





# Belemnites, amonites y otras faunas fósiles del lago Elizalde

Belemnites, Ammonites and Other Fossil Faunas from Lake Elizalde (Chile)

# Jorge Simón Cortés Sepúlveda\*

RESUMEN: Este trabajo describe un conjunto de fósiles recolectados el año 2023 en el sitio Elizalde, ubicado al sur del lago homónimo, en la comuna de Coyhaique. Depositado en el Museo Regional de Aysén, el material incluye, principalmente, invertebrados, asociados con algunos restos de vertebrados y de plantas. Por su abundancia y buena preservación se destacan los belemnites, un grupo de cefalópodos extintos desde finales del Cretácico, emparentados con calamares y sepias modernas. Luego de caracterizar una selección de ejemplares, discutimos las afinidades paleobiogeográficas de las especies, con el fin de entender mejor las dinámicas marinas del sur de Chile durante la fragmentación de Gondwana hace alrededor de 130 millones de años.

PALABRAS CLAVE: paleontología, invertebrados fósiles, belemnites, Cretácico Inferior, Aysén

ABSTRACT: This paper describes a set of fossils collected in 2023 at the Elizalde site, located south of the lake of the same name, in the municipality of Coyhaique. Deposited at the Regional Museum of Aysén, the material includes mainly invertebrates, associated with some vertebrate and plant remains. Belemnites, a group of cephalopods extinct since the late Cretaceous, related to modern squid and cuttlefish, stand out for their abundance and good preservation. After characterising a selection of specimens, we discuss the palaeobiogeographical affinities of the species, in order to better understand the marine dynamics of southern Chile during the fragmentation of Gondwana around 130 million years ago.

KEYWORDS: paleontology, fossil invertebrates, belemnites, Lower Cretaceous, Aysén

Cortés, J. (2024). Belemnites, amonites y otras faunas fósiles del lago Elizalde. Bajo la Lupa, Subdirección de Investigación, Servicio Nacional del Patrimonio Cultural. https://www.investigacion.patrimoniocultural.gob.cl/publicaciones/belemnites-amonites-y-otras-faunas-fosiles-del-lago-elizalde



<sup>\*</sup> Geólogo de la Universidad de Concepción, dedicado a la paleontología de cefalópodos del Mesozoico. Ha colaborado estrechamente con el Área de Colecciones del Museo Regional de Aysén. Código ORCID: 0009-0007-9214-9425.

Cómo citar este artículo (APA)

### Introducción

La paleontología es la ciencia dedicada al estudio de los fósiles, que son los restos físicos dejados por los organismos del pasado. Aunque el público suele considerarla como la «ciencia de los dinosaurios» –sin duda, los fósiles más llamativos–, en realidad estos representan solo una pequeña fracción del gran espectro de formas de vida que la disciplina cubre.

Las primeras evidencias de vida en el planeta se remontan a unos 3700-3500 millones de años (Ma) atrás. Corresponden a subproductos de actividad orgánica reflejada en estructuras como los estromatolitos (domos formados por la acumulación de cianobacterias) y las formaciones de hierro bandeado (Benedetto, 2018). Mucho más adelante, durante la denominada «Explosión Cámbrica» (540 Ma), aparecen por primera vez en el registro geológico muchos de los grupos de animales que existen hoy en día (p. e., artrópodos, moluscos, equinodermos y cordados, precursores de los vertebrados). Recién hace unos 11 000 años, con el final de las glaciaciones, comenzó el Holoceno (época actual) y la historia humana registrada. Para los paleontólogos, un fósil usualmente tiene una edad anterior al Holoceno (Spilman, 1976).

Comparada con otras regiones de Chile, Aysén es una de las zonas donde el conocimiento paleontológico se encuentra menos desarrollado, debido a factores como su tardía colonización y su geografía agreste. Una de las primeras personas que estudió fósiles en la región fue el naturalista británico Charles Darwin (1846), quien en su viaje a bordo del Beagle reconoció bivalvos extintos en isla Ipún, en el archipiélago de los Chonos.

Las primeras caracterizaciones geológicas se realizaron en los años 30 y 40 (Brüggen, 1935; Fuenzalida, 1935; Heim, 1940), a partir de estudios desarrollados en la zona entre Coyhaique (en ese tiempo, Baquedano) y el lago General Carrera/Buenos Aires. En la segunda mitad del siglo xx se incrementó la exploración, centrada principalmente en la geología regional y la elaboración de cartas (p. e., Katz, 1962; Skarmeta, 1974, 1978; Niemeyer *et al.*, 1984; Suárez y De la Cruz, 1994; De la Cruz *et al.*, 2003), así como en la contextualización del estado minero (Ortiz y Vergara, 1979). Pocos fueron los trabajos paleontológicos enfocados en la fauna de invertebrados, como los de Wetzel (1960) en amonites y de Reyes (1970) en bivalvos trigónidos, ambos efectuados en las cercanías de Coyhaique. Entretanto, en la ya mencionada isla Ipún se estudiaron foraminíferos (Fuenzalida y Martínez, 1970) y se descubrieron posibles faunas del Paleozoico o del Triásico (Miller y

Sprechmann, 1978; Fang *et al.*, 1998). En cuanto a vertebrados, se realizaron hallazgos de mamíferos en río Cisnes (Marshall, 1990).

A partir de la década de los 2000 se desarrollaron más investigaciones en los alrededores del lago General Carrera, resultando en el hallazgo de nuevas especies de amonites (Aguirre-Urreta et al., 2007) y el estudio de una rica fauna de mamíferos cenozoicos cerca de Mallín Grande (Flynn et al., 2002; McGrath et al., 2022). Asimismo, se produjeron los descubrimientos del primer dinosaurio aysenino del Jurásico, Chilesaurus diegosuarezi (Novas et al., 2015), y del cocodriliforme Burkesuchus mallingrandensis (Novas et al., 2021), además de huesos de un plesiosaurio del Cretácico (Poblete-Huanca et al., 2021). Peces del Mioceno fueron hallados en el archipiélago de los Chonos (Schwarzhans y Nielsen, 2021), y primates de la misma edad en Alto Río Cisnes (Bobe et al., 2022). Se han documentado especies nuevas o registros poco conocidos de bivalvos y gastrópodos también en la zona de fiordos (p. e., Nielsen y Frassinetti, 2008; Nielsen y Ampuero, 2020; Rojas y Nielsen, 2020; Pérez-Barría y Nielsen 2016; Pérez-Barría, 2020), mientras que en Campos de Hielo Sur se encontraron estromatolitos fósiles de edad incierta (Pérez-Barría et al., 2021b). Por último, en los alrededores de Coyhaique se destacan las trazas fósiles cretácicas de cerro Mirador cerca de Ñirehuao (Bell y Suárez, 1997; Álvarez-Mena et al., 2023, Álvarez-Mena, 2024) y el bosque petrificado de cerro Rosado cercano a Villa Ortega (Pérez-Barría et al., 2021a, 2022).

