channel facies in the outermost part of an estuary (Taylor et al. 2008). In terms of sequence stratigraphy these concentrations represent a tidal ravinement surface. The age of the lower and middle part of the La Meseta Formation is middle Lutetian to Priabonian (Amenábar et al. 2020).

The middle and upper part of the *Cucullaea* I Allomember includes facies of laminated siltstone and fine sandstone

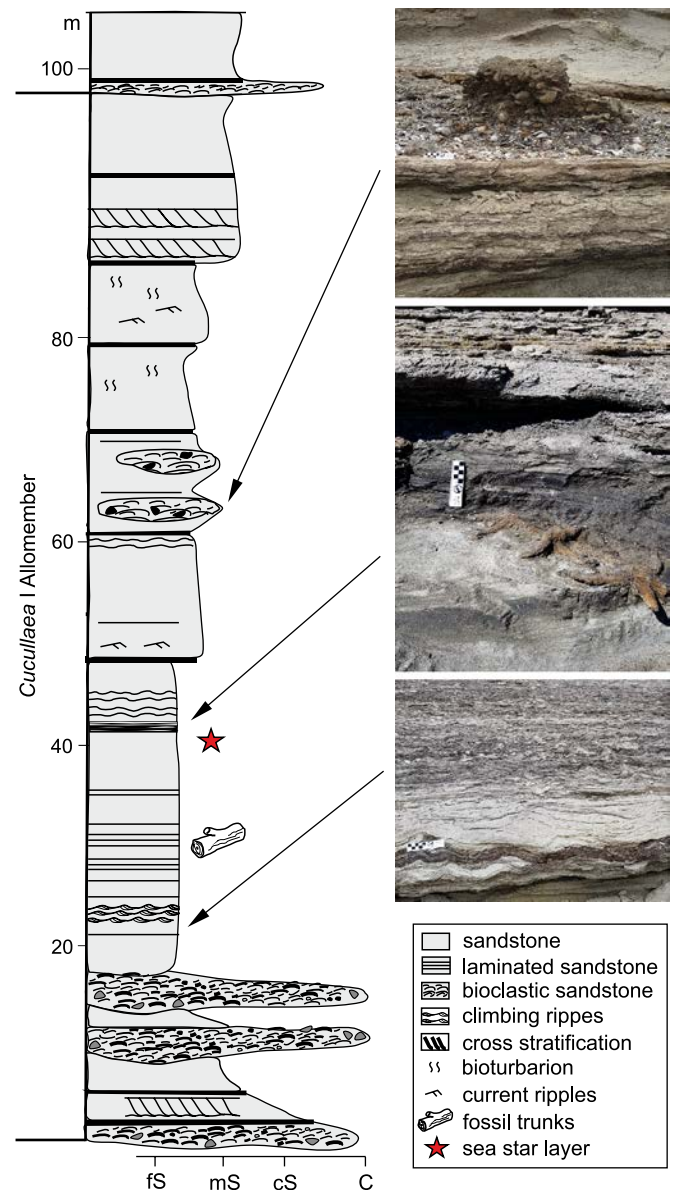


Fig. 2. Detailed stratigraphic column from *Cucullaea* I Allomember, La Meseta Formation. Abbreviations: C, conglomerate; cS, coarse sandstone; fs, fine sandstone; mS, medium sandstone. Scale bars 100 mm.

with climbing ripples, fine grained laminated sandstone and siltstone with trunks, fine grained sandstone with wave ripples and massive fine sandstone. This part of the section represents the outer zone of an estuary dominated by marine processes affected by long lived hyperpycnal flows.

According to Zavala and Pan (2018), the key features of sustained hyperpycnal flows include: (i) an origin associated to a direct fluvial discharge, which is often characterized by long lived flows with fluctuating changes in velocity and concentration, (ii) common occurrence of associated bed-load processes, and (iii) a turbulent flow with a light interstitial fluid (freshwater) together with other light elements in suspension (e.g., charcoal, leaves, and trunks). During a hyperpycnal discharge, freshwater, plant debris and charcoal, are forced to go down and to travel basinwards.

Zoroasterids were collected at the top of a massive fine sandstone bed and they were covered by laminated fine sandstone. Individual laminae are millimeter thick and are intercalated with thin levels with abundant carbonaceous material and even charcoal (Figs. 2, 3). This observation is consistent with the facies L (facies related to flow lofting) hyperpycnal flow facies tract of Zavala et al. (2011).

Lofting rhythmites that cover the zoroasterids are the result of the aggradation of fine-grained materials from suspension clouds related to the buoyant inversion of hyperpycnal flows at flow margin areas (Zavala et al. 2012).

We interpret that the zoroasterids colonized a distal part of the estuary under normal marine salinity and were killed by the input of freshwater carried by a hyperpycnal flow, and immediately buried by fine grained sandstone. The absence of tractive structures in these sandstones suggests an accumulation by normal settling from a suspension cloud elevated over the depositional surface.

Material and methods

Studied specimens are housed in Colección Paleontología de Invertebrados, Repositorio Antártico de Colecciones Paleontológicas y Geológicas, Instituto Antártico Argentino (IAA) under IAA-Pi-373 code.

While the fossil starfishes were fairly complete in the outcrop, because of their brittleness they suffered some breakage during collection and transport. About 250 fragments were analyzed, most of them preserved in detail. No further treatment was required for fossils except washing and brushing to remove sediment grains attached mostly to the oral surface of skeletons. Pores of the madreporic plate are filled by sediment grains that cannot be removed. Fragments were observed under binocular microscope on both oral and aboral surfaces. Four fragments were observed using Zeiss® Scanning Electronic Microscope (SEM), model Evo MA 15, with variable pressure. MicroCT scans were made with other three fragments using MicroCT Bruker SkyScan 1173 (Pixel size: 50µm, Source Voltage: 110 kV, Source Current: 72 uA) at the Laboratorio de Química Analítica, YPF Tecnología (La Plata, Buenos Aires). Image reconstruction was made using Nrecon 1.6.9.8 software (Filter: Haming, Beam Hardening Correction: 10%, Cone-beam Angle: 17.544950°). A total of 1086, 1098, and 1111 slices were recovered from fragments 1, 2, and 3, respectively. MicroCT image sets were processed using 3D Slicer 4.8.1 (Fedorov et al. 2012) and Drishti 2.6.3 (Limaye 2012) software (SOM 2).

On the basis of original and extended descriptions (Alcock 1893; Ludwig 1905; Fisher 1905, 1906, 1916, 1919, 1928; Clark 1913, 1916, 1920; Clark and Downey 1992; Esteban-Vasquez 2018), nine new characters were added to the zoroasterid phylogenetic matrix published by Mah (2007). These were considered by the authors as dependable characters for the species of *Zoroaster*. Characters of *Zoroaster marambioensis*

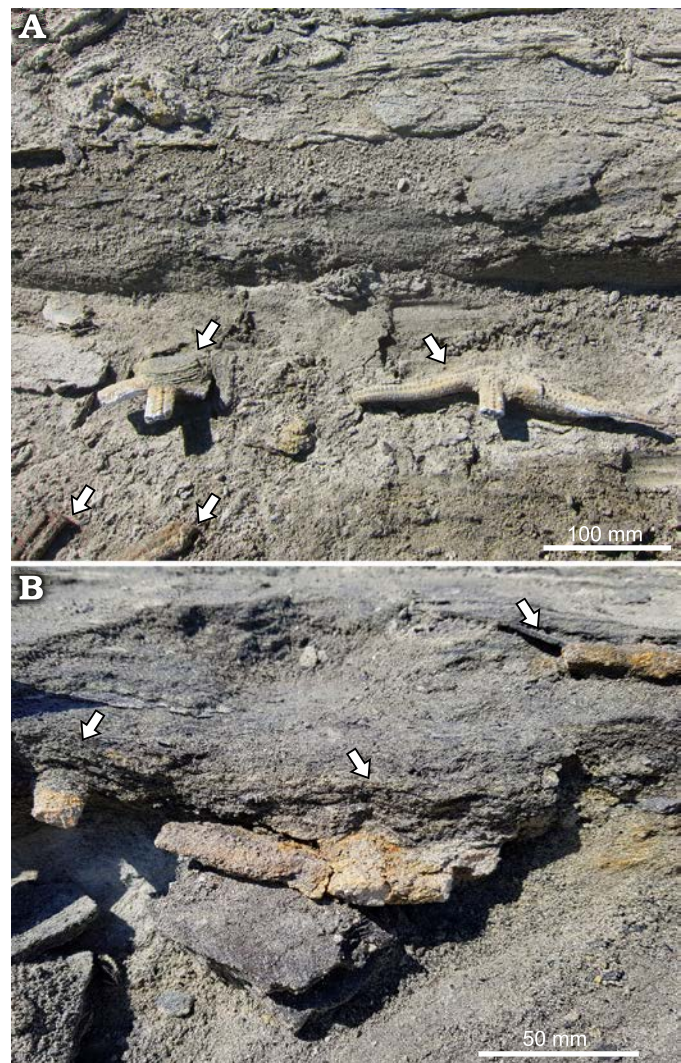


Fig. 3. Overview of asteroid layer in the type locality, GPS POI 64°14'24" S, 56°40'02" W, *Cucullaea* I Allomember, La Meseta Formation (Eocene). Seymour Island, Antarctica.

sp. nov. were also added to that matrix. Data was entered using Mesquite version 3.61 software (Maddison and Maddison 2019; SOM 1, Supplementary Online Material available at http://app.pan.pl/SOM/app66-Palopolo_etal_SOM.pdf) and exported to TNT version 1.5 (Goloboff and Catalano 2016) and PAUP trial version 4.0a167 (Swofford 2003). Analyses were performed following the methods of Mah (2007). Support estimation by Bootstrapping and Jackknifing methods were made using PAUP, with unrooted trees, unordered characters, 1000 replicates, gaps treated as “missing” and multi-state taxa interpreted as uncertainty. Bremer support was calculated using TNT software. Consistency and Retention indexes were calculated for consensus tree, bootstrapping and Jackknifing tree.

Terminology used for morphological characters follows previous descriptions (Hayashi 1943, 1961; Blake and Zinsmeister 1979, 1988; Blake and Aronson 1998; Blake 1987; Blake and Hotchkiss 2004; Mah 2007) and other publications about extant species (Mooi and David 2000; Sumida

et al. 2001; Howell et al. 2004; Mah and Blake 2012; Fau and Villier 2018). Systematic classification follows Spencer and Wright (1966), Blake (1987) and Mah (2007).

Systematic palaeontology

Class Asteroidea Blainville, 1830

Superorder Forcipulatacea Blake, 1987

Order Forcipulatida Perrier, 1884

Family Zoroasteridae Sladen, 1889

Genus *Zoroaster* Thomson, 1873

Type species: *Zoroaster fulgens* Wyville Thomson, 1873; Eocene–Recent; Pacific, Atlantic and Indian oceans.

Zoroaster marambioensis sp. nov.

Figs. 4–9, SOM.

Zoobank LSID: urn:lsid:zoobank.org:act:A9C9FB9D-A846-48CD-A6A3-FB3B8B65A00E

1979 *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson, 1873; Blake and Zinsmeister 1979: 1151–1152, pl. 2: 1–11.

1988 *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson, 1873; Blake and Zinsmeister, 1988: 495, figs. 3: 7–10, 4: 1–4.

1998 *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Thomson, 1873; Blake and Aronson, 1998: 345.

Etymology: After the place of discovery, i.e., Marambio (Seymour) Island, Antarctic Peninsula.

Type material: Holotype: IAA-P-373-A, incomplete specimen comprising five fragments. Paratypes: IAA-P-373-B to K, ten incomplete specimens comprising four specimens with incomplete disc and arms, three specimens with complete disc and partially preserved arms, and three almost complete arm fragments without disc structures.

