

PRESENCIA DEL GENERO *SIMOCOSMOCERAS* SPATH (CEPHALOPODA - AMMONOIDEA) EN EL TITHONIANO ANDINO Y SU SIGNIFICADO PALEOBIOGEOGRAFICO

Hector A. LEANZA¹ y Federico OLORIZ²

KEY WORDS: Argentina. Neuquén. Jurásico. Cephalopoda. Ammonoidea. Sistemática. Paleobiogeografía.

RESUMEN: Se da a conocer por primera vez la presencia del género *Simocoscocer* Spath (1925) en el Tithoniano andino a través de un único ejemplar estrechamente vinculado con *S. adversum* (Oppel) al que se lo considera como una nueva subespecie denominada *S. adversum andinum* n. ssp. El nuevo taxón fue hallado en la Formación Vaca Muerta en la clásica localidad de Cerro Lotena, provincia del Neuquén, Argentina. El análisis morfológico de la nueva subespecie ha permitido inferir el efecto de Plataforma según la concepción de Olóriz (1984/85). El significado paleobiogeográfico del primer registro de *Simocoscocer* en el Tithoniano andino supone una subespeciación por colonización de un área marginal de plataforma.

ABSTRACT: PRESENCE OF THE AMMONITE GENUS *Simocoscocer* SPATH (CEPHALOPODA) IN THE ANDEAN TITHONIAN AND ITS PALEOBIOGEOGRAPHIC SIGNIFICANCE. - The presence of the ammonite genus *Simocoscocer* Spath (1925) in the andean Tithonian through a single specimen closely allied to *S. adversum* (Oppel), which is regarded as a new subspecies named *S. adversum andinum* n. ssp., is reported in this paper for the first time. The new taxa was found in the Vaca Muerta Formation at the classic locality of Cerro Lotena, province of Neuquén, Argentina, in sediments belonging to the *P. zitteli* Zone. The morphological analysis of the new subspecies allows to recognize the Platform Effect as stated by Olóriz (1984/85). The paleobiogeographic significance of the first record of *Simocoscocer* in the andean Tithonian suggests a subspeciation by colonisation of a marginal platform area.

INTRODUCCION

El presente trabajo tiene por objeto describir y figurar una nueva subespecie del género *Simocoscocer* Spath (1925) estrechamente vinculada con la especie tipo, esto es *Ammonites adversum* Oppel (1865) (= *Coscocer* *adversum* Oppel in Zittel, 1870). El nuevo taxón fue hallado en sedimentitas de la Formación Vaca Muerta en la clásica localidad de Cerro Lotena (39° 12' lat. Sur 69° 40' long. W), provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 1). Más precisamente, en la parte alta de la Zona de *P. zitteli* que señala la parte inicial del Tithoniano medio (cf. H. Leanza, 1980), en asociación con *Pseudhimalayites steinmanni* (Steuer).

La importancia del hallazgo reside en el hecho de que, a más de constituir el primer registro de *Simocoscocer* en el dominio andino, es posible efectuar algunas consideraciones de carácter paleobiogeográfico las cuales, si bien especulativas puesto que las evidencias concretas se reducen a un único ejemplar, permiten difundir el modelo

evolutivo propuesto recientemente por Olóriz (1984/85), sugiriéndose en tal sentido que su presencia podría deberse a una subespeciación por colonización de un área marginal de plataforma.

Con anterioridad al registro que motiva esta nota, *Simocoscocer* constituía un género exclusivamente mediterráneo, habiendo sido citado en los Cárpatos (Oppel, 1865; Zittel, 1870; Kutek y Wierzbowski, 1979), Alpes Occidentales (Blanchet, 1929), Alpes Transilvánicos (Zittel, 1870), Cordilleras Béticas (Olóriz, 1978), Apeninos Centrales (Cresta y Pallini, 1985; Cecca et al., 1986) y (?) Sicilia (Di Stefano, 1883) (Fig. 3).

El ejemplar descrito fue cedido para su estudio por el Museo Juan Olsacher de Zapala, Neuquén, a través de la gentileza de su Director, el Sr. José I. Garate Zubillaga.

REPOSITORIO: Museo Juan Olsacher. Dirección General de Minería de la Provincia del Neuquén. Olascoaga 421, 8340 Zapala, Argentina, cuya sigla es M.O.Z.