La apertura del Museo Regional de Aysén en 2018 permitió dar un hogar a estos fósiles, a partir de los cuales se formaron las primeras colecciones temáticas de icnología, invertebrados fósiles, vertebrados fósiles, paleobotánica y microbialitas de la institución (Pérez-Barría *et al.*, 2021a, 2021b; Pérez-Barría y Varela, 2024). Esta también ha desarrollado investigación para entender el origen de sus primeras donaciones, por ejemplo, de la Colección Histórica, que contiene fósiles donados por la comunidad local (Ortiz, 2022). El año 2023 se inició un nuevo estudio, esta vez, centrado en el hallazgo de numerosos belemnites y otras faunas cretácicas reconocidas cerca del lago Elizalde, a unos 40 km de Coyhaique.

El objetivo del presente trabajo es caracterizar las colecciones fósiles provenientes del sitio Elizalde (fig. 1), con énfasis en los belemnites y su fauna acompañante. El estudio incluye descripciones detalladas y asignaciones taxonómicas, las que permiten discutir particularidades morfológicas y establecer relaciones paleobiogeográficas con otras regiones del hemisferio sur durante el Cretácico.



Figura 1. Ubicación del sitio Elizalde dentro de la Región de Aysén.

### Coyhaique hace 130 Ma

Coyhaique se encuentra en la intersección de los valles de los ríos Simpson y Coyhaique, a unos 350 msnm en promedio. Es un paisaje moldeado por la acción glaciar, a más de 40 km de distancia del mar. Sin embargo, el panorama hace 130 Ma era muy distinto. En ese tiempo, los continentes se encontraban involucrados en un proceso iniciado a fines del Período Triásico (≈200 Ma) que dio lugar a la ruptura del supercontinente Pangea en dos bloques: Gondwana y Laurasia. Gondwana, el bloque del sur, estaba conformado por Sudamérica, África, Antártida y Australia, además del subcontinente indio y la península Arábica. Para el momento que nos interesa, Sudamérica aún se mantenía conectada con África y se había separado recién de la Antártida con la apertura del mar de Wedell (Benedetto, 2018).

Contrariamente a lo que sucede hoy con la subducción, Chile se encontraba en un régimen extensivo (separación de placas), lo que favoreció durante el Jurásico la aparición de cuencas de intraarco, fenómeno que continuó en el Cretácico (Gianni et al., 2020). Muchas de estas cuencas fueron ocupadas por mares interiores. Por ejemplo, en la cuenca de Aysén-Río Mayo, las aguas cubrieron desde la actual Palena por el norte (Región de los Lagos) hasta el lago General Carrera por el sur y las zonas fronterizas de las provincias argentinas de Chubut y Santa Cruz (Rivas et al., 2023) por el este. El mar interior que se formó habría estado afectado en sus primeras etapas por vulcanismo intenso, con aguas templadas (entre 18 y 20°C) y «arrecifes» de ostras que se extendían por toda la costa, lo que se ve reflejado en las rocas de la formación Toqui (Rivas et al., 2023). Posteriormente, la cuenca se volvió más profunda, y se depositaron grandes cantidades de sedimento fino (nieve marina) en un contexto tectónicamente estable, lo que dio lugar a la formación Katterfeld (Suárez y De la Cruz, 1994; Townsend, 1998). En esta época proliferaron cefalópodos, bivalvos y otros organismos asociados al fondo. Los lechos fangosos y poco oxigenados habrían proporcionado condiciones favorables para un enterramiento rápido (Townsend, 1998) y protegido de organismos descomponedores, que pudieron facilitar la preservación de las conchas de amonites y belemnites que caían.

Para mediados del Cretácico Inferior, durante la época del Hauteriviano, comenzó el retroceso del «mar de Aysén». En las zonas arenosas de la costa abundaban los organismos, aunque muy pocos restos corporales perduraron como fósiles: son sus huellas impresas en la arenisca las que atestiguan su existencia. Gracias a los icnofósiles sabemos que estos animales correspondían, entre otros, a estrellas de mar, crustáceos, gusanos y, posiblemente, medusas, algunos de los fósiles más típicos de la formación Apeleg (Bell y Suárez, 1997; Álvarez-Mena *et al.*, 2023, 2024; Álvarez-Mena, 2024).

Hacia finales del Cretácico Inferior (120-115 Ma) ocurrieron cambios en el régimen tectónico, que pasó de extensivo a compresivo (con choque de placas, como en la actualidad). Debido a lo anterior, se produjeron los primeros estadios del crecimiento (orogénesis) de la cordillera de los Andes (Benedetto, 2018) y el posterior cierre de la cuenca de Aysén. En los siguientes 100 Ma la cordillera continuó alzándose lentamente, proceso que se intensificó en el Mioceno (Benedetto, 2018).

A partir del Pleistoceno (hace 5 Ma) se desarrolló el más reciente período glacial, que en su máxima extensión cubrió casi toda la Patagonia chilena (Harrison, 2004). El avance y el retroceso de los hielos modelaron el relieve cordillerano de Aysén, excavando el paisaje y exponiendo capas de roca antigua que estaban enterradas, como las lutitas de la formación Katterfeld. Al finalizar la «época glacial», el paisaje quedó marcado por cientos de valles y lagos, entre los que se cuenta el lago Elizalde y el sitio del mismo nombre situado en su ribera.

# Un sitio fosilífero en medio del bosque patagónico

Durante el verano del año 2009 se llevó a cabo el proyecto «Contextualización paleoecológica y poblacional de los sitios con pinturas rupestres de la cuenca del río Aysén», dirigido por el arqueólogo Kemel Sade. Uno de los lugares visitados por los investigadores fue la ribera sur del lago Elizalde, unos 40 km al sur de Coyhaique. Allí, el paleontólogo de la expedición encontró un talud rocoso escondido bajo una barda de roca volcánica con una gran cantidad de fósiles de invertebrados marinos disgregados en el suelo. Se realizó un bosquejo del sitio, que fue designado provisionalmente como «LE-08».

El año 2023, el Museo Regional de Aysén organizó una nueva visita al sitio, con el objetivo de recolectar material fosilífero y efectuar una caracterización geológica. En cuanto a esto último, se estableció que la sucesión está compuesta principalmente de lutitas negras con capas discretas de arenisca intercaladas, asignándola a la formación Katterfeld, probablemente del Hauteriviano (Cortés *et al.*, 2023; Cortés, 2024). Respecto del material fosilífero, algunos especímenes estaban muy bien preservados, lo que permitía observar sus rasgos diagnósticos; otros, en cambio, apenas podían ser reconocidos. Esta diferencia se debe a la proximidad de un cuerpo de roca intrusiva, que causó la recristalización y obliteración de las estructuras originales de los fósiles cercanos al contacto, y probablemente también influyó en la buena preservación de los más lejanos al «endurecerlos».

En definitiva, la expedición colectó alrededor de 250 piezas fósiles, entre las cuales se identificaron braquiópodos, cefalópodos (amonites y belemnites), bivalvos y algunos restos de plantas, vertebrados y trazas. Tras ser sometido a procedimientos de conservación, el material fue ingresado a las colecciones de Paleontología de Invertebrados (MURAY.PI), Paleontología de Vertebrados (MURAY.PV), Paleobotánica (MURAY.PB) e Icnológica (MURAY.IC).