Type locality: GPS POI 64°14'24" S, 56°40'02" W, Seymour Island, Antarctica.

Type horizon: *Cucullaea* I Allomember, La Meseta Formation, Eocene.

Material.—Type material including holotype and ten incomplete specimens, one with complete disc and almost complete rays and the others with incomplete discs and arms; all of them preserved in detail, with spines, spinules and often pedicellariae. Twenty additional arm and disc fragments from the same stratum used for photographs and description. All from the same locality and layer.

Diagnosis.—Central disc plate enlarged, lobate, flattened or slightly depressed. Primary circlet with enlarged, lobate, tumid radials that abut small, polygonal and flattened inter-radials (Figs. 5A₂, 7A, 9A₃, B₁, C₂). Small abactinal disc plates between radials and central plate, and between primary circlet and marginals (Figs. 4A, B₂, F₂, 5A₂, D). Primary spines on disc only present on radials. Marginals hexagonal, proximally with one spine every two marginals, distally lacking spines (Fig. 4A). Four or five rows of actinolaterals proximally, the upper row polygonal, without primary spines, extending distally until the area between the last two marginals at the arm tip (Figs. 5C₃, 6A₂, B₁, B₂, 8A₁, A₂). Oral armature well developed (Fig. 8B₁, one to three spines for each prominent adambulacral and one

or two secondary spines). One or two big pedicellariae and 2–3 small pedicellariae associated to each prominent adambulacral plate (Fig. 6H₁, H₂). Each ambulacral plate with a long and well-developed furrow on actinal view (Figs. 4B₁, H₂, 6E). Terminals enlarged, crescent-shaped, wider than long, with a prominent notch (Fig. 8A₁, A₂). Primary spines short and blunt (on carinals) and long and slender (on actinolaterals). Secondary spines blunt on abactinal surface, sharp on actinal surface (see Table 1 for a succinct summary of the characters which distinguish this species from other zoroasterids).

Description.—Rays five. Major radius (R): 103–150 mm. Minor radius (r): 15–18 mm. R/r: 6.87–8.33. Breadth of the ray at its base: 13 mm. Eighteen marginals to first 10 carinals (Figs. 4F₂, G₁, H₁, 9B₁). Arms long, narrow, tapering distally (Fig. 4A, C₁). Cross section of arms subcylindrical (Figs. 6B₂, 7B, C). Entire body surface covered mainly by secondary spines (Fig. 4).

Disc small, tumid, interbrachial angles acute. Abactinal surface of the disc formed by a central ossicle, surrounded by a ring of five radials and five interradials, a madreporic plate, slightly modified marginals and a variable number of small abactinal disc ossicles (Figs. 5B₁, 7A, 9B₁). Centrale ossicle, when preserved, flattened or slightly depressed (the last character maybe as a taphonomic feature). Radials enlarged, tumid, weakly lobate, bearing a central primary spine, intercalated with smaller, flattened, polygonal interradials, covered by secondary spines (Figs. 5B₁, 7A). Radials abut interradial ossicles (Fig. 9A₃, C₂). Madreporic plate relatively small (half the size of interradials), circular, slightly elevated, with multiple channels and pores radiating from the center (Figs. 4B₂, 5E₁, E₂), not fused to the adjacent interradial ossicle (Fig. 7A), surrounded by secondary spines and pedicellariae, cup-shaped basal plates. Marginal plates on interbrachial angles enlarged, raised, subtriangular in shape, separated from the radials by small irregular inset adradial ossicles (Figs. 4A, B₂, F₂, 5A₂, D). Disc ossicles articulated, leaving relatively large spaces for papulae.

Almost complete or fragmented arms articulated with the disc in most cases.

Arm plates articulated by proximal and distal lobes, relatively large spaces for papulae between plates at proximal part of the arms (Fig. 5C₁, C₄), becoming smaller distally. Ossicles arranged in well-defined longitudinal and transverse rows along arms (Figs. 5C₁, C₂, 9).

Carinals large, subcircular to hexagonal, weakly lobate (Fig. 5C₄), transversely elongated proximally, equidimensional or slightly longitudinally elongated distally. Each carinal overlaps adjacent adradials and proximal carinal (Figs. 5C₁, 9A₃, C₂). One big, short and blunt spine to each carinal, in a central knob of the ossicle (Figs. 4A, 6D, 7C).

Well-developed adradials in a single series along both sides of carinals, slightly depressed, covered by small secondary spines. Adradial ossicles hexagonal, almost equidimensional, sometimes transversely elongated (Figs. 5C₁, 7B–D, 9A₃, B₁, C₂), overlapped by carinals and marginals.

Table 1. Characters used in original descriptions to differentiate *Zoroaster* species. Abbreviations: ch., character; R, major radius (distance between the disc center and the arm tip); r, minor radius (distance between the disc center to the edge of the disc in the middle of an interradius); “?”, not stated in the original description; “–”, absent.

Characters	<i>Zoroaster actinocles</i> Fisher, 1919	<i>Zoroaster magnificus</i> Ludwig, 1905	<i>Zoroaster macracantha</i> H.L. Clark, 1916	<i>Zoroaster microporus</i> Fisher, 1916	<i>Zoroaster carinatus</i> Alcock, 1893	<i>Zoroaster fulgens</i> Wyville Thomson, 1873	<i>Zoroaster ophiactis</i> Fisher, 1916	<i>Zoroaster ophiurus</i> Fisher, 1905	<i>Zoroaster spinulosus</i> Fisher, 1906	<i>Zoroaster marambioensis</i> sp. nov.	
R	161	295	160	205	194	152	282	140	118	150	
r	11	14	14	12	13.5	31	15,5	10	11	18	
R/r	14.6	21.1	11.5	17	14	4.9	17	14	10.7	8.3	
Carinal primary spines	number	1	1	1	0	1 or more	1	1	1	1–3	1
	shape	?	short, cylindrical	long (5 mm), sharp, pointed	–	similar to secondary spines	short, blunt	stout, cylindrical, long	thimble-shaped tubercle	short, conical, blunt	short, conical, blunt
Shape of secondary spines on abactinal surface	flesh, grooved	sharp, curved, grooved	short, blunt, grooved	?	thorn-like	thin, sharp	small, ungrooved	short (1mm), sharp, slender	short, delicate, papiliform	short, straight, sharp	
Pedicellariae on abactinal surface (ch. 71–72)	small, associated to poplar pores	big, straight	big, straight	?	few, small, scattered	?	small, associated with papulae	2–5, big, associated to carinals	–	small, associated to papulae	
Number of actinolateral rows (ch. 73)	3+1	4	3	?	?	5	6	5	5	5	
First row of actinolaterals different (ch. 74)	yes	yes	yes	?	?	yes	yes	yes	no	yes	
Actino-lateral primary spines	shape	slender	long, blunt, cylindrical	sharp, flattened	long, central	long, slender	long, flattened, sharp	sharp, flattened, long	sharp, slender, long	sharp, fine, delicate	sharp, flattened
	adpressed (ch. 75)	yes	yes	no	?	?	yes	yes	no	yes	yes
Actino-lateral pedicellariae	number (ch. 76)	1	?	several	?	?	?	?	1	several	0
	size (ch. 77)	big	?	small	?	?	?	?	big	small	–
Carinate adambulacrals	spine number	5	5	?	2	2–3	3–5	4–5	4–5	4	3
	pedicellariae above furrow (ch. 79)	small	big	?	?	?	big	big	big	big	big
	pedicellariae on innermost spine (ch. 78)	?	2–5	?	several	1 or 2?	5–8	10	6–8	5–8	2–3

Marginals in a single series (Figs. 4, 9), hexagonal, twice as wide as long, proximally bearing one primary spine every two marginals, distally without spines (Fig. 4A). Marginal series abutting adradials, but not actinolaterals (Figs. 5C₂, 7B–D, 9A₃, B₁, C₂).

Actinolaterals polygonal to subtriangular, arranged in 4–5 rows proximally, reduced to three on the distal half of the arm and becoming a single row near the arm tip (Figs. 5C₂, C₃, 7B–D, 9A₁, A₂). Upper row of actinolaterals smaller than marginals, equidimensional, alternated with marginals, without spines (Figs. 5C₂, C₃, 9A₃). This series

does not articulate with the terminal ossicle, although the last actinolateral ossicle is located near the last distal marginal (Fig. 8A₂). The three lower abactinal series bearing slender, elongated, usually flattened spines, directed upward and towards proximal part of arm, articulating with a central knob on each plate (Fig. 5C₂, C₃).

Adambulacrals plates alternating long carinate and short non-carinate ones (Figs. 4B₁, D₂, 6E, G, 9C₃). Carinate adambulacrals bearing transverse series of stout cylindrical spines (Fig. 9A₂, B₂). Non-carinate adambulacrals at one side of the furrow is opposite to a carinate adambulacrals

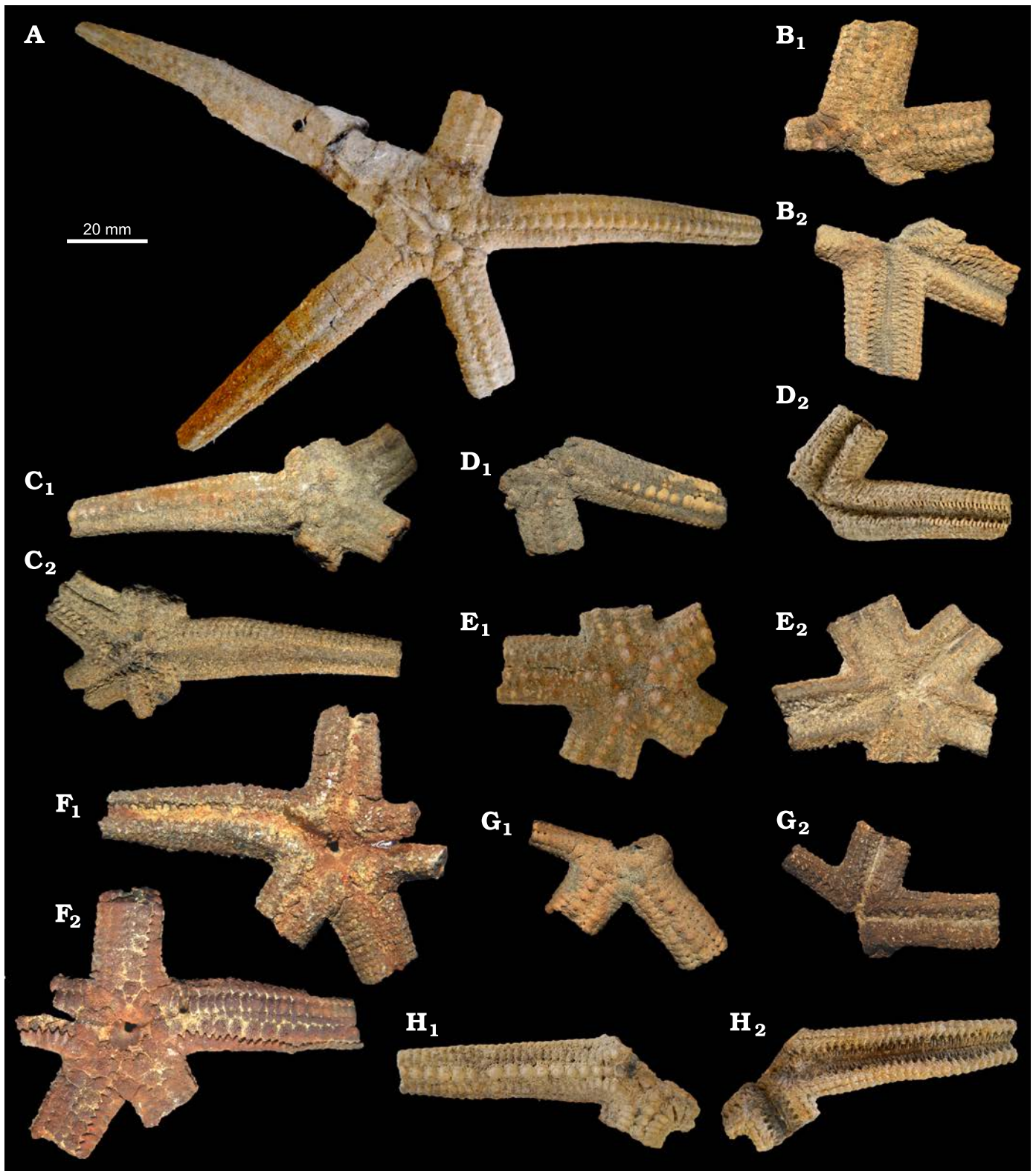


Fig. 4. Zoroasterid asteroid *Zoroaster marambioensis* sp. nov., Eocene, *Cucullaea* I Allomember, La Meseta Formation of Seymour Island, Antarctica. A. IAA-Pi-373-A, general view of abactinal surface. B–H. General appearance of each fragment in abactinal (B₁–H₁) and actinal (B₂–H₂) views. B. IAA-Pi-373-B. C. IAA-Pi-373-C. D. IAA-Pi-373-D. E. IAA-Pi-373-E. F. IAA-Pi-373-F. G. IAA-Pi-373-G. H. IAA-Pi-373-H.

on the other side (Fig. 9A₁, B₂). One to three spines for each prominent adambulacral, preserved in (or near) life position. One or two big pedicellariae (or cup-shaped basal piece),

two or three small pedicellariae, and one or two secondary spines (Figs. 6H₁, H₂, 9B₂) associated to each prominent adambulacral.