ABREVIATURAS: O = Ombligo, E = Espesor, H = Altura, Dm = Diámetro, TV2 = N° de tubérculos ventrales por 1/2 vuelta, TL2 = N° de tubérculos laterales por 1/2 vuelta, TU2 = N° de tubérculos periumbilicales por 1/2 vuelta.

¹ Secretaría de Minería. Av. Santa Fe 1548. 1060 Buenos Aires, Argentina. Miembro de la Carrera del Investigador del CONICET.

² Departamento de Paleontología. Universidad de Granada. 18002 Granada. España.

ESTRATIGRAFIA

La sección estratigráfica del Cerro Lotena se encuentra ubicada en la región situada al oriente de la Meseta de la Barda Negra, 70 kilómetros al sudeste de Zapala, dentro de los límites de la Hoja 36 c, Cerro Lotena (Suero, 1951). Las primeras referencias se deben a Windhausen (1914), Keidel (1925) y Weaver (1931). Posteriormente H. Leanza (1973) y H. Leanza y Hugo (1977) estudiaron los rasgos bioestratigráficos de la sección, mientras que H. Leanza (1980) describió la fauna de ammonites presente en la misma, reconociendo en orden ascendente las Zonas de *V. mendozanus* (Tithoniano inferior), *P. zitteli*, *A. proximus* y *W. internispinosum* (Tithoniano medio).

La Formación Vaca Muerta, que acusa un espesor de 129 metros, se dispone en discordancia sobre sedimentitas más antiguas mediante un conglomerado basal (1 metro) y es cubierta concordantemente por la Formación Picún Leufú. Su parte basal está caracterizada por un conspicuo conjunto de margas castaño ocráceas muy bituminosas que frecuentemente encierran bochones calcáreos de variadas dimensiones, a menudo fosilíferos (51 m). Sucede luego otro paquete de margas pardo verdosas con abundantes concreciones calcáreas (62 m) y finalmente otro con pelitas bentónicas de tinte grisáceo (15 m).

El ejemplar de *Simocoscoceras* fue hallado en la parte alta de la Zona de *P. zitteli*, 51 m por encima de la base de la Formación Vaca Muerta, en asociación con restos de *Pseudhimalayites steinmanni* (Steuer). Según H. Leanza (1980) esta última especie continúa también en la siguiente Zona de *A. proximus*.

DESCRIPCION SISTEMATICA

Suborden AMMONITINA Hyatt, 1899

Superfamilia PERISPINCTACEAE Steinmam,
1890

Familia PERISPINCTIDAE Steinmann, 1890

Subfamilia AULACOSTEPHANINAE Spath, 1924

Género SIMOCOSMOCERAS Spath, 1925

ESPECIE TIPO: *Ammonites adversus* Opperl, 1865
(= *Coscoceras adversum* Opperl in Zittel, 1870).
Rogoznik, Montes Cárpatos, Polonia. Tithoniano.

Simocoscoceras adversum (Opperl) andinum n. ssp.
(Fig. 2, a-d)

HOLOTIPO: Ejemplar P 1671/1 M. O. Z.
(ilustrado en la figura 3, a-d).

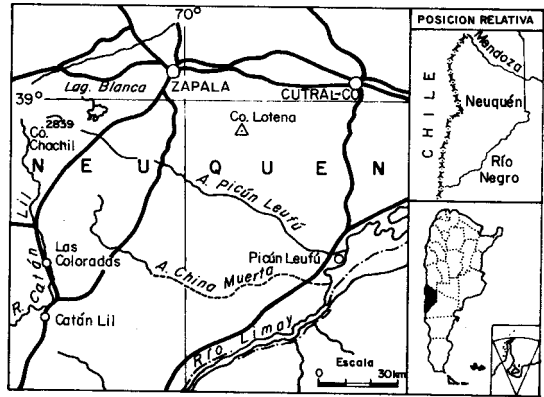


Fig. 1.- Mapa de ubicación. (*) Localidad fosilífera.

DERIVATIO NOMINIS: de Andes, nombre del cordón montañoso de donde procede el ejemplar examinado.