### Belemnites: coleoideos ancestrales

Dentro de los moluscos modernos, el grupo de los cefalópodos se distribuye en dos subclases: Nautiloidea, a la que pertenecen los nautilos, y Coleoidea, que agrupa a pulpos, calamares y sepias. La subclase Nautiloidea corresponde al linaje vivo más antiguo, con registros desde el Período Ordovícico ( $\approx$ 485 Ma), aunque hoy está representada solo por un puñado de especies restringidas a las aguas tropicales de Indonesia y el Sureste Asiático (Guerra, 2006). Por otro lado, algunos miembros de la subclase Coleoidea ya estaban bien representados en el Período Carbonífero ( $\approx$ 350 Ma), si bien se ha propuesto que pudieron originarse mucho antes (Ponder *et al.*, 2020).

Los belemnitidos se consideran coleoideos basales, siendo uno de los primeros que aparecen en el registro fósil (Hoffman y Stevens, 2020) desde el Triásico Superior de Japón (Iba *et al.*, 2012). Desde allí se diversificaron a Europa y luego, en el Jurásico Inferior (≈180 Ma), se volvieron un grupo cosmopolita (Doyle y Pirrie, 1999). La extinción de los belemnites llegó con el fin de la Era Mesozoica a finales del Cretácico (≈66 Ma).

Los belemnites (fig. 2) han sido interpretados como formas similares a los calamares modernos, lo cual se ha inferido a partir de ejemplares excepcionalmente bien preservados (p. e., Jenny *et al.*, 2019). Gracias a estos sabemos que poseían sacos de tinta, un manto, un pico bucal quitinoso, una rádula (lengua dentada) y, probablemente, aletas. Además, contaban con diez brazos, equipados con hileras de garfios o ganchos (en vez de ventosas), algunos de tamaños excepcionales (Klug *et al.*, 2024). Muchos ejemplares han sido registrados en rocas asociadas a ambientes costeros, aunque existen también registros asociados al mar abierto (Hoffman y Stevens, 2020).

Eran animales carnívoros, que obtenían su alimento a través de un nado activo o bien rebuscando en el fondo marino. Parecen haber ocupado una posición intermedia en la cadena trófica de los mares mesozoicos, pues algunos ejemplares bien preservados indican depredación sobre peces y crustáceos (Jenny *et al.*, 2019; Klug *et al.*, 2021), pero otras evidencias los señalan como parte de la dieta de animales de mayor talla; de hecho, se han encontrado belemnites perforados o aplastados por depredación e, incluso, grandes acumulaciones en el estómago de un tiburón jurásico hallado en Alemania (Hoffman y Stevens, 2020).



Figura 2. Anatomía y partes de un belemnite: vista ventral (arriba) y lateral (abajo). Ilustración de Marisol Toledo.

Si bien los cefalópodos más antiguos en el registro fósil (p. e., ortocerátidos y nautiloideos) tenían una concha externa y mineralizada, en los coleoideos existe una tendencia a la internalización y reducción de estas estructuras. En los calamares se conoce como «gladius» o «pluma» y está hecha de quitina, mientras que en las sepias adquiere el nombre de «jibión» y es de composición aragonítica (carbonato de calcio). El caso extremo lo representan los pulpos, que carecen de cualquier tipo de parte dura fuera del pico bucal quitinoso.

En los belemnites la concha interna está conformada por tres partes conectadas entre sí: (i) el proostraco, estructura de aragonito con forma de cuchara o paleta grande que se ubica dorsalmente, cubriendo buena parte del manto (tejido blando que secreta la concha); (ii) el fragmocono, cuerpo cónico también de aragonito, separado por paredes o septos que forman cámaras a través de las cuales pasa un sifúnculo (tubo); se inserta a través de la cavidad alveolar en (iii) el *rostrum*, estructura de calcita alargada y maciza, con una forma que va de cónica a lanceolada (Monks *et al.*, 1996). Debido a su mineralogía calcítica, el *rostrum* (fig. 3) presenta mayor resistencia a la erosión química y física que las partes aragoníticas. Por esta razón, es la estructura del belemnite que mejor se preserva en el registro fósil y constituye el elemento anatómico principal a la hora de distinguir a las especies del grupo (Stevens, 1965; Hoffman y Stevens, 2020).



Figura 3. Partes del *rostrum* figuradas: (a) línea apical y vista en sección, ejemplar n.º inv. MURAY.PI.285; (b) fragmocono con cámaras separadas por septos, n.º inv. MURAY.PI.285; (c) cavidad alveolar, n.º inv. MURAY.PI.293; (d) ápice mucronado, con una pequeña protuberancia central, n.º inv. MURAY.PI.277. Museo Regional de Aysén, Colección de Paleontología de Invertebrados. Fotografías de Juan Pablo Turén y Jorge Cortés.

En Chile, los registros de belemnites están concentrados en dos zonas: el Jurásico Medio de las regiones de Antofagasta y Atacama (Biese, 1961; Quinzio, 1987), y el Jurásico Superior-Cretácico Inferior de la Patagonia chilena en la provincia de Palena y las regiones de Aysén y Magallanes (Fuenzalida, 1965; Aguirre-Urreta y Suárez, 1985; Townsend, 1998; Stinnesbeck *et al.*, 2014).

# Los belemnites del lago Elizalde

El Museo Regional de Aysén cuenta con 154 belemnites provenientes del sitio Elizalde, que van desde pequeños fragmentos a *rostra* completos. Para este trabajo seleccionamos 10 ejemplares, sobre la base de dos criterios: que fuesen representativos de los distintos grupos y especies presentes en el sitio LE-08, y que se encontraran en buen estado de preservación, a fin de poder apreciar mejor sus rasgos morfológicos y mineralización. A continuación, presentamos su caracterización.

SISTEMÁTICA Subclase Coleoidea BATHER, 1988 Orden Belemnitida ZITTEL, 1895 Familia Belemnopseidae NAEF, 1922 Género *Parabelemnopsis* HOWLETT, 1989 *Parabelemnopsis madagascariensis* (BESAIRIE, 1930) (Figs. 4a-4c)

Material: Dos *rostra* completos (n.ºs inv. MURAY.PI.278 y MURAY.PI.279) y dos ejemplares fragmentarios independientes (n.ºs inv. MURAY.PI.293 y MURAY.PI.377).

Descripción: *Rostra* robustos y elongados, con un contorno cilíndrico a cilindrocónico y un perfil cilindrocónico y asimétrico, mientras que el ápice es subagudo. Las secciones transversales se observan comprimidas, con un grado de compresión que aumenta hacia la zona alveolar o anterior. El surco ventral es de origen alveolar estrecho, pero profundo anteriormente, y a partir de la mitad del largo empieza a perder profundidad y anchura, desapareciendo cerca del ápice. Algunos ejemplares poseen el fragmocono parcialmente conservado en la cavidad alveolar, y en el ejemplar n.º MURAY.PI.377 se puede observar el extremo de este, que indica una posición dorsal de la protoconcha.

Comentarios: Las tres especies de *Parabelemnopsis (P. madagascariensis, P. patagoniensis y P. casterasi)* comparten varios rasgos: principalmente, un surco ventral largo y estrecho, y las secciones comprimidas. *P. madagascariensis* se diferencia en que es típicamente más robusto, más cónico y con un surco más profundo.