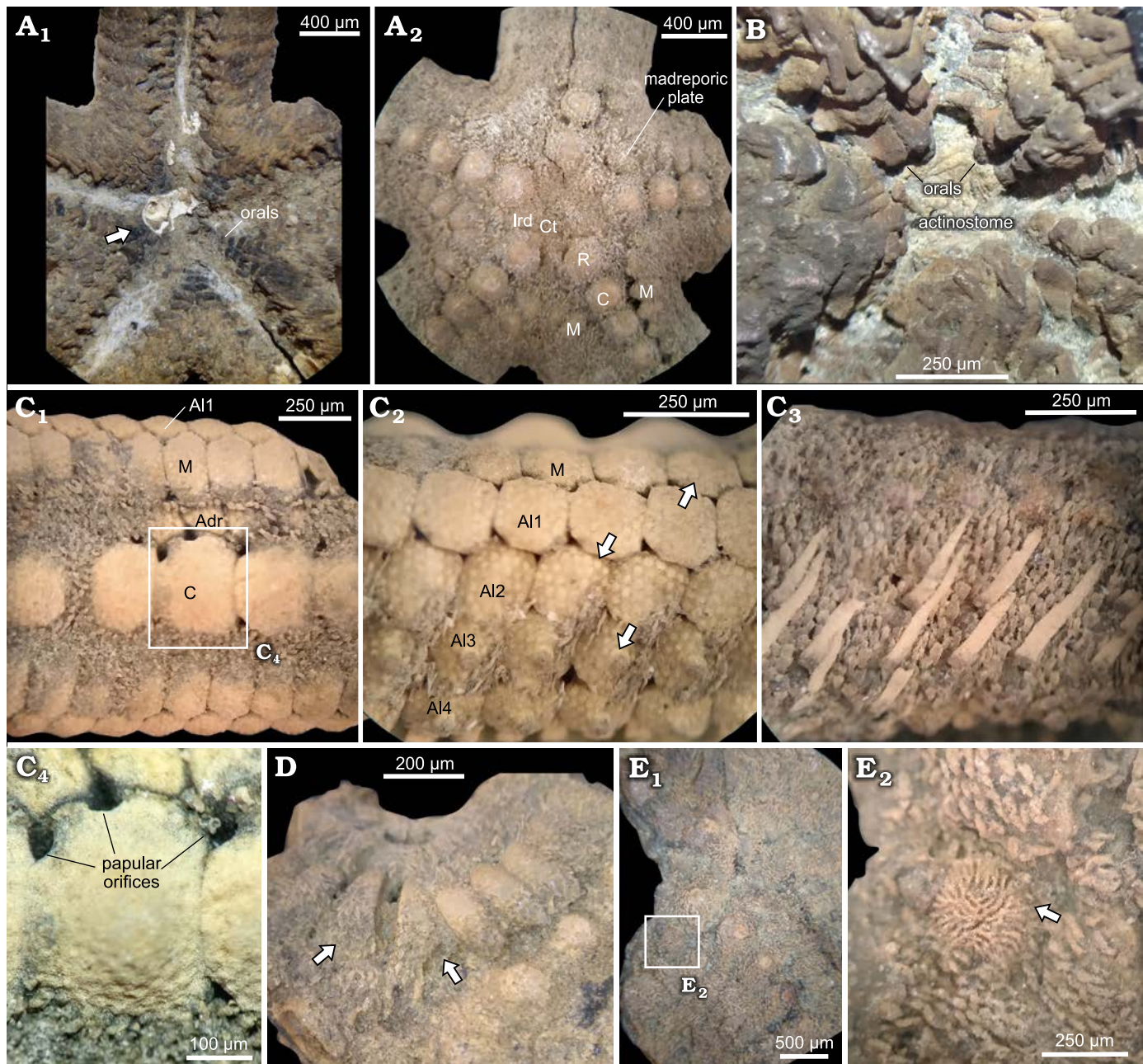


Fig. 5. Zoroasterid asteroid *Zoroaster marambioensis* sp. nov., Eocene, *Cucullaea* I Allomember, La Meseta Formation of Seymour Island, Antarctica. A. IAA-Pi-373-B, actinal (A₁) and abactinal (A₂) views. Gastropod valve near peristome location, partially attached to orals in actinal side (arrow). B. IAA-Pi-373-M, actinal view, showing oral depression, inferred position of actinostome and orals. C. IAA-Pi-373-E, detail of arm structures; abactinal view, indicating ossicle rows (C₁); lateral view of distal, denuded part of the arm (C₂), note the insertion marks left by primary and secondary spines on marginals and actinolaterals (arrows); lateral view of proximal part of arm, primary and secondary spine number and arrangement (C₃); carinal ossicle structure and position of papular orifices (C₄). D. IAA-Pi-373-I, interbranchial zone of disc on abactinal view, modified triangular marginals (arrows). E. IAA-Pi-373-C; position of madreporic plate on fragmented disc (E₁); detailed structure of madreporite (arrow) (E₂). Abbreviations: Adr, adradial; Al, actinolateral; C, carinal; Ct, central; Ird, interradial; M, marginal; R, radial.

Ambulacrals compressed, high, squarish-blocky in shape, directed towards the center of the ambulacral groove, with a long and well-developed furrow on actinal view (Figs. 4B₁, H₂, 6E, H₁). Four rows of podial pores on actinal surface in the proximal part of the arm, becoming reduced to two series at the arm tip. Superambulacrals not observed, apparently reduced or absent.

Terminals, when preserved, highly enlarged, crescent-

shaped, wider than long (terminal length = 2/3 terminal width; Figs. 6B₁, B₂, 8A₁, A₂). Two lobes on abactinal surface of terminals articulated with last marginals, last carinal on prominent notch of terminals (Fig. 8A₁). On actinal view, terminals have an oval depression, where the last pair of distal ambulacral and adambulacral ossicles are articulated (Fig. 8A₂). Stereom of terminal plate well preserved on actinal side (with smooth and regular

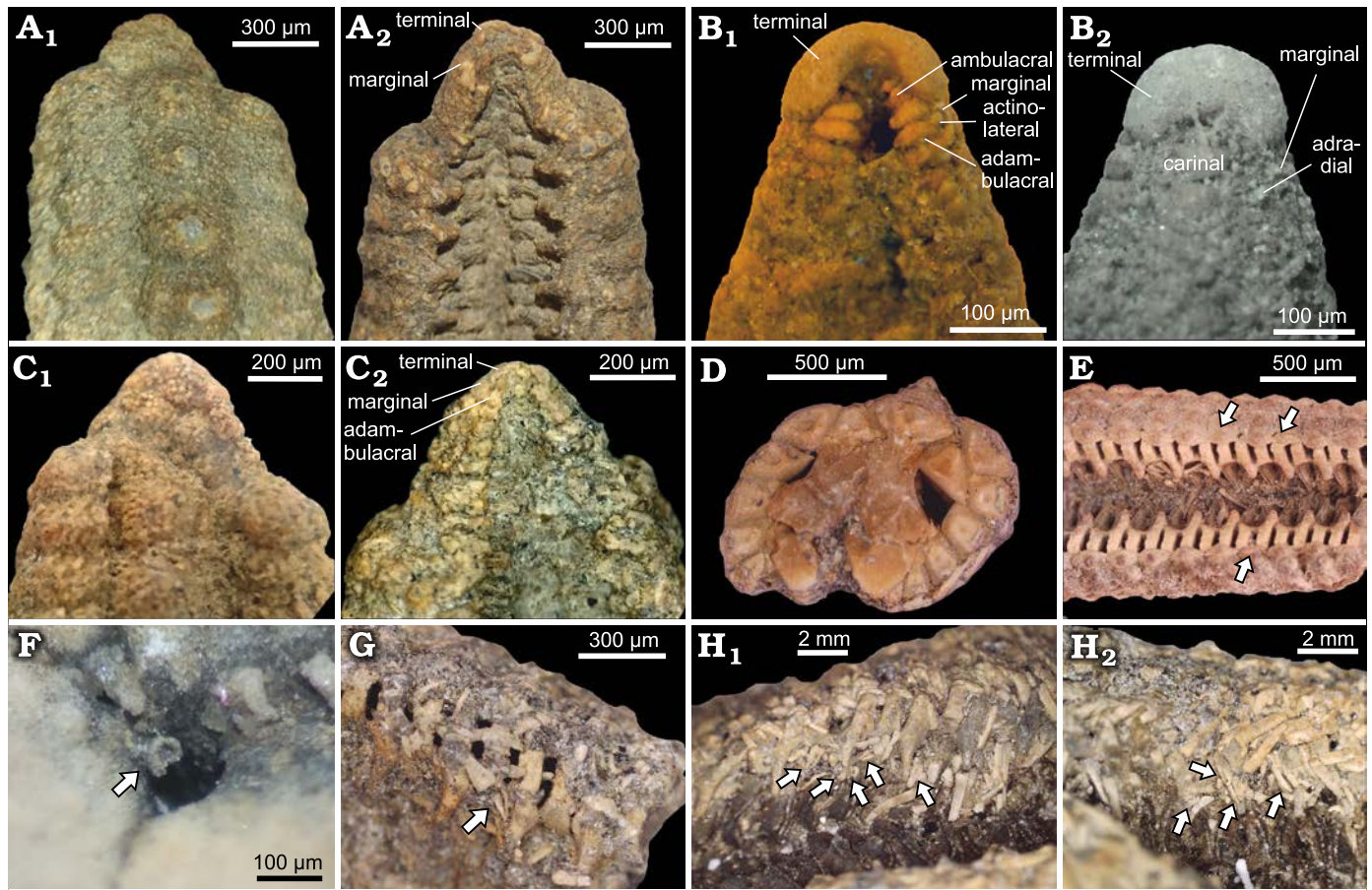


Fig. 6. Zoroasterid asteroid *Zoroaster marambioensis* sp. nov., Eocene, *Cucullaea* I Allomember, La Meseta Formation of Seymour Island, Antarctica. **A**. IAA-Pi-373-K, abactinal (A_1) and actinal (A_2) views of a regenerating arm tip, note the size differences between arm tip ossicles and terminal small and inconspicuous. **B**. IAA-Pi-373-N, abactinal (B_1) and actinal (B_2) views of arm tip. **C**. IAA-Pi-373-L, regenerating arm tip on abactinal (C_1) and actinal (C_2) views, note small ossicles in chaotic arrangement on abactinal side. **D**. IAA-Pi-373-Q1, transverse section of a partially deformed ray. **E**. IAA-Pi-373-Q4, actinal view of a ray on the second third section, note that the third row of actinolaterals is reduced towards the arm tip (arrows). **F**. IAA-Pi-373-E, close-up of popular pore with small pedicellariae basal plate (arrow). **G**. IAA-Pi-373-E, small pedicellariae blades (arrow) on associated to a non-carinate adambulacral (arrow). **H**. IAA-Pi-373-R, inclined views of arms in life position; furrow with two big and three small pedicellariae (arrows) (H_1); arm with three big pedicellariae (arrows) (H_2).