LOCUS TYPICUS: Área situada 1,5 Km al sur del C° Lotena (39 12' lat. S, 69° 40' long. W), provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 1).

STRATUM TYPICUM: Parte inferior de la Formación Vaca Muerta (Weaver, 1931) del grupo Mendoza, 51 m por encima de la base de la unidad.

DIAGNOSIS: Conchilla de tamaño grande en el espectro propio del género. Involución moderada. Sección poligonal con tres filas de tubérculos. Costillas primarias desigualmente sinuosas y secundarias configurando estructuras en zig-zag. Peristoma con expansiones en posición lateral y ventral. Sin datos sobre la línea de sutura. Probablemente se trata de una microconcha.

DESCRIPCION: Ejemplar de gran talla para este género. Involución media. Ombligo profundo, con pared umbilical no muy desarrollada y verticalizada hacia las vueltas internas. El borde umbilical apenas puede diferenciarse en la suave caída de los flancos hacia la línea de recubrimiento. La espira presenta una sección octagonal más o menos acentuada de acuerdo con el desarrollo de los tubérculos. Hacia las proximidades de la apertura se produce una tendencia al estrechamiento de la espira que, con notable disminución de la ornamentación, muestra una sección redondeada.

La ornamentación sufre una serie de cambios marcados a lo largo de la ontogenia. A los 10 mm se observan amplias ondulaciones sobre el flanco que pronto se destacan como costillas ligeramente proversas o sinuosas. Estas costillas se originan en un agudo pellizcamiento, a veces no del todo

aparente, y terminan en un **tubérculo espiniforme** bien desarrollado entre $1/2$ y $1/3$ de la altura del flanco. La línea de recubrimiento está situada directamente por encima de los tubérculos laterales, razón por la cual la ornamentación de la mitad externa de los flancos sólo queda expuesta en la última vuelta de la espira. De acuerdo con esto, en el ombligo sólo se observan las costillas primarias que aparecen poco sinuosas. En ocasiones existen pliegues o costillas intercaladas que descienden desde tubérculos laterales, aunque sin alcanzar la base de las costillas primarias, zona en la que se encuentran los pellizcamientos umbilicales ya descritos. Estas costillas intercaladas se dirigen hacia atrás a medida que descienden por el flanco y pueden conectarse con la costilla primaria anterior, configurando una "estructura en uve" muy característica, que ya puede ser observada a los 10 mm de diámetro.

Entre los 12 y 21 mm el ejemplar no está bien conservado. Entre 21,5 y 29,5 mm la conchilla pertenece a la cámara de habitación, pudiendo analizarse la ornamentación sobre el total de la superficie ventrolateral de la espira. En la zona interna de los flancos no se observan diferencias notables respecto a lo ya descrito para el fragmocono, salvo el mayor relieve de la ornamentación, el carácter algo más sinuoso de las costillas, con la convexidad en relación con los tubérculos laterales, y el desvanecimiento general que afecta al último $1/8$ de la espira. En la parte externa de los flancos a partir de cada tubérculo lateral se originan dos costillas sinuosas y proversas, o a veces sólo una, culminando en diferentes tubérculos en el margen externo del flanco, configurando características estructuras en zig-zag. Cuando se reúnen en un mismo tubérculo ventrolateral tiene lugar la formación de costillas geminadas, hasta ahora no descritas en este género, las cuales parecen desarrollarse en nuestro ejemplar en la zona posterior de la cámara de habitación y, tal vez, hacia los finales del fragmocono. En cualquier caso, el recorrido sinuoso de las costillas es inverso al que se observa en la parte interna del flanco, y ahora el extremo ventral de las costillas es cóncavo hacia la apertura. Así, el conjunto de las trayectorias de las costillas primarias y secundarias responde a un diseño general en el que se destaca una prominente flexura a mitad del flanco, la cual coincide con la posición de las expansiones del peristoma. Hacia el último $1/4$ de la cámara de habitación se implanta un debilitamiento de las costillas secundarias que desaparecen hacia la apertura.