Ocurrencia: *P. madagascariensis*, como su nombre lo sugiere, es una especie típica de Madagascar en el rango Titoniano-Valanginiano (Jurásico Superior-Cretácico Inferior). También ha sido reportada en el Berriasiano del sur de Argentina (Riccardi, 1977) y en el Valanginiano-Hauteriviano de la península Antártica (Howlett, 1989).

### *Parabelemnopsis patagoniensis* (FAVRE, 1908) (Figs. 4d-4f)

Material: Un *rostrum* completo (n.º inv. Muray.pi. 277) y dos incompletos (n.ºs inv. Muray.pi.285 y Muray.pi.292).

Descripción: *Rostrum* elongado y esbelto, con un contorno cilíndrico y un perfil cilindrocónico y asimétrico. El ápice es subredondeado, con secciones transversales comprimidas en todos los ejemplares, especialmente hacia la zona alveolar. El surco es de origen alveolar y posición ventral, estrecho y moderadamente profundo; se extiende hasta la zona apical y desaparece a unos 20 mm del ápice. Nuevamente, el fragmocono está parcialmente conservado en la cavidad alveolar de algunos ejemplares. El ejemplar n.º MURAY.PI.292 se encuentra recristalizado por la influencia térmica del cuerpo ígneo que yace sobre el sitio, de manera que varios rasgos de su morfología no son apreciables.



Figura 4. Belemnites del género *Parabelemnopsis*. (a-c) *Parabelemnopsis madagascariensis* (Besairie, 1930): (a) vista en contorno, n.º inv. MURAY.PI.278; (b) sección longitudinal, n.º inv. MURAY.PI.377; (c) vista en contorno, n.º inv. MURAY.PI.292. (d-f) *Parabelemnopsis patagoniensis* (Favre, 1908): (d) vista isométrica, n.º inv. MURAY.PI.285; (e) vista en contorno (izq.) y transversal (der.), donde se observa recristalización, n.º inv. MURAY.PI.292; (f) vista en contorno, n.º inv. MURAY.PI.277. Museo Regional de Aysén, Colección de Paleontología de Invertebrados. Fotografías de Juan Pablo Turén y Jorge Cortés.

Comentarios: Como ya mencionamos anteriormente, *Parabelemnopsis* patagoniensis se parece mucho a *P. madagascariensis* y, especialmente, a *P. casterasi*. Se diferencia del primero en ser más esbelto, con un surco menos profundo y un contorno cilíndrico, y del segundo, en que posee un ápice menos puntiagudo.



Figura 5. Belemnites de los géneros *Telobelemnopsis* e *Hibolites*: (a) *Telobelemnopsis* sp., vista en contorno, n.º inv. MURAY.PI.289; (b) *Hibolites antarctica* Willey, 1973, vista en contorno, n.º inv. MURAY.PI.282. Museo Regional de Aysén, Colección de Paleontología de Invertebrados. Fotografías de Juan Pablo Turén.

Ocurrencia: *Parabelemnopsis patagoniensis* es una especie emblemática de la Patagonia de Chile (regiones de Los Lagos, Aysén y Magallanes) y Argentina (provincias de Santa Cruz, Chubut y Neuquén) entre el Titoniano y el Hauteriviano. También existe un reporte de un ejemplar similar en el Berriasiano de la península de Crimea (Ippolitov *et al.*, 2015).

Género *Telobelemnopsis* HOWLETT, 1989 *Telobelemnopsis* sp. (Fig. 5a)

Material: Un *rostrum* completo (n.º inv. MURAY.PI.289).

Descripción: *Rostrum* esbelto y elongado, con un contorno subhastado y un perfil cilíndrico y asimétrico con ápice agudo. Las secciones transversales son circulares en la zona apical y en la troncal, pero comprimidas en la alveolar. El surco es estrecho y algo profundo en la zona alveolar, pero pierde profundidad rápidamente a partir del primer tercio, desapareciendo por completo en la zona troncal. Fragmocono parcialmente presente.

Comentarios: El género *Telobelemnopsis* se caracteriza principalmente por la forma cilíndrica o ligeramente hastada en el contorno y por su particular surco ventral, que es estrecho y profundo en la zona alveolar, donde nace, pero que en la zona troncal se vuelve ancho y somero o bien desaparece –cosa que ocurre en este caso–.

Ocurrencia: El género *Telobelemnopsis* solamente es conocido del Valanginiano-Hauteriviano de la isla Alexander, cercana a la península Antártica (Howlett, 1989).

Género *Hibolites* MAYER-EYMAR, 1883 *Hibolites antarctica* WILLEY, 1973 (Fig. 5b)

Material: Un *rostrum* completo (n.º inv. MURAY.PI.282).

Descripción: El *rostrum* es robusto, con un contorno subhastado y un perfil hastado y asimétrico. Cuenta con un ápice subredondeado, comprimido en sección transversal, con un grado mayor de compresión en la zona apical. El surco es ventral y nace en el alvéolo, donde es estrecho; hacia el ápice pierde profundidad gradualmente, desapareciendo hacia la mitad del largo total. El fragmocono está parcialmente conservado en la cavidad alveolar.

Comentarios: El género *Hibolites* se caracteriza principalmente por ser hastado (o subhastado) en ambas vistas (contorno y perfil) y por los surcos, típicamente cortos. La especie *Hibolites antarctica* tiene la característica distintiva de lucir comprimida en sus secciones transversales, a diferencia de otra especie coetánea, *H. belligerundi*, que suele tener, al menos, algunas secciones deprimidas.

Ocurrencia: *Hibolites antarctica* es una especie previamente conocida solo del Valanginiano-Hauteriviano de la isla Alexander, cercana a la península Antártica (Willey, 1973; Howlett, 1989).

Belemnopseidae indet.

(Fig. 6)

Material: Un ejemplar (*rostrum*) incompleto (n.º inv. MURAY.PI.326).

Descripción: Se trata de un fragmento de *rostrum*, correspondiente a parte de las zonas alveolar y troncal. Una porción considerable de este ejemplar se encuentra aplastada lateralmente, con los fragmentos de *rostrum* triturados. El extremo posterior, que forma parte de la zona troncal, es el único segmento que conserva una forma más cercana a la geometría usual. En él se puede observar una sección aparentemente circular, así como los indicios de un surco ventral, estrecho.

Comentarios: Debido al estado de preservación del ejemplar, solo se puede conjeturar una pertenencia a la familia Belemnopseidae, basada en el tipo de surco. La fragmentación del ejemplar (y la localización de este fraccionamiento) sugiere que pudo haber sido víctima de depredación por parte de algún organismo capaz de triturar conchas.

Ocurrencia: La familia Belemnopseidae está registrada desde el Jurásico Medio hasta el fin del Cretácico Inferior y tiene una extensa distribución en el antiguo continente de Gondwana.



Figura 6. Fragmento de Belemnopseidae indet. triturado, vista lateral (arriba) y vista en contorno (abajo). En la zona central del fragmento se advierte una depresión que sugiere la aplicación de fuerza. Museo Regional de Aysén, Colección de Paleontología de Invertebrados, n.º inv. MURAY.PI.326. Fotografías de Juan Pablo Turén.