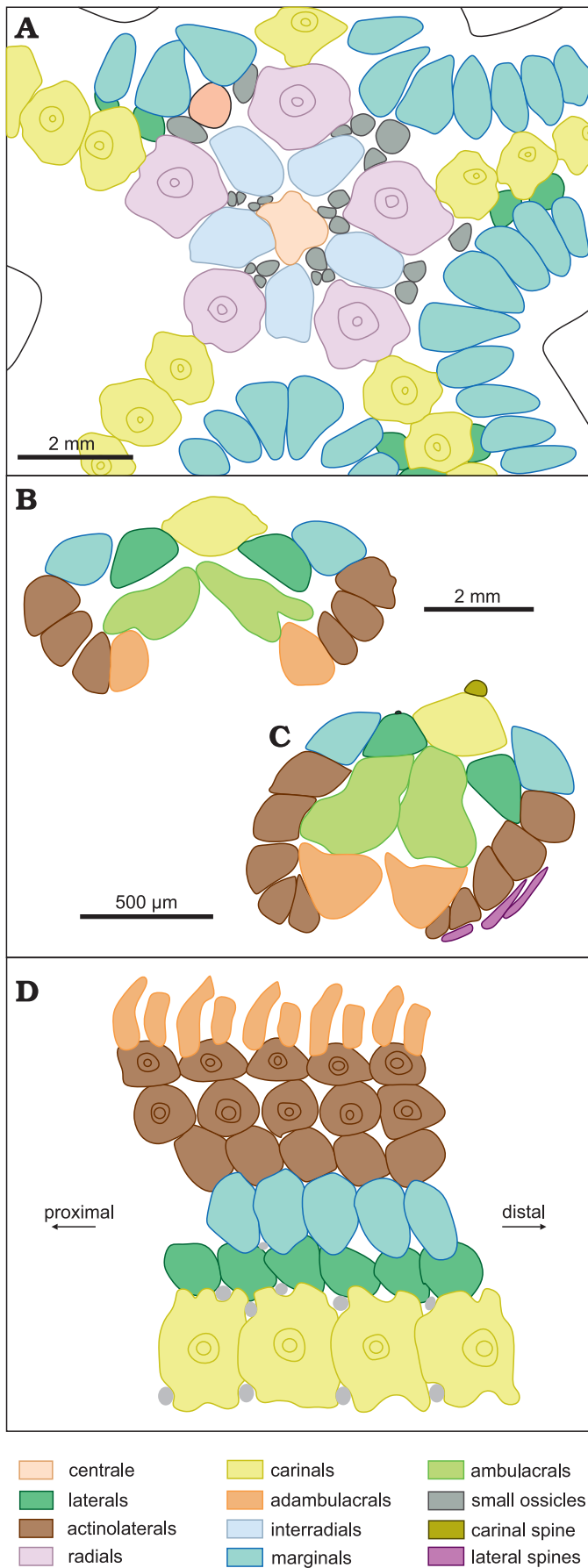
calcitic trabeculae), altered and pitted on abactinal side (Fig. 8A₃, A₄).

Primary and secondary spines attached in life position in adambulacrals, actinolaterals, marginals, and carinal ossicles, with massive spine bases. Secondary spines arranged in groups around the carinal spine bases, closely spaced in other plates of actinal and abactinal surface. When not preserved, secondary spine position is inferred by circular marks on the ossicles (Figs. 4D₁, F₂, G₁, H₁, 5C₁, C₂). There are two types of secondary spines; those on the actinal surface are slender and longer than those on the abactinal surface (Figs. 4F₂, G₁, 6G, H₁, H₂). Pedicellariae straight, 200–600 µm long, formed by two blades and a cup-shaped basal piece. Pedicellariae significantly more abundant on actinal surface than in abactinal surface, inferred by the presence of complete pedicellariae and basal pieces without attached blades on both actinal and abactinal surfaces.

Actinal surface of disc preserved in detail. Actinostome deeply sunken, in a central depression (Figs. 5B₂, 9B₂). Oral

area delimited by one pair of adambulacrals from each arm, articulated with small orals (Figs. 5A, B₂, 9B₂). Each oral ossicle bearing oral spines (Fig. 9A₄).

Remarks.—Studied specimens are assigned to *Zoroaster* because of disc characters (i.e., weakly lobate disc plates, disc and arm plates continuous, see Figs. 4A, 5A₂, 7A, 8B₂), imbricate ossicle arrangement (Figs. 4, 9), the presence of plates aligned in transverse and longitudinal series (Figs. 5C, 9A₁–A₃), consistently sized marginals (Figs. 4A, 7D, 9B₁), secondary spines widely spaced in actinal and abactinal surface (Figs. 5, 6H), carinate adambulacral plates alternating with non-carinate plates (Fig. 6E) and podial pores quadriserial proximally, becoming biserial distally. Within the imbricate Zoroasteridae, *Bythiolopus* Fisher, 1916, *Doraster* Downey, 1970, and *Cnemidaster* Sladen, 1889, have internal buttress and a ring of oral pedicellariae, while these structures are absent in *Zoroaster* and *Pholidaster* Sladen, 1889. Also, *Bythiolopus* and *Pholidaster* have alternated big and small marginal plates, while in



Zoroaster marginals are consistently sized. *Cnemidaster* has enlarged, rounded and swollen disc plates, and discontinuous disc and arm plates. *Doraster* has a similar disc plate arrangement, but differs from *Cnemidaster* in having highly stellated disc plates. *Zoroaster* has weakly lobated disc plates, similar in size with the arm plates. The body wall in *Cnemidaster* is covered by membranous skin, while in *Zoroaster* is covered by secondary spines, that are frequently absent in *Doraster* and *Pholidaster*. Straight pedicellariae are absent in *Pholidaster* but present in *Zoroaster*.

Zoroaster marambioensis sp. nov. has the same number of actinolateral rows as *Zoroaster microporus* Fisher, 1916, but the former has spines only in the three or four actinolateral lower rows while the latter has primary spines in all actinolaterals. Also, *Z. microporus* lacks primary spines on carinals and marginals, while *Z. marambioensis* sp. nov. has primary spines on each carinal, and on some proximal marginals. The carinal plates of *Z. marambioensis* sp. nov. are weakly lobate, as in all the other species of the genus, except *Z. microporus*, which has quadrate carinals. *Zoroaster marambioensis* sp. nov. has quadriserial arrangement of podial pores proximally, while *Z. microporus* and *Zoroaster ophiactis* Fisher, 1916, have a biserial tube feet arrangement.

Zoroaster carinatus Alcock, 1893, differs from Antarctic species by showing a centrally domed disc, disc plates without secondary spines, lack of carinal and marginal spines along arms, and quadriserial tube feet along almost all of the rays.

Zoroaster marambioensis sp. nov. is similar to *Zoroaster variacanthus* McKnight, 2006, in having four or five rows of actinolaterals at arm base reduced to three or two at proximal half of the arm (the lower three with a large and usually flattened spine), plates densely covered by secondary spines partially obscuring ossicle outlines, and rare pedicellariae in abactinal surface. Nevertheless, *Z. variacanthus* has longer than wide carinal plates, inconspicuous madreporite, more than one spine on disc plates, and spines in each marginal plate.

Zoroaster marambioensis sp. nov. differs from *Zoroaster fulgens* Thomson, 1873, in having a flattened or slightly depressed central disc plate (Fig. 9B₁, C₂); weakly lobate radials overlapping polygonal interradials on the disc circlet (Figs. 4B₂, 5A₂, 9A₃, B₁, C₂); marginal plates hexagonal or polygonal in shape lacking spines distally (Figs. 4A, D₁, G₁, 5C; 7B–C, 9B₁); but with spines present on all carinals and radials (Figs. 4B₂, H₁, 6A₂, D, 7C; note that in *Z. fulgens* primary carinal spines are absent and radials and interradial plates of disc have the same shape). *Z. marambioensis* sp.

Fig. 7. Diagrams of plate arrangement on disc and arms of zoroasterid asteroid *Zoroaster marambioensis* sp. nov., Eocene, *Cucullaea* I Allomember, La Meseta Formation of Seymour Island, Antarctica. Note the presence of a single row of marginal ossicles. A. IAA-Pi-373-B, abactinal view of disc. B. IAA-Pi-373-H, transverse section of arm. C. IAA-Pi-373-Q1, transverse section of a partially deformed ray. D. Shape and arrangement of all the ossicle rows of an arm, projected on a plane. D not to scale.