En la última vuelta la región ventral se encuentra limitada por dos filas de tubérculos espiniformes de considerable relieve. Estos tubérculos constituyen la tercera fila en vista lateral de la conchilla y evolucionan hacia la apertura, desde formas ligeramente comprimidas en el

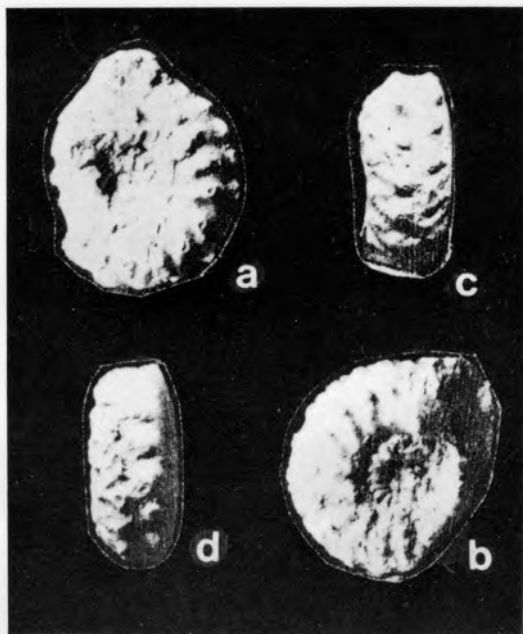


Fig 2 - a-d. *Simocosmoceras adversum andinum* n. ssp.; a-b vistas laterales de ambos lados de la conchilla del Holotipo P 1671/1 M. O. Z.; b-c vistas ventrales del mismo ejemplar. Todas las figuras en tamaño natural. Formación Vaca Muerta. Zona de *Pseudolissoceras zittelii*. Tithoniano medio. Cerro Lotena. Neuquén. Argentina.

sentido del enrollamiento hasta formas bien redondeadas. La disposición de los tubérculos es alterna y están poco desarrollados los pliegues entre ambas filas, lo que determina una zona sifonal prácticamente lisa.

El tubérculo ventral más próximo al peristoma pertenece a la serie del flanco izquierdo y está menos desarrollado que el resto.

La posición de la fila lateral de tubérculos coincide con la inflexión de las costillas y, cuando han desaparecido estos tubérculos, su lugar está ocupado por suaves ondulaciones que indican la posición de las expansiones laterales del peristoma. Tal como aparecen conservadas, las apófisis yugales son anchas y poco diferenciadas, las ramas internas del peristoma conectan perpendicularmente con la línea de recubrimiento, y las ramas externas son algo arqueadas hacia adelante, dando paso a una corta expansión ventral más o menos perpendicular al plano de la apertura.

MATERIAL EXAMINADO: ejemplar P 1671/1 M. O. Z. (Fig. 3 : a-d) bien conservado, con cámara de habitación.

FAUNA ASOCIADA: *Pseudhimalayites steinmanni* (Steuer). Zona de *P. zittelii*, parte superior.

DIMENSIONES: (en mm)

D	O	E	H	O/D
29,5	10	11,2	10,1	0,338
27	7,5	12,1	10	0,277
20,2	4,7	11,8	10	0,232

E/D	H/D	E/H	TV2	TL2	TU2
0,379	0,342	1,108	10-11	8-9	5
0,448	0,370	1,21	-	-	-
0,584	0,495	1,18	-	-	-

EDAD: Parte basal del Tithoniano medio en Argentina

COMPARACIONES: el género *Simocosmoceras* Spath está representado por cuatro especies, a saber: *S. adversum* (Opper), *S. simun* (Opper), *S. catulloi* (Opper) y *S. pampalonii* Cresta y Pallini cuya distribución es característica en la Zona de *H. verruciferum* (= Zona de *S. semiforme*) del Tithoniano inferior europeo.

El ejemplar neuquino se incluye sin dificultad en *Simocosmoceras* Spath (1925 : 132) siendo notable su proximidad con la especie tipo, esto es *A. adversus* Opper (1865 : 552) (= *Cosmoceras adversum* (Opper) in Zittel, 1870 : 99, lám. VII, figs. 9-10) de los Montes Cárpatos, dado el diseño general de la ornamentación provista de tres filas de tubérculos, las formaciones en zig-zag en las costillas secundarias y por la alternancia de tubérculos ventrolaterales. No obstante, existen diferencias relacionadas con el mayor tamaño del ejemplar argentino y con los parámetros que expresan la configuración de la conchilla.