# La fauna acompañante

Además de belemnites, la colección fosilífera del sitio Elizalde en el Museo Regional de Aysén contiene restos de varios tipos de invertebrados, como amonites (un grupo de cefalópodos caracterizados por su concha externa usualmente espiralada; fig. 7), bivalvos (clase que incluye a ostiones, choritos y almejas) y braquiópodos (semejantes a los bivalvos, pero no emparentados). Además, se encontraron algunos restos asociados a vertebrados y plantas, así como un par de fósiles de afinidad incierta.



Figura 7. Anatomía y partes de un amonite, vista lateral. Ilustración de Jorge Cortés.

A continuación, presentamos la caracterización de la fauna acompañante seleccionada.

Subclase Ammonoidea ZITTEL, 1884 Orden Ammonitida HYATT, 1889 Familia Neocomitidae SALFELD, 1921 Género *Favrella* DOUVILLÉ, 1909 *Favrella* cf. *americana* (FAVRE, 1908) (Fig. 8a)

Material: Un fragmento de vuelta (n.º inv. MURAY.PI.405).

Descripción: Fragmento incompleto de la última vuelta de un amonite aparentemente evoluto. Comprende una sección de la vuelta suboval, con flancos convexos hacia un vientre redondeado y ligeramente agudo. Su ancho máximo se ubica a la altura del flanco bajo a medio y presenta un borde umbilical redondeado y abrupto. Las costillas nacen en el borde umbilical, son moderadamente densas, con un espaciado irregular, delgadas y algo redondeadas. Inicialmente se proyectan notablemente hacia el frente, hasta el flanco inferior, donde se curvan ligeramente aun con una proyección anterior, si bien mucho más suave. Luego, en el flanco superior se proyectan nuevamente hacia el frente de manera marcada en una curva amplia, para terminar en el vientre, casi uniéndose.

Comentarios: El desgaste que presenta el vientre del amonite hace difícil identificar si las costillas se unen realmente en este punto, lo que es un rasgo característico de la especie.

De acuerdo con Riccardi (1970), en los amonites «la definición de la edad de las especies patagónicas es problemática por el momento debido a que no se conocen los niveles de procedencia del material tipo de Favre (1908)». A pesar de esto, se asigna a *Favrella americana* una edad Hauteriviana media a superior.

Ocurrencia: *Favrella americana* es una especie endémica del Hauteriviano de la cuenca Austral de la Patagonia.

#### Favrella wilckensi (FAVRE, 1908)

(Figs. 8b-8d)

Material: Tres fragmentos de vuelta (n.ºs inv. muray.pi.247, muray.pi.407 y muray.pi.420).

Descripción: Evoluto, con una sección de la vuelta subtriangular a subovalada con los flancos rectos o ligeramente convexos hacia un vientre arqueado y levemente redondeado. El ancho máximo está ubicado en el borde umbilical, que es redondeado y suave. La ornamentación consiste en costillas de densidad poco regular, fuertes pero delgadas, que nacen en el borde umbilical, donde se proyectan anteriormente de manera breve hasta el flanco inferior, a partir de donde se vuelven rectas (ortolineadas) o bien se curvan ligeramente hacia el posterior. En el flanco superior este comportamiento cambia súbitamente, se curvan y proyectan fuertemente hacia adelante hasta unirse en el vientre, donde forman una curva redondeada que en algunas costillas parece engrosarse en la unión. No se observan costillas bifurcadas, aunque algunas costillas intercalares son débilmente apreciables.

Comentarios: La especie *Favrella wilckensi* se define por la presencia de costillas falcoides e intercalares. En la cuenca Austral se asigna a una biozona propia correspondiente al Hauteriviano Tardío (Riccardi, 1988; Aguirre-Urreta *et al.*, 2007).

Ocurrencia: *Favrella wilckensi* se asocia al Hauteriviano de la cuenca Austral de la Patagonia, aunque ha sido reportada en la península Antártica (Thomson y Farquharson, 1984).



Figura 8. Amonites del sitio Elizalde. (a) *Favrella* cf. *americana* (Favre, 1908), ¿fragmento de la última vuelta?, vista de perfil, n.º inv. MURAY.PI.405. (b-d) *Favrella wilckensi* (Favre, 1908): (b) fragmento de la última vuelta, vista de perfil, n.º inv. MURAY.PI.247; (c) fragmento de la última vuelta, vista de perfil, n.º inv. MURAY.PI.247; (c) fragmento de la última vuelta, vista de perfil, n.º inv. MURAY.PI.247; (c) fragmento de la última vuelta, vista de perfil, n.º inv. MURAY.PI.240; (d) fragmento de la última vuelta, vista isométrica, n.º inv. MURAY.PI.407. (e) *Favrella* sp., fragmento incrustado en la roca vista en contorno, n.º inv. MURAY.PI.452. (f) Ammonitida indet., fragmento reconocible por la línea de sutura impresa en la roca, presenta mineralización de pirita, n.º inv. MURAY.PI.444. Museo Regional de Aysén, Colección de Paleontología de Invertebrados. Fotografías de Juan Pablo Turén.

#### Favrella sp.

(Fig. 8e)

Material: Un amonite parcialmente preservado en una concreción septaria (n.º inv. MURAY.PI.452).

Descripción: Amonite parcialmente recristalizado, casi completo y evoluto, con la sección de la vuelta no visible; el ancho máximo se encuentra aparentemente en el flanco medio. Las costillas se presentan regularmente espaciadas, conspicuas y rectirradiadas a levemente prorsirradiadas desde su nacimiento en el borde umbilical hasta el flanco superior; allí se curvan fuertemente y proyectan hacia adelante, dejando de ser observables por estar cubiertas de roca. En varios puntos se encuentran acumulaciones de calcita producto de la recristalización y capas de pirita.

Comentarios: Por encontrarse parcialmente inserto en la roca, no se pueden observar algunos rasgos útiles para la determinación de especie. Así y todo, las costillas falcoides permiten asignarlo cómodamente al género *Favrella*.

Ocurrencia: El género *Favrella* se halla comúnmente en la cuenca Austral de la Patagonia durante el Cretácico Inferior, pero también está presente en Perú y Colombia.

Ammonitida indet.

(Fig. 8f)

Material: Fragmentos de amonite mal preservado dentro de una concreción septaria (con vetas de mineral calcítico) (n.º inv. MURAY.PI.444).

Descripción: Consiste en una serie de impresiones a modo de molde externo, sobre la cual se desarrolla una película mineralizada de pirita (FeS<sub>2</sub>, sulfuro de hierro). Gracias a esta es posible distinguir la línea de sutura de un amonite.

Comentarios: La piritización es un fenómeno recurrente en fósiles, bastante llamativo por su belleza y de gran interés científico, pues proporciona información geoquímica útil para comprender los procesos que moldearon el sitio. Se ha observado en ejemplares del lago Elizalde con mayor frecuencia que en los de otros sitios cercanos a Coyhaique.