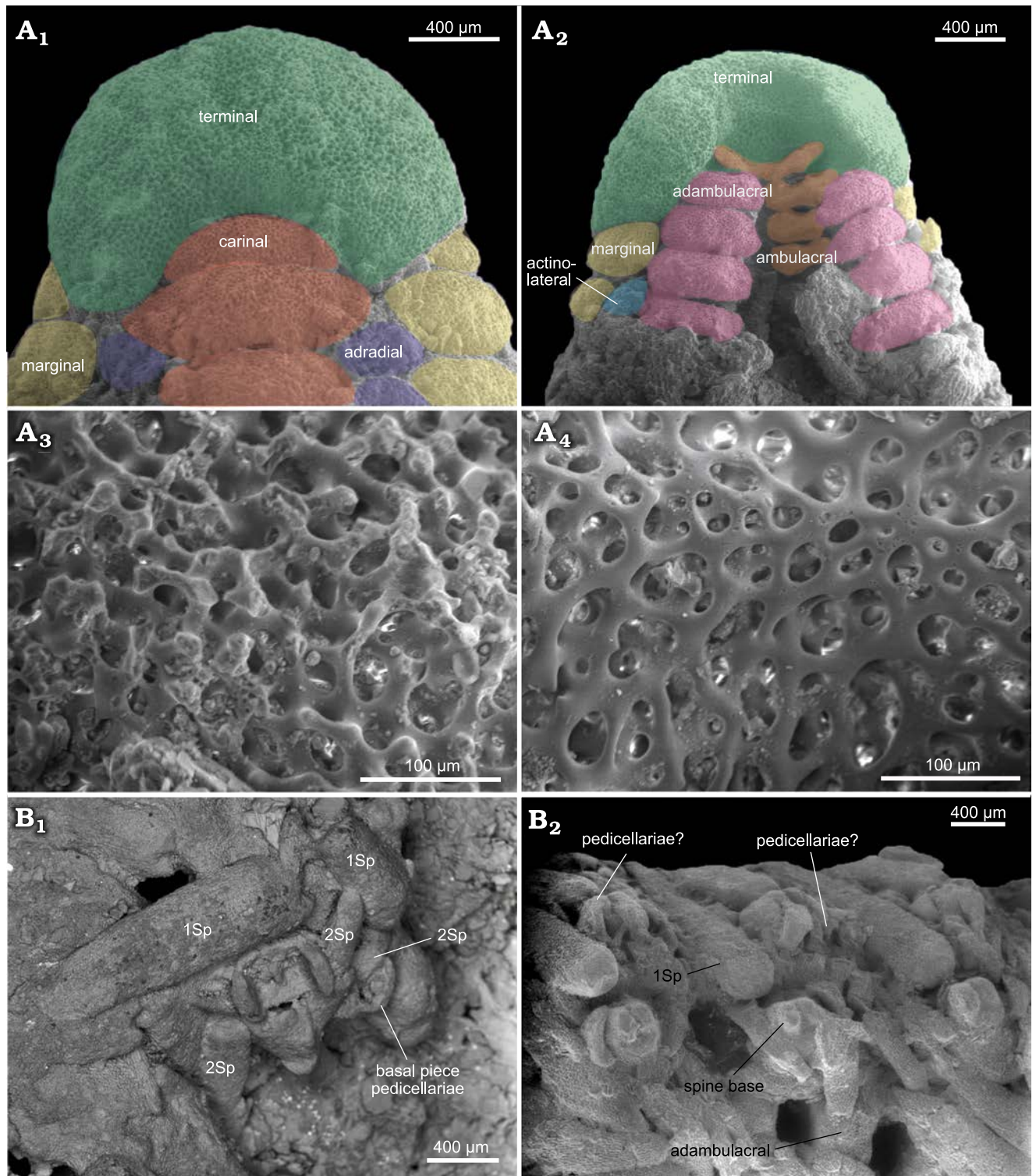


Fig. 8. Zoroasterid asteroid *Zoroaster marambioensis* sp. nov., Eocene, *Cucullaea* I Allomember, La Meseta Formation of Seymour Island, Antarctica. **A.** IAA-Pi-373-N, arm tip, detailed abactinal (A₁) and actinal (A₂) views of distal and terminal ossicles; detailed stereom structure of terminal ossicle in abactinal (A₃) and actinal (A₄) surface, note that the fossil was preserved in life position, then the stereom in abactinal surface was unaltered. **B.** IAA-Pi-373-G; position and arrangement of primary and secondary spines and pedicellariae in actinal inclined side of arm (B₁); lateral view of arm, showing spines and pedicellariae associated to actinolaterals (B₂). Abbreviations: 1Sp, primary spine; 2Sp, secondary spine.

nov. has wider than long terminal ossicle, with a prominent notch (Figs. 6B₁, B₂, 8A₁, A₂), while terminal plates on *Z. fulgens* are longer than wide and have reduced notch. Also, their primary and secondary spine arrangement on

the actinal surface is different (*Z. fulgens* has two primary spines and three secondary spines by each carinate adambulacral, while *Z. marambioensis* sp. nov. has one to three primary spines and one or two secondary spines by each

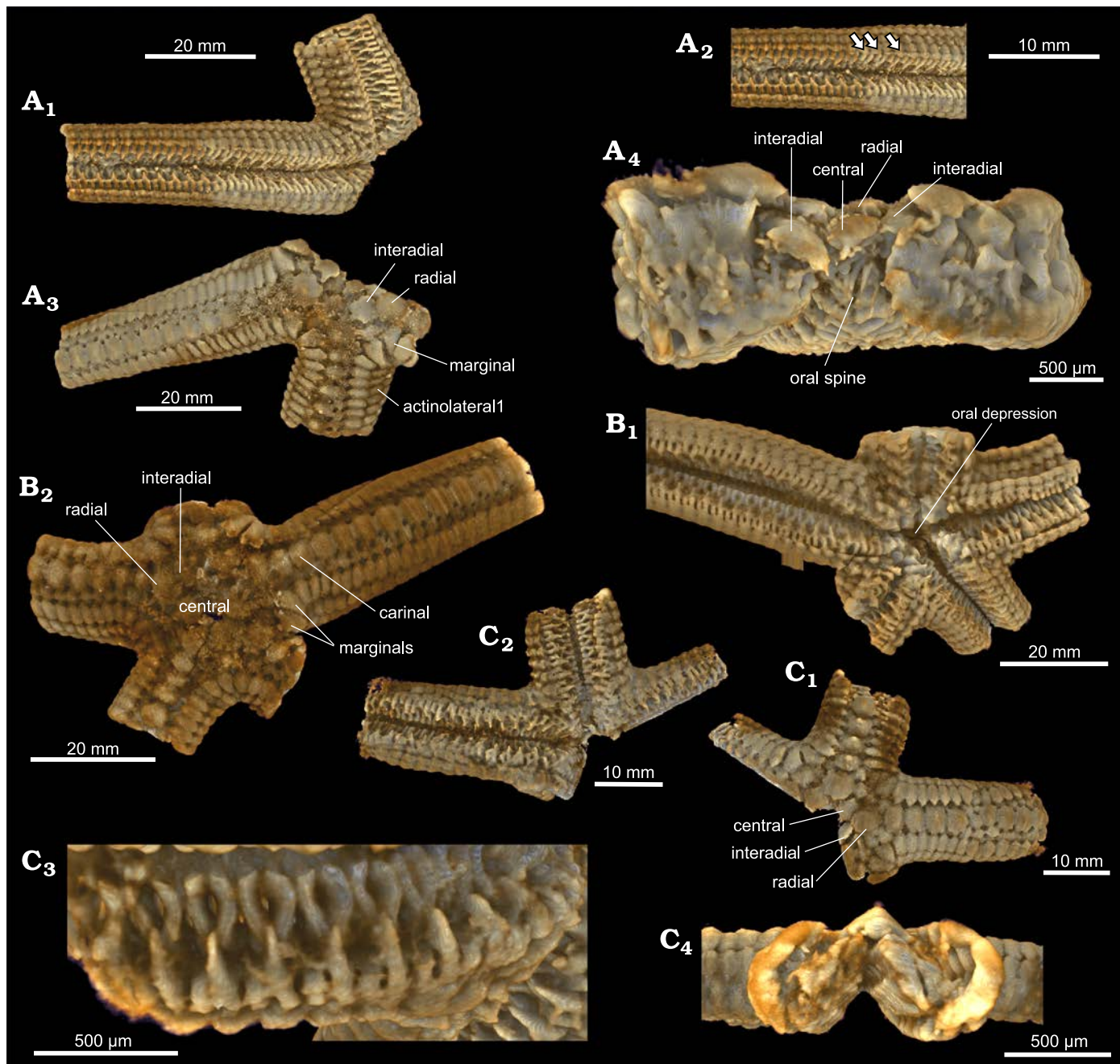


Fig. 9. Zoroasterid asteroid *Zoroaster marambioensis* sp. nov., Eocene, *Cucullaea* I Allomember, La Meseta Formation of Seymour Island, Antarctica. Volume rendering captions from microCT (SOM 2). A. IAA-Pi-373-E; general actinal surface reconstruction (A₁); detailed arm structure on actinal side (A₂), see primary and secondary spines preserved in detail and last ossicles of 4th actinolateral row (arrows). general abactinal surface reconstruction (A₃) transverse view of disc structures, see orals and oral spines on disc center (A₄). B. IAA-Pi-373-D, general reconstructions of abactinal (B₁) and actinal (B₂) surfaces. C. IAA-Pi-373-G; reconstructions of abactinal (C₁) and actinal (C₂) surfaces; structure detail on inclined side of arm (C₃); transverse section of a ray (C₄).

adambulacral; see Figs. 6G, H₁, H₂, 8B₁, B₂). In *Z. marambioensis* sp. nov. the adradials and the last row of actinolaterals extends until most distal part of the arm, near the terminal ossicle, separated from it only for the last marginal plate (Figs. 6A₁–C₂, 8A₁, A₂), while in *Z. fulgens* the last adradial and actinolateral plates are aligned with the fourth or fifth marginal plate (counting from the arm tip). This actinolateral row arrangement is closer to those described by

Ludwig (1905) for *Zoroaster magnificus* than the observed in *Z. fulgens* specimens.

As described by Howell et al. (2004), Recent *Z. fulgens* from the Atlantic Ocean appears as three morphotypes that could show reproductive isolation: the robust morphotype, the slender form and the long-armed one, which inhabit at depths of 975–1750 m, 1300–2200 m, and 3300–4020 m, respectively. This suggests that cryptic species are pres-

ent across the bathymetric range of this species. *Zoroaster marambioensis* sp. nov. shows many similarities with the robust morphotype of *Z. fulgens* in characters typically associated with shallower environments (i.e., solid skeletons, short arms and strong oral armature), although the former were found in beds deposited at 10–20 m depth and the latter inhabits (at least) at 200 m depth.

In addition to *Zoroaster marambioensis*, described herein from Seymour Island, only one other Eocene fossil *Zoroaster* species is known, i.e., *Zoroaster whangareiensis* Eagle, 2006, from New Zealand. Despite the poor preservation of *Z. whangareiensis*, several differences with *Z. marambioensis* sp. nov. are recognizable. *Z. whangareiensis* has carinal spines placed proximally after the 4th or 5th carinal, and distally every second carinal; enlarged, central, single, conical spines every second marginal and 5–6 small spinules for each marginal. *Z. marambioensis* sp. nov. is larger than *Z. whangareiensis* and has a more robust armature. Madreporite, terminal ossicles, pedicellariae, secondary spines, ambulacral armature, spine number, size and arrangement on oral surface are unknown characters in *Z. whangareiensis*.

Stratigraphic and geographic range.—Type locality and horizon only.

Systematic and phylogenetic analyses

Mah (2007) published an extensive revision of the family Zoroasteridae. Although the author did not attempt a review of the genus *Zoroaster*, he found that resolution within the *Zoroaster* clade is poor, only moderately supporting the clades *Zoroaster carinatus* and *Zoroaster fulgens*, and grouping the other seven species in a single clade (*Zoroaster actinocles* Fisher, 1919, *Zoroaster macracantha* Clark, 1916, *Zoroaster magnificus* Ludwig, 1905, *Zoroaster ophiactis* Fisher, 1916, *Zoroaster ophiurus* Fisher, 1905, *Zoroaster spinulosus* Fisher, 1906, and *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Blake and Zinsmeister, 1979), with few to no character differences (Mah 2007).

According to the descriptions of species of *Zoroaster*, it seems likely that the diagnostic characters within the genus could be (i) type of primary and secondary spines (combining shape and size), (ii) actinal armature configuration (including number of primary and secondary spines associated with prominent adambulacral plates; number, shape and size of pedicellariae within the actinal area; number of spines that are directed into the furrow; etc.), (iii) number of