El ejemplar de *S. adversum* (Opper) que más se aproxima a nuestro material es sin dudas el recientemente figurado por Cresta y Pallini (1985 : 169, lám. II, fig. 1a-c, fig. 3) proveniente de Monte Acuto (Apeninos Centrales, Italia), diferenciándose el espécimen argentino por ser más involuto, especialmente con una menor retracción de la espira hacia la parte final de la cámara de habitación, y una espira más globosa. Otra diferencia podría estar dada por el temprano desarrollo de tubérculos periumbilicales en la forma argentina (10 mm), pero esto no debe considerarse definitivo ya que en el ejemplar italiano no parece estar bien conservado el borde umbilical en la zona expuesta del fragmocono. Por el contrario, en un molde de *S. adversum* procedente de Rogoznik (original de Zittel, 1870, lám. VII (3), figs. 9 y 10) ya se observan los pellizcamientos umbilicales en el flanco izquierdo hacia los 7 mm de diámetro. El ejemplar polaco, al igual que el argentino, presenta costillas

geminadas en la parte posterior de la cámara de habitación. Una construcción próxima a la de una costilla geminada ha sido observada en un molde del ejemplar de *S. adversum* estudiado por Cresta y Pallini (1985). Por último, respecto a la forma italiana, el ejemplar argentino difiere por el mayor espesor de la espira.

El ejemplar de *S. adversum* (Opper) procedente de las Cordilleras Béticas (España) figurado por Olóriz (1978 : 376, lám. III, figs. 10a-b) al igual que los mencionados por Zittel (1870), son de menor tamaño, mostrando la forma argentina, a diámetros similares, relaciones paramétricas cuyo conjunto pone de manifiesto diferencias en el desarrollo ontogénico.

Finalmente, *Simocosmoceras pampalonii* Cresta y Pallini (1985 : 171, lám. I, figs. 1a-c; lám. II, fig. 2) del Tithoniano inferior de Monte Acuto, Apeninos Centrales, Italia, tal vez pudiera representar un término evolutivo producto de un efecto de evolución en mosaico de caracteres que aparecen comparativamente estabilizados en las otras especies de *Simocosmoceras*.

De acuerdo con la descripción del ejemplar y el análisis comparativo de analogías y diferencias, se propone el reconocimiento de una subespecie nueva a la que denominamos *Simocosmoceras adversum andinum* n. ssp.

CORRELACIONES: en el dominio Mediterráneo el género *Simocosmoceras* es considerado como típico del Tithoniano inferior al hallárselo en la Zona de *H. verruciferum* sensu Olóriz (1976/78) (= Zona de *S. semiforme* sensu Enay y Geysant, 1975) (cf. Olóriz, 1976/78; Cresta y Pallini, 1985 : 172).

El hallazgo de *S. adversum andinum* n. ssp. en la parte alta de la Zona de *P. zitteli*, considerada por H. Leanza (1980 : 16) como la biozona basal del Tithoniano medio en el ámbito andino, permite correlacionar esta última con la Zona de *H. verruciferum* del dominio mediterráneo, aunque no puede descartarse que la Zona de *Zitteli* incluyera niveles algo más jóvenes del Tithoniano inferior mediterráneo, si bien por el momento es difícil precisar a este nivel.

SIGNIFICADO PALEOBIOGEOGRAFICO

Por Federico OLORIZ

Es evidente que el registro de *Simocosmoceras* en las plataformas sudorientales del Pacífico puede interpretarse como el producto de una migración de formas mediterráneas ya sea por la vía del Corredor Hispánico o bien por el Este. En principio, la movilización por una vía oriental parece menos probable si se considera la dirección de las paleocorrientes generalmente aceptadas (Este-Oeste). Según el modelo de Khudoley (1984) la emigración a la región argentina seguiría