Clase Bivalvia LINNAEUS, 1758 Orden Pectinida GRAY, 1854 Familia Entoliidae TEPPNER, 1922 Género *Entolium* MEEK, 1865 *Entolium* cf. *argentinum* (STANTON, 1901) (Fig. 9a)

Material: Un molde interno (n.º inv. MURAY.PI.454).

Descripción: Molde interno de la valva izquierda que evidencia un espécimen equilateral, aplanado y con forma suboval a subcircular. El umbo es triangular y moderadamente puntiagudo. Los márgenes dorsales son rectos, y los ventrales, redondeados. Debido a una preservación deficiente, solo se observan líneas de crecimiento finas. Comentarios: La muestra comparte bastantes rasgos con *Entolium argentinum* (Stanton), como la forma suboval y márgenes dorsales rectos. Sin embargo, difiere tanto del material de Stanton (1901) como del recolectado y descrito por Riccardi (1977) en el tope de la formación Springhill en que presenta un umbo considerablemente más corto en comparación con el margen ventral redondeado.

Ocurrencia: *Entolium argentinum* es una especie conocida del Cretácico Inferior de la Región de Aysén y las provincias del Chubut y Santa Cruz (Argentina).

Filo Brachiopoda DUMÉRIL, 1806 Clase Lingulata GORJANSKY & POPOV, 1985 Orden Lingulida WAAGEN, 1885 Familia Discinidae GRAY, 1840 Género *Discinisca* DALL, 1871 *Discinisca* cf. *variabilis* THOMSON, 1971 (Fig. 9b)

Material: Una valva dorsal (n.º inv. MURAY.PI. 457).

Descripción: Valva con forma general cónica y un ápice subcentral y puntiagudo, de margen redondo excepto por el flanco posterior derecho, que está truncado. La valva es asimétrica en perfil, y el ápice se encuentra desplazado hacia el dorso. La ornamentación consiste en líneas de crecimiento delgadas y densas.

Comentarios: Se trata de una especie con gran variabilidad morfológica, de acuerdo con el propio Thompson (1971). La forma aquí discutida es especialmente similar a las de perfil alto, KG.1.743 y KG.103.78.

Ocurrencia: *Discinisca variabilis* es una especie conocida del Aptiano de la isla Alexander, península Antártica.

Vertebrata? indet.

(Fig. 9c)

Material: Varios segmentos tabulares parcialmente insertos en una roca (n.º inv. MURAY.PV.2007).

Descripción: Fósil tabular inserto en la roca de aproximadamente 180 mm de largo por 30 mm de ancho. Se encuentra segmentado de manera irregular, con 12 segmentos que se engrosan en el límite entre cada uno. En el espacio entre estos se observa una leve mineralización de pirita.

Comentarios: Si bien la forma de este fósil segmentado recuerda la de secciones vertebrales, falta material más completo para poder determinar con precisión a qué grupo pertenece.



Figura 9. Otros fósiles del sitio Elizalde: (a) *Entolium cf. argentinum* (Stanton, 1901), molde interno de la valva izquierda, n.º inv. MURAY.PI.454; (b) *Discinisca* cf. *variabilis* Thomson, 1971, valva dorsal, n.º inv. MURAY.PI.457; (c) vertebrata indet., fósil segmentado, aparentemente correspondiente a una sección vertebral, n.º inv. MURAY.PV.2007; (d) Plantae indet., probablemente un fragmento de planta, n.º inv. MURAY.PB.1001; (e) fósil indeterminado, probablemente un *rostrum* de belemnotéutido, n.º inv. MURAY.PI.461. Museo Regional de Aysén. Fotografías de Juan Pablo Turén.

Plantae? indet.

#### (Fig. 9d)

Material: Un trozo de madera tabular (n.º inv. MURAY.PB.1001).

Descripción: Fragmento tabular, delgado, de aproximadamente 70 mm de largo por 55 mm de ancho. Longitudinalmente estriado, con numerosas venillas de cuarzo que lo atraviesan a lo ancho de manera irregular.

Comentarios: Esta pieza se asigna de manera tentativa al reino Plantae. De confirmarse lo anterior, revestiría interés para el estudio de la flora continental durante este Período y para evaluar la relación con otras cuencas que aportaron material terrestre al mar interior.

indet.

(Fig. 9e)

Material: Dos ejemplares (n.º inv. MURAY.PI.460 y MURAY.PI.461).

Descripción: Fragmentos pequeños de forma triangular alargada y aplanada. Se encuentran huecos y rellenos por sedimento (lutita), y sus paredes son cristalinas, probablemente de mineral de calcita. El más grande (n.º MURAY.PI.461) posee una incisión o hendidura en uno de sus lados anchos, lo que le da una forma de «V» amplia visto en sección.

Comentarios: El material aquí descrito es similar a otros ejemplares alojados en el Museo provenientes de afloramientos de lutitas negras cercanos a Coyhaique, lo que indica una distribución amplia en la formación Katterfeld. Probablemente se trate de un molusco, dada la aparente naturaleza calcítica de los ejemplares. Los belemnotéutidos –un grupo de cefalópodos emparentado con los belemnites– poseían *rostra* pequeños y huecos que podrían coincidir con la morfología de los ejemplares aquí descritos (Doyle y Shakides, 2004). La identidad de estos fósiles permanece por ahora en el misterio, a la espera de más ejemplares y de una investigación exhaustiva.

### Discusión y conclusiones

### ¿Belemnites de origen africano en Aysén?

El presente estudio del material del sitio Elizalde es el primero en identificar *Telobelemnopsis* e *Hibolithes antarctica* en Sudamérica; también confirma la presencia en el sur de Chile de *Parabelemnopsis madagascariensis* (Cortés *et al.*, 2023). Estos géneros y especies pertenecen a la familia Belemnopseidae, que dominó los mares de Gondwana y Europa mediterránea durante buena parte del Jurásico. Su presencia fue tan extensiva que durante el Jurásico Superior los océanos del mundo se pueden dividir en dos reinos paleobiogeográficos, según la distribución de belemnites y otros grupos afines: el reino Tetiano, dominado por Belemnopseidae, y el reino Boreal –que comprende lo que hoy es Rusia, Europa del norte, Japón y Norteamérica–, dominado por la familia Cylindroteuthididae (Doyle y Howlett, 1989).

Dentro de la familia Belemnopseidae, el género *Belemnopsis* es uno de los más comunes. Su registro más antiguo viene del Jurásico Medio del Mediterráneo europeo (Mutterlose, 1992). Durante el Jurásico Medio y Superior fue migrando lentamente hacia el sur a través del océano Tetis, alcanzando África oriental, Madagascar, India, Indonesia, Australia y Nueva Zelanda, entre otros (Doyle y Howlett, 1989; Doyle y Pirrie, 1999). A fines del Jurásico se registran *Belemnopsis* tanto en la Antártica como en el sur de Sudamérica (Doyle y Howlett, 1989; Vennari *et al.*, 2023). Esta expansión resultó en la aparición a lo largo de Gondwana de varios grupos de *Belemnopsis*, que evolucionaron en aislamiento geográfico generando endemismo (Mutterlose, 1992). Durante la fragmentación de Gondwana, en el Cretácico Inferior, se abrió un corredor marino –el corredor de Mozambique– que conectó Sudamérica, Antártica y África, el cual se convertiría posteriormente en el Atlántico sur (Benedetto, 2018). Este corredor permitió que los belemnites del género *Parabelemnopsis*, originados en las costas de Madagascar y, hasta entonces, endémicos de África (Doyle y Howlett, 1989), pudieran migrar a los mares de la Patagonia y de la Antártica, volviéndose mucho más comunes en la región (fig. 10). Por su parte, *Telobelemnopsis*, que se originó a partir de estas migraciones africanas, habría surgido en la Antártica alrededor del límite Valanginiano-Hauteriviano (≈137 Ma) (Doyle y Howlett, 1989). Los últimos representantes de este grupo serían los encontrados en el sitio Elizalde en Aysén.