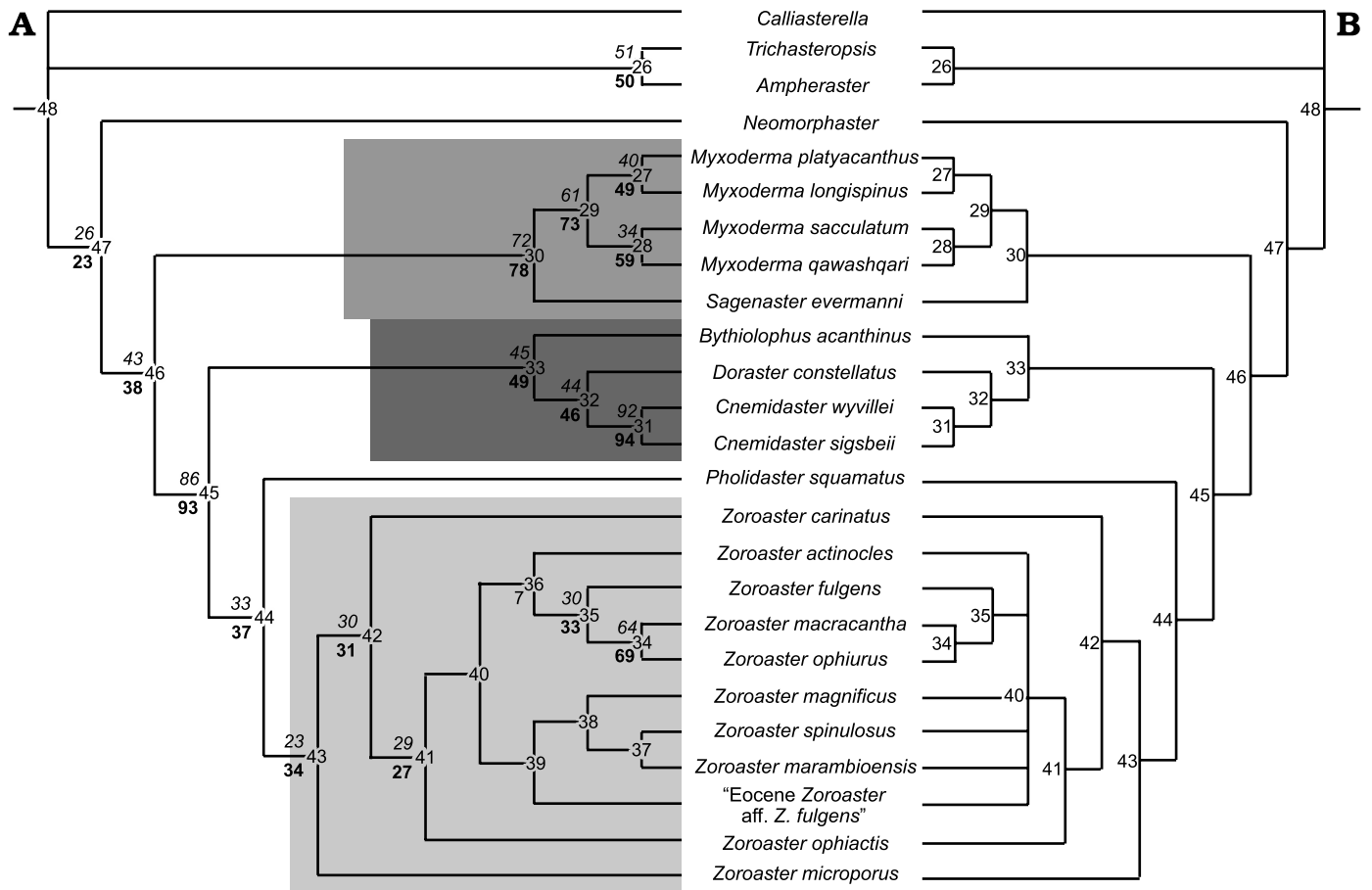


Fig. 10. Most parsimonious (A) and consensus (B) tree from the Zoroasteridae. Bootstrap values are in boldface below and Jackknife values are shown in italics to the left above the node numbers in the cladogram.

actinolateral plate series, and (iv) spine distribution within abactinal and lateral plate series.

We carefully re-evaluated the matrix published by Mah (2007) and found out that some characters in this matrix seem to be inconsistent. Character 1.21 is a presence-absence character (0–1), but it is coded “2” for *C. wyvillei* and *C. sigsbeii*. Character Group 3 has some problems too, i.e., *Calliasterella* species do not have actinal or actinolateral plates, as stated by Mah (2007) in character 3.1. Characters 3.2–3.6 refer to distribution, orientation, and spinulation of such ossicle type and are coded in *Calliasterella* as absent (3.1, 3.2, 3.3, and 3.5) and imbricate (3.4), perhaps meaning lack of orientation, spines, and density instead of ossicle absence. Finally, soft tissue characters (5.1 and 5.2) are coded as absent for Eocene *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Blake and Zinsmeister, 1979, but Blake and Zinsmeister (1979) did not mention the presence of soft parts and thus the states of these characters cannot be assumed as present or absent in fossils. It remains unclear then how these could be presence/absence characters in the Eocene species. Despite these observations, *Z. marambioensis* sp. nov. characters were added to the previous matrix without previously modifying it, i.e., we used the original matrix published by Mah (2007).

Nine characters were added to the matrix of Mah (2007) (Appendix 1, SOM). A Heuristic Search with PAUP and TNT software returned 7 most parsimonious trees with a tree length of 172. Values of Consistency Index, Homoplasy Index and Retention Index were 0.6395, 0.3605, and 0.7989, respectively. Consensus tree is displayed in Fig 10.

This consensus tree rendered a basal group within the class Asterozoa including *Calliasterella*, *Trichasteropsis*, and *Ampheraster* (node 26) and *Neomorphaster*. The latter remains as sister group of all the Zoroasteridae clade. The group including species of *Myxoderma* and *Sagenaster* (node 30) is well separated from the rest of the zoroasterid species. Thus, “reticulated” and “imbricated” zoroasterids are clearly differentiated (as established by Mah 2007).

A third well-supported group is the clade “*Cnemidaster* + *Doraster* + *Bythiolopus*” (node 33). It is supported by characters 19 (1.19), 44 (3.10), 66 (8.8) and 74.

The genera *Zoroaster* and *Pholidaster* are grouped together (node 43), with *Pholidaster* as sister group of *Zoroaster*. *Zoroaster microporus* remains basal to all species of *Zoroaster* (node 42). Within the other *Zoroaster* species, *Z. actinocles*, *Z. fulgens*, *Z. macracantha*, and *Z. ophiurus* (node 36) are recovered as sister group of *Z. marambioensis* sp. nov., Eocene *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Blake and Zinsmeister, 1979, *Z. magnificus*, and *Z. spinulosus* (node 39). Node 36 is supported by characters 76 and 77, while node 39 is supported only by character 78. Within node 39, *Z. marambioensis* sp. nov. is supported by characters 16 (1.16), 17 (1.17), and 65 (8.7).

The Bootstrap and Jackknife values show (within the *Zoroaster* species) a strongly supported group including *Z. macracantha* and *Z. ophiurus*. The clade *Z. fulgens*–*Z. macracantha* + *Z. ophiurus* is moderately to poorly sup-

ported, but is recovered in all the most parsimonious trees as separated from the other *Zoroaster* species.

Concluding remarks

All evidence suggests that the layer yielding the fossil material studied represents an autochthonous simple episodic deposition event (Kidwell 1991), where starfishes were simultaneously killed and buried by a rapid event. The fossil assemblage could be assigned to taphofacies IIA, as they are concentrated in a particular 3–5 cm thick bed, well-calcified, showing little or no breakage and minor to no abrasion, corrosion, or bioerosion (Brett et al. 1997). Zoroasterids colonized a distal part of an estuary under normal marine salinity and were killed by the input of freshwater carried by a hyperpycnal flow, and immediately buried by fine grained sand from suspension clouds related to the buoyant inversion of hyperpycnal flows at flow margin areas.

Preservation of labile structures (i.e., primary and secondary spines, and pedicellariae basal plates with or without articulated blades; Fig. 6I–L) helped to assess possible hypotheses regarding the studied material. Straight pedicellariae and cup-shaped basal plates were observed in our specimens, which are closely similar to those found in the extant species of the genus. Results seem to show that characters of pedicellariae did not change since the Eocene.

Phylogenetic results support the “reticulate” and “imbricate” zoroasteridae identified by Mah (2007). The former includes *Myxoderma* and *Sagenaster*, while the latter comprises *Bythiolopus*, *Doraster*, *Cnemidaster*, *Pholidaster*, and *Zoroaster*. The characters added to the matrix slightly changed the cladogram. *Zoroaster microporus* was retained as basal within the *Zoroaster* species, then *Z. carinatus* was identified as basal to a cluster of nine species. The cluster including *Z. fulgens*, *Z. macracantha*, and *Z. ophiurus* is recovered in all trees, supported by characters 71 (pedicellariae associated to carinal ossicles), 72 (big pedicellariae on abactinal surface), 73 (five actinolateral rows) and 78 (5–8 pedicellariae on innermost spine of carinate adambulacrals).

Fifteen characters code differently for *Z. fulgens*, Eocene *Zoroaster* aff. *Z. fulgens* Blake and Zinsmeister, 1979, and *Z. marambioensis* sp. nov. Among these, seven characters cannot be observed in the studied specimens of *Z. marambioensis* sp. nov. as they were all related to soft tissue or superambulacrals features.

The material studied herein are remarkably similar to those of the Eocene *Z. aff. Z. fulgens* from Seymour Island. A more detailed review of certain characters not recognizable in the specimens studied by Blake and Zinsmeister (1979) allowed improving the description of the species and clearly differentiate the specimens found in Seymour Island from *Z. fulgens*.

The addition of characters to the matrix published by Mah (2007) reveals that a profound revision of *Zoroaster* is needed to clearly establish which are the key characters to

identify species within this genus. Future research should include morphological characters related to the “ambulacral armature” and the “disc plate arrangement” as well as molecular data (for extant species). Molecular characters could prove a higher resolution than morphological characters, considering that Howell et al. (2004) stated that the gene flux and reproductive isolation of the morphotypes of *Z. fulgens* could indicate a depth-controlled speciation.

Some fossil zoroasterids appear in locations and environments different from those where extant members of the family live, although this could be due to an artefact of depositional environment. Eocene zoroasterids were epifaunal, inhabited shallow environments in the proximal platform, and coexisted with several groups of predatory and scavenger organisms (Blake and Zinsmeister 1979). Recent species of *Zoroaster* live in deep water, where predator pressure is lower than in shallow marine environments (Downey 1970; Howell et al. 2004; Mah, 2007; Aronson et al. 2009).

Meyer and Oji (1993) suggested that predation pressure and temperature are very important factors that could control the presence of echinoderms in Eocene nearshore environments in the Antarctic continent. Teleosts and other predators (including sea urchins) generated selection pressure on the crinoids causing their migration into deeper waters (Aronson et al. 1997, 2009). In fact, Gorzelak et al. (2012) concluded that benthic predation by sea urchins was an important, if not the main, causal driver of biological change throughout the Mesozoic, and that it may have set the stage for the recent pattern in which motile crinoids greatly predominate over sessile forms that live only at great depths. Like crinoids, stelleroids and the studied material shows no significant signals of damage caused by predation (Blake and Zinsmeister 1979, 1988; Baumiller and Gaździcki 1996; Aronson et al. 1997; this publication), except for two fragments of possible regenerated arms of *Zoroaster marambioensis* sp. nov. (Fig. 6A, B, E, F). Also, teleost fishes, which prey upon asteroids, are poorly represented in La Meseta Formation (Clarke and Johnston 2003). Therefore, it could be possible that these factors aided in the survival of those echinoderm groups in shallow water environments until the late Eocene. The discovery of new strata with echinoderm concentrations in the La Meseta Formation could reinforce the anomaly defined by Aronson et al. (1997) as “anachronistic, Paleozoic-type, low-predation communities”, where echinoderms were dominant and show almost non-existent damage and regeneration rates. Whittle et al. (2018), however, argued that benthic marine faunas from South America, Antarctica, Australia and New Zealand had the same community structure with a continuous record of shallow marine stalked crinoids from the Cretaceous to the Paleogene, without signs of reversions. They also stated that subsequent changes in benthic faunal composition could have been driven either by increasing predation pressure or, more likely, by competition with other echinoderm groups (such as comatulid crinoids).

The Antarctic continent experimented great climatic changes since the middle Eocene. During the Paleogene, surface water temperature was stable between 10–15°C (Zinsmeister 1982; Meyer and Oji 1993). Several studies using $\delta^{18}\text{O}$ (Gaździcki et al. 1992; Aronson and Blake 2001; Dutton et al. 2002 and references therein; Ivany et al. 2008) and, recently, multiproxy data including $\text{TEX}^{\text{L}}_{86}$ calibration of surface sea temperatures (Douglas et al. 2014) agree that there was an increase in high latitude surface sea temperature during the early Eocene, with a climatic optimum in the middle Eocene. Surface sea temperatures at the Middle Eocene Climate Optimum were estimated in 10–17°C using $\delta^{18}\text{O}$ (Douglas et al. 2014) and in 24°C with $\text{TEX}^{\text{L}}_{86}$ calibration (Bijl et al. 2013). After that there was a sharp cooling caused by the opening of the Drake Passage and the development of the Antarctic Circumpolar Current, with a 7–9°C drop in sea water temperatures at the Eocene/Oligocene boundary (Aronson et al. 1997; Aronson and Blake 2001; Ivany et al. 2008; Casadío et al. 2010). As sedimentological data suggest that *Z. marambioensis* sp. nov. and *Z. whangareirensis* lived in shallow-water environments, it seems possible that they were able to tolerate a broader temperature range than other Recent species of the genus, which inhabit cold, deep marine environments.