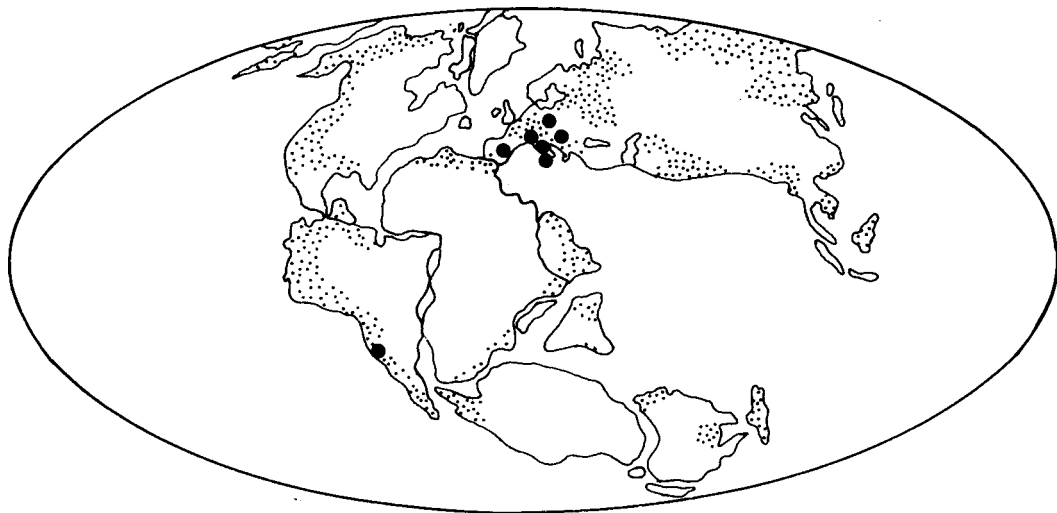


Fig. 3.- Distribución geográfica de *Simocosmoceras* Spath en el Tithoniano. Las áreas de máxima transgresión aparecen punteadas. Reconstrucción paleogeográfica como en Verna y Westermann (1973).

una complicada trayectoria de acuerdo con los giros oceánicos, y se produciría desde el sur y no por el norte. En este supuesto, además, habría que argumentar su ausencia en asociaciones de similar edad que muestran, sin duda, influencias de las faunas que hoy se registran en las llamadas asociaciones mediterráneas. Si bien parece más probable la migración a través del Corredor Hispánico, no debe dejar de apuntarse la dificultad de dirigirse hacia el sur por el margen continental americano según las direcciones previsibles de las masas de agua. Sea cual fuere el modelo adoptado quedarían, como en otras ocasiones, algunas cuestiones sin resolver como, por ejemplo, una alta capacidad migratoria selectivamente expresada para un componente realmente minoritario en el seno de las asociaciones mediterráneas. El hecho que no se detecte ningún defasaje bioestratigráfico significativo podría acentuar más el carácter de migración rápida, aunque no puede dejar de soslayarse el "grado de isocronía" que pueden ofrecer este tipo de registros de cara a la interpretación de la dinámica paleobiogeográfica. En tal sentido, es especialmente significativo que otros elementos mediterráneos minoritarios, como el género *Pseudhimalayites*, ofrezcan una distribución similar, mientras que el grueso de la asociación no parece experimentar las migraciones y, así, las diferenciaciones a nivel de asociaciones biogeográficas aparecen claramente reconocibles.

Una hipótesis alternativa a las interpretaciones tradicionales ha sido expuesta por Olóriz (1984/85) sobre la base de la existencia de una *Asociación Distal* de distribución global y comparativamente menos diferenciada de las *Asociaciones Proximales* que colonizaron los *Ambitos de Plataforma*. En el contexto de la referida hipótesis, el *Ambito de Cuenca* estaría representado por los medios ligados a los márgenes continentales sometidos a las influencias de mar abierto ("aguas oceánicas"). De esta manera, la *Asociación Distal* estaría adaptada a un medio ecológico comparativamente estable y sólo ocasionalmente podría ocupar áreas de plataforma sometida a transgresión. Así, es posible que sin una excesiva diferenciación en cuanto a la capacidad dispersiva de las distintas especies en el seno de la asociación, y salvando el impedimento de las migraciones siguiendo rutas contracorriente, pudieran obtenerse expansiones faunísticas más o menos restringidas geográficamente y en las que sólo las especies con una adecuada respuesta ecológica lograrían colonizar nuevas áreas en las plataformas. Estas colonizaciones supondrían, necesariamente, la adaptación a condiciones ecológicas más o menos diferenciadas respecto a las habituales en el *Ambito de Cuenca* y de allí que su impronta pudiese ser "grabada" en los fenotipos a lo largo del desarrollo ontogénico. Esto es lo que Olóriz (*op. cit.*) define como *Efecto de Plataforma*, con tendencias al aumento de talla, a la exhuberancia