Figura 10. Mapa paleobiogeográfico de Gondwana durante el Hauteriviano (≈130 Ma). Se observa la ruptura en los continentes actuales y la apertura del corredor de Mozambique, que ejerce una influencia muy fuerte sobre América del Sur y la Antártida occidental. Elaboración propia.

*Hibolites antarctica*, en tanto, está emparentada con *H. belligerundi*, también de Antártica. Sus afinidades fuera de la región son inciertas, aunque ha sido comparada con especies neozelandesas (Willey, 1973; Howlett, 1989). Por el momento, parece ser endémica de la región patagona-antártica. Mutterlose (1992) propuso que en el Cretácico Inferior habría existido una región paleobiogeográfica mixta con elementos africanos, sudamericanos y antárticos, la que denominó «provincia Etíope-Antártica». La cuenca de Aysén entraría dentro de esta provincia. Los belemnites del sitio Elizalde muestran una fuerte influencia africana/antártica, aunque es posible que algunos pudieran ser propios del lugar (p. e., *Telobelemnopsis* sp.).

En cuanto a otras faunas del sitio, los amonites del género *Favrella* son comunes en la Patagonia, aunque han sido registrados en Colombia y Perú (Riccardi, 1970). Los bivalvos del grupo de las trigonias y las ostras, bien representados en otros sitios de la formación Katterfeld, sugieren afinidades con Sudáfrica (Reyes, 1970; Townsend, 1998), mientras que el braquiópo-do *Discinisca variabilis* se encuentra en la península Antártica (Thomson, 1971).

La correspondencia de linajes con afinidad antártica, sudamericana y africana sugiere que el incipiente Atlántico fue la vía de dispersión para belemnites que en otras zonas del mundo –como Europa y el océano Tetis– ya habían desaparecido. Hasta ahora, el lago Elizalde representa uno de los últimos lugares con presencia del linaje de *Belemnopsis*, que poco después desaparecería completamente.

### El ambiente marino en el sitio Elizalde

El origen de los grandes volúmenes de lutitas negras alrededor de Coyhaique puede ser atribuido a una importante depositación hemipelágica, donde el material fino en suspensión cayó de manera profusa al fondo marino (Stow y Smilie, 2020). Esta decantación lenta pero continua es conocida como «nieve marina». Dado el pequeño tamaño de las partículas, la depositación ocurre cuando la energía del sistema es baja, situación contraria a los procesos dispersivos o erosivos (Stow y Smilie, 2020). El resultado es un fondo lodoso y blando, que se diferencia de las capas de agua más superficiales debido a un proceso denominado «estratificación de la columna», por medio del cual se generan diferentes propiedades de salinidad, temperatura y oxigenación a lo largo del eje vertical (Li *et al.*, 2020): aguas más cálidas y con mayor concentración de oxígeno en los niveles superiores, y temperaturas más bajas y condiciones reductoras hacia el fondo.

Un estudio geoquímico realizado en belemnites registrados en la vecina cuenca Austral (comparable con la de Aysén) arrojó que, efectivamente, el ambiente habría sido bien oxigenado en la columna de agua, pero anóxico en el fondo (Gómez-Dacal *et al.*, 2019), condiciones que pueden extrapolarse al sitio Elizalde. Hoy en día, mares interiores como el mar Negro, al igual que canales y fiordos patagónicos (p. e., fiordo Puyuhuapi, Schneider *et al.*, 2017), presentan también estas características.

Suponiendo que los belemnites habrían tenido requerimientos similares a los de los calamares modernos (Hoffman y Stevens, 2020), los cuales no toleran bien la ausencia de oxígeno (Zielinski *et al.*, 2000), entonces es posible conjeturar que los del lago Elizalde habrían ocupado preferentemente las capas superiores de la columna de agua. Ahora bien, ello no necesariamente habría impedido que incursionaran ocasionalmente a niveles inferiores en busca de alimento (fig. 11).



Figura 11. Paleorreconstrucción del ambiente marino en el sitio Elizalde durante el Cretácico Inferior (≈130 Ma). La fauna más representativa se compone de belemnites de los géneros *Parabelemnopsis* e *Hibolites*, amonites y poliquetos (gusanos marinos tubícolas). En el fondo, los cadáveres yacen sobre el sedimento blando y poco oxigenado, mientras que la «nieve marina» –partículas orgánicas que caen copiosamente desde la superficie– cubren los restos. A lo largo de millones de años, las sucesivas capas de fango y los restos de los animales allí enterrados irán formando los estratos negruzcos y fosilíferos de la formación Katterfeld. Fuente: Leonardo Pérez y Jorge Cortés. Ilustración de Edgardo Contreras de la Cruz.

# Belemnites y el patrimonio paleontológico de Aysén

Gracias al material proveniente del sitio Elizalde, la colección de belemnites del Museo de Regional de Aysén es actualmente una de las más completas

del Cono Sur, lo que ubica a la región en una situación de privilegio para el estudio de estos organismos. Los belemnites representan una excelente fuente de información en diversos ámbitos científicos: proporcionan evidencia geoquímica que puede ser utilizada para reconstruir el clima del pasado, y su alta capacidad migratoria los convierte en un buen modelo paleobiogeográfico para comprender cuáles fueron las vías de dispersión durante la fragmentación de Gondwana.

Aunque el estudio de los belemnites está progresando, la mayoría de los grupos que les acompañan (amonites, nautiloideos, serpúlidos, braquiópodos y posibles vertebrados) siguen a la espera de una revisión exhaustiva que permita completar el panorama paleoecológico. Es importante, por tanto, que el Museo Regional de Aysén siga avanzando en las labores de exploración, estudio y conservación que lleva a cabo. Así será posible, en conjunto con la comunidad local, reconocer a estas criaturas fósiles como parte del patrimonio paleontológico aysenino, potenciando con ello la identidad regional y el interés por la conservación de las áreas donde se encuentran.

# Agradecimientos

Agradezco al equipo de Bajo la Lupa por darme la oportunidad de hacer esta investigación y así poder dar valor a una pequeña parte de la paleontología de la Región de Aysén. También agradezco al personal del Museo Regional de Aysén, quienes no tuvieron más que buena disposición durante mi estadía. Entre ellos, agradezco especialmente a Leonardo Pérez, curador del Museo, que me dio importante retroalimentación durante la investigación; a Juan Pablo Varela, conservador, que me facilitó el acceso al material de estudio; y a Benjamín Pérez, quien me asistió para mover materiales y montar el espacio para tomar fotografías. Finalmente, agradezco al director del Museo, Gustavo Saldivia, por apoyar este tipo de investigaciones.