Regarding changes in depth of habitat, we agree that, considering the current knowledge on the group and the fossil material available, the onshore-offshore theory could apply in this case. Migration to deeper habitats could probably have been related to climate changes occurring in Antarctica during the Oligocene–Miocene. Unfortunately, Oligocene marine rocks preserved in Patagonia (i.e., the San Julián Formation) are not widespread and in all cases do not record deep environments. This kind of environment is not recorded in other post-Eocene deposits either in areas of the southern Atlantic Ocean or areas surrounding Seymour Island, thus limiting our chances of recovering material of *Zoroaster* that could prove such a migration of species of this genus into deeper waters or, conversely, its migration onto shallow water in Antarctica during the Eocene.

Acknowledgements

Authors acknowledge Carolina Acosta Hospitaleche and Javier Gelfo (both Universidad Nacional de La Plata, Argentina) for helping with the specimens collection in the field; Sergio Marensi (Universidad de Buenos Aires, Argentina) and Carlos Zavala (Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina) for the comments on the stratigraphy and sedimentology; and Carolina Martín Cao-Romero (Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México) for the relevant comments about important characters to differentiate species of the genus. We also thank the very useful comments and suggestions made by the reviewers, Christopher Mah (National Museum of Natural History, Washington, USA), Daniel Blake (University of Illinois, Springfield, USA), and an anonymous. This publication was supported by CONICET and Instituto Antártico Argentino. Funding to this project was provided by Agencia Nacional de Promoción de la Investigación, el Desarrollo Tecnológico y la Innovación (PICT 2018-917).

References

- Alcock, A. 1893. Natural History notes from the HM Indian Marine Survey Steamer Investigator. An account of the collection of deep-sea Asteroidea. *Annals of the Magazine of Natural History* 11: 73–121.
- Amenábar C.R., Montes M., Nozal F., and Santillana S. 2020. Dinoflagellate cysts of the La Meseta Formation (middle to late Eocene), Antarctic Peninsula: implications for biostratigraphy, palaeoceanography and palaeoenvironment. *Geological Magazine* 157: 351–366.
- Aronson, R.B. and Blake, D.B. 2001. Global climate change and the origin of modern benthic communities in Antarctica. *American Zoologist* 41: 27–39.
- Aronson, R.B., Blake, D.B., and Oji, T. 1997. Retrograde community structure in the late Eocene of Antarctica. *Geology* 25: 903–906.
- Aronson, R.B., Moody, R.M., Ivany, L.C., Blake, D.B., Werner, J.E., and Glass, A. 2009. Climate change and trophic response of the Antarctic bottom fauna. *PLoS ONE* 4: e4385.
- Ausich, W.I., Jangoux, M., and Lawrence, J.M. 2001. Echinoderm taphonomy. In: M. Jangoux and J.M. Lawrence (eds.), *Echinoderm Studies* 6, 171–227. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- Baumiller, T.K. and Gaździcki, A. 1996. New crinoids from the Eocene La Meseta formation of Seymour island, Antarctic peninsula. *Palaeontologia Polonica* 55: 101–116.
- Bijl, P.K., Bendle, J.A., Bohaty, S.M., Pross, J., Schouten, S., Tauxe, L., Stickley, C.E., McKay, R.M., Röhl, U., Olney, M., Sluijs, A., Escutia, C., Brinkhuis, H., and Expedition 318 Scientists 2013. Eocene cooling linked to early flow across the Tasmanian Gateway. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 9645–9650.
- Bitner, M.A. 1996. Brachiopods from the Eocene La Meseta Formation of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeontologia Polonica* 55: 65–100.
- Blainville, H.M. de, 1830. *Zoophytes. Dictionnaire des Sciences Naturelles*. 60 pp. F.G. Levrault, Strasbourg.
- Blake, D.B. 1987. A classification and phylogeny of post-Palaeozoic sea stars (Asteroidea: Echinodermata). *Journal of Natural History* 21: 481–528.
- Blake, D.B. 1990. Adaptive zones of the class Asteroidea (Echinodermata). *Bulletin of Marine Science* 46: 701–718.
- Blake, D.B. and Aronson, R.B. 1998. Eocene stelleroids (Echinodermata) at Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Journal of Paleontology* 72: 339–353.
- Blake, D.B. and Hotchkiss, F.H. 2004. Recognition of the asteroid (Echinodermata) crown group: implications of the ventral skeleton. *Journal of Paleontology* 78: 359–370.
- Blake, D.B. and Zinsmeister, W.J. 1979. Two early Cenozoic sea stars (class Asteroidea) from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Journal of Paleontology* 53: 1145–1154.
- Blake, D.B. and Zinsmeister, W.J. 1988. Eocene asteroids (Echinodermata) from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Memoirs of the Geological Society of America* 169: 489–498.
- Brett, C.E. 1978. Taphonomy: Sedimentological implications of fossil preservation. In: Middleton G.V., Church M.J., Coniglio M., Hardie L.A., and Longstaffe F.J. (eds.) *Encyclopedia of Sediments and Sedimentary Rocks. Encyclopedia of Earth Sciences Series*, 723–739. Springer, Dordrecht.
- Brett, C.E., Moffat, H.A., and Taylor W.L. 1997. Echinoderm taphonomy, taphofacies and lagerstätten. *Palaeontological Society Papers* 3: 147–190.
- Brusca, R.C. and Brusca, G.J. 2003. *Invertebrates. 2nd Edition*. xix + 936 pp. Sinauer Associates, Sunderland.
- Casadio, S., Nelson, C., Taylor, P., Griffin, M., and Gordon, D. 2010. West Antarctic Rift System: A possible New Zealand-Patagonia Oligocene paleobiogeographic link. *Ameghiniana* 47: 129–132.
- Clark, H.L. 1913. Echinoderms from Lower California, with descriptions of new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 32: 185–236.
- Clark, H.L. 1916. Report on the sea-lilies, starfishes, brittle-stars and sea-urchins obtained by the F.I.S. “Endeavour” on the coasts of Queensland, New South Wales, Tasmania, Victoria, South Australia, and Western Australia. *Biological Results of the Fishing Experiments Carried on by the F.I.S. Endeavour 1909–1914* 4: 1–123.
- Clark, H.L. 1920. Reports on the scientific results of the expedition to the Eastern Tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission Steamer “Albatross”, from October, 1904, to March, 1905, Lieut. Commander L.M. Garrett, U.S.N., commanding. *Asteroidea. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 39: 75–113.
- Clark, A.M. and Downey, M.E. 1992. *Starfishes of the Atlantic*. 792 pp. Chapman & Hall, London.
- Clarke, A. and Johnston, N.M. 2003. Antarctic marine benthic diversity. *Oceanography and Marine Biology* 41: 47–114.
- Douglas, P.M.J., Affek, H.P., Ivany, L.C., Houben, A.J.P., Sijp, W.P., Sluijs, A., Schouten, S., and Pagani, M. 2014. Pronounced zonal heterogeneity in Eocene southern high-latitude sea surface temperatures. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111: 1–6.
- Downey, M.E. 1970. Zoroallida, new order, and *Doraster constellatus*, new genus and species, with notes on the Zoroasteridae (Echinodermata: Asteroidea). *Smithsonian Contributions to Zoology* 64: 1–18.
- Dutton, A.L., Lohmann, K.C., and Zinsmeister, W.J. 2002. Stable isotope and minor element proxies for Eocene climate of Seymour Island, Antarctica. *Paleoceanography* 17 [published online, <https://doi.org/10.1029/2000PA000593>].
- Eagle, M.K. 2006. A new asteroid (Forcipulatida: Zoroasteridae) from the Eocene of Whangarei, Northland, New Zealand. *Records of the Auckland Museum* 43: 81–96.
- Esteban-Vázquez, B.L. 2018. *Biodiversidad de estrellas de mar (Echinodermata: Asteroidea) del estado de Veracruz, México*. 377 pp. B.Sc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México DF.
- Fau, M. and Villier, L. 2018. Post-metamorphic ontogeny of *Zoroaster fulgens* Thomson, 1873 (Asteroidea, Forcipulatacea). *Journal of Anatomy* 233: 644–665.
- Fedorov, A., Beichel, R., Kalpathy-Cramer, J., Finet, J., Fillion-Robin, J.-C., Pujol, S., Bauer, C., Jennings, D., Fennessy, F.M., Sonka, M., Buatti, J., Aylward, S.R., Miller, J.V., Pieper, S., and Kikinis, R. 2012. 3D Slicer as an Image Computing Platform for the Quantitative Imaging Network. *Magnetic Resonance Imaging* 30: 1323–1341.
- Feldmann, R.M. and Woodburne, M.O. (eds.) 1988. Geology and Paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Geological Society of America Memoirs* 169: 1–566.
- Ferguson, J.C. 1992. The function of the madreporite in body fluid volume maintenance by an intertidal starfish, *Pisaster ochraceus*. *Biological Bulletin* 183: 482–489.
- Fisher, W.K. 1905. New starfishes from deep water off California and Alaska. *Bulletin of the Bureau of Fisheries* 29 (for 1904): 291–320.
- Fisher, W.K. 1906. The starfishes of the Hawaiian islands. *Bulletin of the United States Fish Commission* 23: 987–1130.
- Fisher, W.K. 1916. New east Indian starfishes. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 29: 27–36.
- Fisher, W.K. 1919. North Pacific Zoroasteridae. *Annals and Magazine of Natural History* 3 (9): 387–353.
- Fisher, W.K. 1928. Asteroidea of the North Pacific and adjacent waters, Part 2: Forcipulata (Part). *Bulletin of the United States National Museum* 76: 1–245.
- Gale, A. 2011. The phylogeny of Post-Paleozoic Asteroidea (Neoasteroidea: Echinodermata). *Special Papers in Paleontology* 85: 1–112.
- Gaździcki, A., Gruszczynski, M., Hoffman, A., Małkowski, K., Marenski, S., Hałas, S., and Tatur, A. 1992. Stable carbon and oxygen isotope record in the Paleogene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctica. *Antarctic Science* 4: 461–468.
- Goin, F.J., Case, J.A., Woodburne, M.O., Vizcaíno, S.F., and Reguero, M.A. 1999. New discoveries of “opossum-like” marsupials from Antarctica (Seymour Island, Medial Eocene). *Journal of Mammalian Evolution* 6: 335–365.
- Goloboff, P.A. and Catalano, S.A. 2016. TNT version 1.5, including a full

- implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32: 221–238.
- Gozdzak, P., Salamon, M.A., and Baumiller, T.K. 2012. Predator-induced macroevolutionary trends in Mesozoic crinoids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 7004–7007.
- Hara, U. 2001. Bryozoa from the Eocene of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeontologia Polonica* 60: 33–156.
- Hayashi, R. 1943. Contributions to the classification of the sea-stars of Japan. Forcipulata, with the note on the relationships between the skeletal structure and respiratory organs of the sea-stars. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido Imperial University, Series VI, Zoology* 8: 133–281.
- Hayashi, R. 1961. Asteroidea of the Second Japanese Antarctic Research Expedition (1957–1958). *Special Publications from the Seto Marine Biological Laboratory* 1: 1–8.
- Hess, H. 1974. Neue Funde des Seesterns *Terminaster cancriformis* (Quenstedt) aus Callovien und Oxford von England, Frankreich und der Schweiz. *Eclogae Geologicae Helveticae* 67: 647–659.
- Howell, K.L., Rogers, A.D., Tyler, P.A., and Billett, D.S. 2004. Reproductive isolation among morphotypes of the Atlantic seastar species *Zoroaster fulgens* (Asteroidea: Echinodermata). *Marine Biology* 144: 977–984.
- Ivany, L.C., Lohmann, K.C., Hasiuk, F., Blake, D.B., Glass, A., Aronson, R.B., and Moody, R.M. 2008. Eocene climate record of a high southern latitude continental shelf: Seymour Island, Antarctica. *Geological Society of America Bulletin* 120: 659–678.
- Kato, M. and Oji, T. 2013. A new species of *Doraster* (Echinodermata: Asteroidea) from the lower Miocene of central Japan: implications for its enigmatic paleobiogeography. *Paleontological Research* 17: 330–334.
- Kidwell, S.M. 1991. Stratigraphy of shell concentrations. In: P.A. Allison and D.E. Briggs (eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*, 211–290. Plenum Press, New York.
- Limaye, A. 2012. Drishti: volume exploration and presentation tool. In: S.R. Stock (ed.), *Developments in X-Ray Tomography VIII, Proceedings of the SPIE Optical Engineering + Applications*, 85060X. International Society for Optics and Photonics, San Diego.
- Ludwig, H. 1905. Asteroidea. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard* 32: 1–292.
- Maddison, W.P. and Maddison, D.R. 2019. *Mesquite: a Modular System for Evolutionary Analysis*. version 3.61; available at <http://www.mesquiteproject.org/>
- Mah, C.L. 2000. Preliminary phylogeny of the forcipulatacean Asteroidea. *American Zoologist* 40: 375–381.
- Mah, C.L. 2007. Phylogeny of the Zoroasteridae (Zorocallina; Forcipulata): evolutionary events in deep-sea Asteroidea displaying Palaeozoic features. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150: 177–210.
- Mah, C.L. and Blake, D.B. 2012. Global diversity and phylogeny of the Asteroidea (Echinodermata). *PLoS ONE* 7: e35644.
- Mah, C.L. and Foltz, D. 2011. Molecular phylogeny of the Forcipulatacea (Asteroidea: Echinodermata): systematics and biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society* 162: 646–660.
- Marenssi, S.A., Santillana, S.N., and Rinaldi, C.A. 1998a. Paleoambientes sedimentarios de la Aloformación La Meseta (Eoceno), isla Marambio (Seymour), Antártida. *Contribuciones del Instituto Antártico Argentino* 464: 1–51.
- Marenssi S.A., Santillana, S.N., and Rinaldi, C.A. 1998b. Stratigraphy of the La Meseta Formation (Eocene), Marambio (Seymour) Island, Antarctica. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 5: 137–146.
- McKnight, D.G. 2006. The marine fauna of New Zealand, Echinodermata: Asteroidea (Sea-stars). Orders Velatida, Spinulosida, Forcipulata, Brisingida with addenda to Paxillosida, Valvatida. *NIWA Biodiversity Memoir* 120: 1–187.
- Meyer, D.L. and Oji, T. 1993. Eocene crinoids from Seymour Island, Antarctic Peninsula: paleobiogeographic and paleoecologic implications. *Journal of Paleontology* 67: 250–257.
- Meyer, D.L. and Macurda, D.B., Jr. 1977. Adaptive radiation of the comatulid crinoids. *Paleobiology* 3: 74–82. {not cited in the text}
- Montes, M., Nozal, F., Olivero, E., Gallastegui, G., Santillana, S., Maestro, A., López-Martínez, J., González, L., and Martín-Serrano, A. 2019. Geología y Geomorfología de isla Marambio (Seymour). In: M. Montes, F. Nozal, and S. Santillana (eds.), *Serie Cartográfica Geocientífica Antártica; 1:20.000. 1ª edición*. 300 pp. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid and Instituto Antártico Argentino, Buenos Aires.
- Montes, M., Nozal, F., Santillana, S., Marenssi, S., and Olivero, E. 2013. *Mapa Geológico de la Isla Marambio (Seymour); escala 1:20.000. Serie Cartográfica Geocientífica Antártica*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid and Instituto Antártico, Buenos Aires.
- Mooi, R. and David, B. 2000. What a new model of skeletal homologies tells us about asteroid evolution? *American Zoologist* 40: 326–339.
- Perrier, E. 1884. Mémoire sur les étoiles de mer recueillies dans la mer des Antilles et le golfe du Mexique durant les expéditions de dragage faites sous la direction de M. Alexandre Agassiz. *Archives. Muséum national d'histoire naturelle, France, sér. 6* 2: 127–276.
- Porębski, S.J. 2000. Shelf-valley compound fill produced by fault subsidence and eustatic sea-level changes, Eocene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctica. *Geology* 28: 147–150.
- Sadler, P.M. 1988. Geometry and stratification of uppermost Cretaceous and Paleogene units on Seymour Island, northern Antarctic Peninsula. In: R.M. Feldman and M.O. Woodburne (eds.), *Geology and Paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula. Memoirs of the Geological Society of America* 169: 303–320.
- Sladen, W.P. 1889. Report on the Asteroidea. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873–1876. *Zoology* 30: 1–893.
- Spencer, W.K. and Wright, C.W. 1966. *Asterozoans*. In: R.C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata 3 (1)*, 4–107. The Geological Society of America, Inc. and The University of Kansas Press, Lawrence.
- Stilwell, J.D. and Zinsmeister, W.J. 1992. Molluscan systematics and biostratigraphy: lower Tertiary La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula. *American Geophysical Union, Antarctic Research Series* 55: 1–192.
- Sumida, P.Y., Tyler, P.A., and Billett, D.S. 2001. Early juvenile development of deep-sea asteroids of the NE Atlantic Ocean, with notes on juvenile bathymetric distributions. *Acta Zoologica* 82: 11–40.
- Swofford, D.L. 2003. *PAUP*. Phylogenetic Analysis using parsimony (*and Other Methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland.
- Taylor, P.D., Casadio, S., and Gordon, D.P. 2008. A rare form of frontal shield development in the new cheilostome bryozoan genus *Uharella* from the Eocene of Antarctica. *Paläontologische Zeitschrift* 82: 262–268.
- Villier, L., Charbonnier, S., and Riou, B. 2009. Sea Stars from Middle Jurassic Lagerstätte of La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Journal of Paleontology* 83: 389–398.
- Whittle, R.J., Hunter, A.W., Cantrill, D.J., and McNamara, K.J. 2018. Globally discordant Isocrinida (Crinoidea) migration confirms asynchronous Marine Mesozoic Revolution. *Communications Biology* 1: article 46. [published online, <https://doi.org/10.1038/s42003-018-0048-0>].
- Zavala, C., Arcuri, M., and Blanco Valiente, L. 2012. The importance of plant remains as diagnostic criteria for the recognition of ancient hyperpycnites. *Revue de Paléobiologie* 11: 457–469.
- Zavala, C. and Pan, S.X. 2018. Hyperpycnal flows and hyperpycnites: Origin and distinctive characteristics. *Lithologic Reservoirs* 30: 1–27.
- Zavala, C., Arcuri, M., Di Meglio, M., Gamero Diaz, H., and Contreras, C. 2011. A genetic facies tract for the analysis of sustained hyperpycnal flow deposits. In: R.M. Slatt and C. Zavala (eds.), *Sediment Transfer from Shelf to Deep Water—Revisiting the Delivery System. AAPG Studies in Geology* 61: 31–51.
- Zinsmeister, W.J. 1982. Late Cretaceous–early Tertiary molluscan biogeography of the southern circum-Pacific. *Journal of Paleontology* 56: 84–102.

Appendix 1

Characters added to the zoroasterid matrix of Mah (2007).

Ch. 71: *Distribution of pedicellariae on abactinal surface*. 0: associated to popular pores, 1: associated to carinals.

Ch. 72: *Size of pedicellariae on abactinal surface*. 0: small, 1: big.

Ch. 73: *Number of actinolateral rows*. 0: three, 1: four, 2: five, 3: six.

Ch. 74: *First actinolateral row differentiated from others*. 0: absent, 1: present.

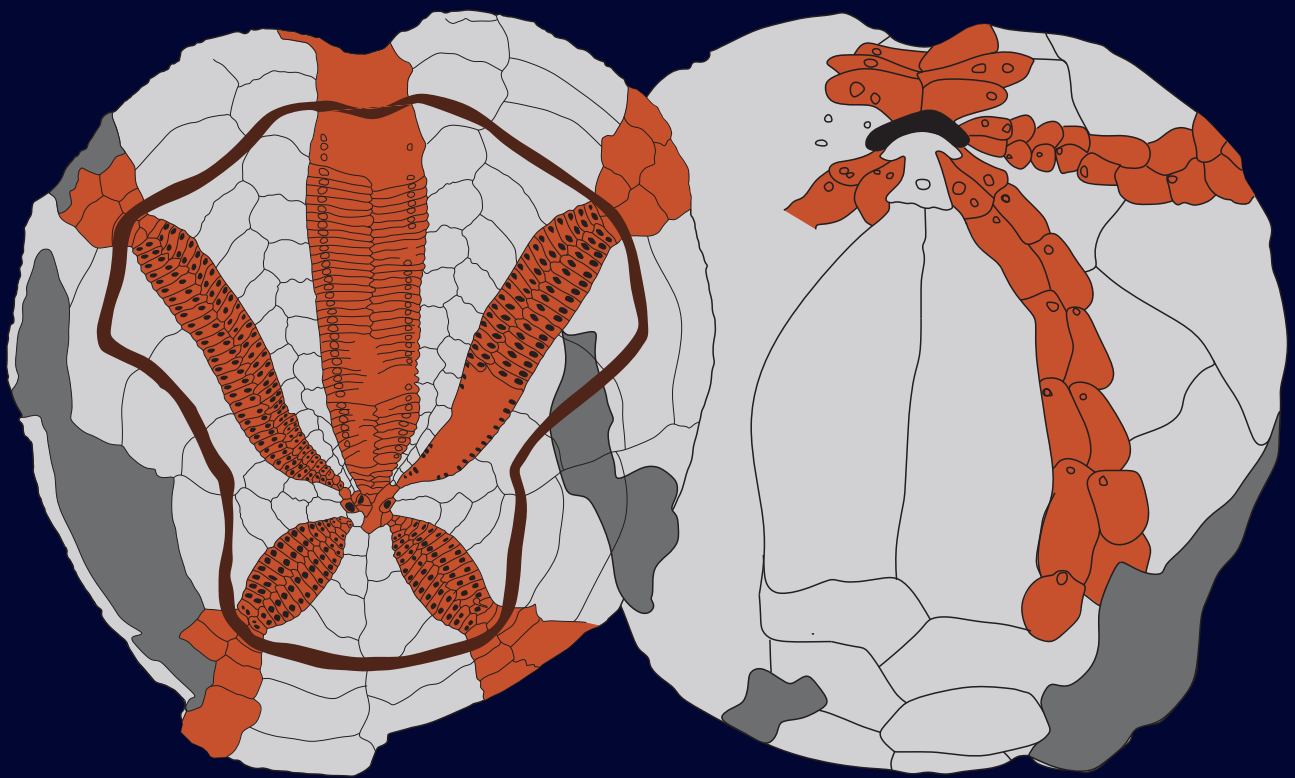
Ch. 75: *Actinolateral primary spines adpressed*. 0: absent, 1: present.

Ch. 76: *Number of actinolateral pedicellariae*. 0: none, 1: one, 2: more than one.

Ch. 77: *Size of actinolateral pedicellariae*. 0: small, 1: big, 2: pedicellariae absent.

Ch. 78: *Number of pedicellariae on carinate adambulacral innermost spine*. 0: 0-2, 1: 2-5, 2: 5-8, 3: more than 8.

Ch. 79: *Both small and big pedicellariae associated to carinate adambulacrals*. 0: absent, 1: present.



Lic. Evangelina Elizabeth Palópolo

Año 2021