cia ornamental y a otros aspectos morfológicos ligados a diferentes procesos evolutivos en el sentido de Gould (1977). El análisis de la morfología del ejemplar descrito permite el reconocimiento del *Efecto de Plataforma* sobre un individuo sin duda emparentado con *Simocoscoceras adversum* (Oppel), forma que era sólo conocida en las inmediaciones del Tethys europeo y en el seno de las denominadas faunas mediterráneas, o en asociaciones bajo su influencia. El desconocimiento del espectro de variabilidad intraespecífica de *S. adversum* (Oppel), la desconexión de este registro respecto del área biogeográfica habitual para dicha especie y las diferencias morfológicas encontradas hacen posibles postular tres hipótesis: 1) que la forma argentina no sea sino una variedad intraespecífica, 2) que se trate de una subespecie, y 3) que simplemente represente un caso de convergencia morfológica.

La aceptación de la primera hipótesis exige la obtención de un adecuado conocimiento del espectro fenotípico de la especie de Oppel, sobre la base de una distribución sin solución de continuidad.

Esto no parece fácil por el momento y más si se tiene en cuenta la frecuencia con la que se obtiene información sobre este género (5 citas en 122 años).

Según los datos disponibles todo parece favorecer la segunda hipótesis, interpretándose este registro como exponente de una subespeciación por colonización de un área marginal de plataforma, ocasionalmente expuesta a condiciones favorables para inmigrantes con capacidad de adaptación, probablemente en fase larvaria y/o juvenil. Refuerza esta interpretación el hecho de que no se hayan encontrado tipologías mediterráneas de *Simocoscoceras adversum* (Oppel) en el conjunto de la asociación a la que pertenece la forma argentina, así como la circunstancia de que las diferencias morfológicas aparezcan en relación con la ubicación geográfica en un medio poco usual para el desarrollo de la especie.

Con respecto a la tercera hipótesis, es decir, que se trate sólo de un caso de convergencia morfológica, se puede señalar algunas observaciones que, consideradas en conjunto, limitan las posibilidades de esta alternativa, a saber: 1) la convergencia sería "isócrona"; 2) se produciría en formas asociadas a faunas sin duda comunes en dos áreas geográficas diferentes (*Pseudhimalayites* en la Cuenca Neuquina y en el mediterráneo), y 3) que pertenecen a una asociación que marca la base de un intervalo --Tithoniano medio y superior-- en el que se detecta un cierto grado de semejanza faunística entre las asociaciones argentinas y mediterráneas.

AGRADECIMIENTOS

El señor J. I. Garate Zubillaga (Museo Olsacher, Zapala, Neuquén, Argentina) facilitó el ejemplar para su estudio. El Dr. G. Schairer (Bayerische Staatssammlung für Palaontologie und Historische Geologie München, Alemania Federal) permitió el acceso al estudio de originales de la Colección Zittel, así como la provisión de moldes de dicha fauna. El Dr. S. Cresta (Servizio Geologico d'Italia) envió moldes de *Simocoscoceras adversum* y *S. pampalonii* recolectados en Monte Acuto, Italia. El presente trabajo es una contribución al Proyecto N° 171 : Circumpacific Jurassic. Forma parte del programa 3321/83 del CAICYT (España) y del subsidio PID 9247/03 del CONICET (Argentina). A las personas e instituciones nombradas expresamos nuestro más sincero agradecimiento.

BIBLIOGRAFIA

- Blanchet, F., 1929. Etude paléontologique d'un nouveau gisement fossilifère dans le Tithonique intralpin entre Briacon et Chateau Queyras. *Trav. Lab. Geol. Fac. Sci. Univ. Grenoble* 15 (1) : 48-85.
- Cecca, F., Cresta, S. Pallini, G. y Santantonio, M., 1986. Biostratigrafía ed ammoniti del Dogger-Malm di Colle Tordina (Monte della Rossa, Appenino marchigiano). *Bol. Ser. Geol. d'Italia* 104 : 177-204.
- Cresta, S. y Pallini, G., 1985. Revisione di *Simocoscoceras* Spath, Perisphinctidae, del Titonico inferiore. *Bol. Ser. Geol. d'Italia* 103 : 163-176.
- Enay, R. y Geysant, J. R., 1975. Faunes tithoniques des chaînes bétiques (Espagne méridionale). *Mem. B. R. G. M. "Colloque sur la limite Jurassique-Crétacé"* 86 : 39-55.
- Gould, S. J., 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. The Balnap Press of Harvard University. Cambridge. Massachusetts.
- Keidel, J., 1925. Sobre la estructura tectónica de las capas petrolíferas en el Oriente del Territorio del Neuquén. *Dir. Gral. Min. Geol. e Hidr., (Sec. Geol.)* 8 : 1-67.
- Khudoley, K. M., 1984. Paleocurrents and marine connections between the Pacific, Boreal and Atlantic Oceans. En: *Jurassic Biostratigraphy and Paleogeography of eastern U. S. S. R. I. G. C. P. Project 171 : Circumpacific Jurassic, Rep. 2, Sp. Paper 6* : 2-8.
- Kutek, J. y Wierbowski, A., 1979. Lower to Middle Tithonian ammonite sucession at Rogoznik in the Pieniny Klippen belt. *Acta Geol. Polonica* 29 (2) : 195-205.
- Leanza, H. A., 1973. Estudio sobre los cambios faciales de los estratos limítrofes Jurásico-Cretácicos entre Loncopué y Picún Leufú, provincia del Neuquén, República Argentina. *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 28 (2) : 97-132. Buenos Aires.
- 1980. The lower and Middle Tithonian ammonite fauna from Cerro Lotena, province of Neuquén, Argentina. *Zittelina* 5 : 3-49. München.

- Leanza, H. A. y Hugo, C. A., 1977. Sucesión de ammonites y edad de la Formación Vaca Muerta y sincrónicas entre los paralelos 35° y 40° l. s. Cuenca Neuquina-mendocina. *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 32 (4) : 248-264. Buenos Aires.
- Olóriz, F., 1976/78. Kimmerdigiense-Titónico inferior en el sector central de las Cordilleras Béticas. Zona Subbética. Paleontología, Biostratigrafía. Tesis Doctoral Univ. Granada 184: (1-2) : 1-758. España.
- 1984/85. Paleogeography and Ammonites in the Upper Jurassic. Outlines for a Pattern. En: Pallini G. (Ed.): *Fossili, Evoluzione, Ambiente*. Comm. de Raffaele Piccinini (Italia 25-28 Oct., 1984). Atti del Convegno di Pergola : 1-9 Roma.
- Oppel, A., 1865. Die Tithonische etage. *Zeitschr. Deutsch. Geol. Gessellsch.* 17 : 535-558
- Spath, L. F., 1925. Ammonite and Aptychi. En: B. N. K. Wyllie y W. E. Smellie (Eds.): The collection of fossils and rocks from Somaliland. *Hunt. Mus. Glasgow Univ.*, Monograph 7 : 111-164.
- Suero, T., 1951. Descripción geológica de la Hoja 36 c, Cerro Lotena (Neuquén). *Dir. Nac. Geol. Min., Bol.* 76 : 1-67.
- Verma, H. M. y Westermann, G. E. G., 1973. The Tithonian (Jurassic) Ammonite Fauna and stratigraphy of Sierra Catorce, San Luis Potosí, México. *Bull. Am. Paleont.* 63 (277) : 107-320. New York.
- Weaver, Ch., 1931. Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of West central Argentina. *Mem. Univ. Washington* 1 : 1-496. Seattle.
- Windhausen, A., 1914. Einige Ergebnisse zweier Reisen in den Territorien Río Negro und Neuquén. *N. Jb. Min. Geol. u. Pal.* 38 : 325-362. Stuttgart.
- Zittel, K. A., 1870. Die Fauna der älteren Cephalodenh führenden Tithonbildungen. *Palaeontographica* Suppl. Bd. : 1-192. Stuttgart.

Original recibido el 25 de febrero de 1987

Aceptado el 20 de noviembre de 1987

Publicado el 20 de octubre de 1988.