# Referencias

- Aguirre-Urreta, B. y Suárez, M. (1985). Belemnites de una secuencia turbidítica volcanoclástica de la Formación Yahgan, Titoniano-Cretácico Inferior del extremo sur de Chile. En *Congreso Geológico Chileno N.º 4* (pp. 1-16). Antofagasta, Chile.
- Aguirre-Urreta, B., Suárez, M., De la Cruz, R. y Ramos, V. (2007). Ammonoids (Crioceratitinae, Hauterivian) from the Austral Basin, Chile.

*Ameghiniana*, 44(2), 387-397. https://www.ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/view/655

- Álvarez-Mena, K. D., Pérez-Barría, L., Rivas, H. y Varela, J. P. (2023). Cerro Mirador, Ńirehuao: un *hotspot* de icnología marina en el Cretácico Inferior de la formación Apeleg (Aysén, Chile). En *XVIII Reunión Argentina de Sedimentología y IX Congreso Latinoamericano de Sedimentología* (p. 205). La Plata, Argentina.
- Álvarez-Mena, K. D. (2024). Icnología de la formación Apeleg en el área de Nirehuao-Baño Nuevo (Región de Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo): Taxonomía, implicaciones estratigráficas y paleoambientales [memoria de título no publicada]. Universidad de Concepción.
- Álvarez-Mena, K. D., Pérez-Barría, L., Rivas, H., Varela, J. P., Zambrano, P. y Asenjo, C. (2024). A look at the Lower Cretaceous coast in Cerro Mirador (Aysén, Chile): what the fossil traces of the Apeleg Formation tell us in a delta transition. En *III Congreso Chileno de Paleontología* (p. 87). Copiapó-Caldera, Chile.
- Bell, C. M. y Suárez, M. (1997). The Lower Cretaceous Apeleg Formation of the Aisén basin, Southern Chile. Tidal sandbars deposits of an epicontinental sea. *Revista Geológica de Chile*, 24(2), 203-225. http://www. andeangeology.cl/index.php/revista1/article/view/V24n2-a05
- Benedetto, J. L. (2018). *El continente de Gondwana a través del tiempo: Una introducción a la Geología Histórica* (3ª ed). Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina.
- Biese, W. (1961). *El Jurásico de Cerritos Bayos*. Instituto de Geología de la Universidad de Chile.
- Bobe, R., Püschel, T., Kay, R., Bostelmann, J. E., Alloway, B., Buldrini, K. E., Carrasco, G., Encinas, A., Folguera, A., Pérez-Barría, L. y Tejedor, M. (2022). Primates del Mioceno de río Cisnes, Región de Aysén, Chile. En *II Congreso Chileno de Paleontología* (p. 21). San Vicente de Tagua-Tagua, Chile.
- Bruce, Z. R. V. (2001). Mesozoic Geology of the Puerto Ingeniero Ibáñez área, 46° South, Chilean Patagonia [tesis de doctorado no publicada]. Canterbury University.
- Brüggen, J. (1935). Informe geológico sobre la región del canal de Ofqui. *Boletín del Departamento de Minas y Petróleo, 52.*
- Cortés, J., Pérez-Barría, L., Rivas, H. y Varela, J. P. (2023). Belemnites y otras faunas de nuevo sitio para la formación Katterfeld en lago Elizalde (Cretácico Inferior, Chile). En *XVIII Reunión Argentina de Sedimentología y IX Congreso Latinoamericano de Sedimentología* (p. 240). La Plata, Argentina.

- Cortés, J. (2024). Belemnites y fauna asociada de la formación Katterfeld (Cretácico Inferior) al sur del lago Elizalde, Región de Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo, Chile [memoria de título no publicada]. Universidad de Concepción.
- 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 Company.
- De la Cruz, R., Suárez, M., Belmar, M., Quiroz, D. y Bell, M. (2003). *Geología del área Coihaique-Balmaceda, Región de Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo* [mapa]. Carta Geológica de Chile, Serie Básica n.º 80. Servicio Nacional de Geología y Minería.
- Doyle, P. y Howlett, P. J. (1989). Antarctic belemnite biogeography and the break-up of Gondwana. *Geological Society, London, Special Publications*, 47(1), 167-182.
- Doyle, P. y Pirrie, D. (1999). Belemnite distribution patterns. En F. Olóriz y F. J. Rodríguez-Tovar (eds.), Advancing research on living and fossil cephalopods (pp. 413-436). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4837-9\_29
- Doyle, P. y Shakides, E. V. (2004). The Jurassic belemnite suborder Belemnotheutina. *Palaeontology*, 47(4), 983-998. http://doi.org/10.1111/j.0031-0239.2004.00395.x
- Fang, Z. J., Boucot, A., Covacevich, V. y Herve, F. (1998). Discovery of late Triassic fossils in the Chonos Metamorphic Complex, southern Chile. *Revista Geológica de Chile*, 25(2), 165-173.
- Favre, F. (1908). Die Ammoniten der unteren Kreide Patagoniens. *Neus Jahrbuch für Minieralogie, Geologie und Pälaointolgie, 25*, 601-647.
- Flynn, J. J., Novacek, M. J., Dodson, H. E., Frassineti, D., McKenna, M. C. Norell, M. A., Sears, K. E., Swisher III, C. C. y Wyss, A. R. (2002).
  A new fossil mammal assemblage from southern Chilean Andes: implications for geology, geochronology and tectonics. *Journal of South American Earth Sciences*, 15(3), 285-302.
- Fuenzalida, H. (1935). Observaciones geológicas del territorio del Aysén. Boletín del Museo de Historia Natural de Chile, 14, 31-49. https://boletinmnhn.cl/index.php/ojs/article/view/747/783
- Fuenzalida, P. R. (1965). Reconocimiento geológico de Alto Palena (Chiloé continental). Anales de la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile, 22(22-23), 95-158.
- Fuenzalida, R. y Martínez, P. (1970). El Terciario de la isla Ipún. *Publicaciones del Instituto de Investigaciones Geológicas*, 26, 41-51.

- Gianni, G. M., Navarrete, C., Echaurren, A., Marianela, D., Butler, K. L., Horton, B. K., Encinas, A. y Folguera, A. (2020). Northward propagation of Andean genesis: Insights from Early Cretaceous synorogenic deposits in the Aysén-Río Mayo Basin. *Gondwana Research*, 77, 238-259. https:// doi.org/10.1016/j.gr.2019.07.014
- Gómez-Dacal, A. R., Richiano, S. R., Gómez Peral, L. E., Spalleti, L. A., Sial, A. N. y Poiré. D. G. (2019). Evidence of warm seas in high latitudes of southern South America during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research*, 95, 8-20. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.10.021
- Guerra, A. (2006). Estrategias evolutivas de los cefalópodos. *Investigación y Ciencia*, *355*, 50-59.
- Harrison, S. (2004). The Pleistocene glaciations of Chile. *Developments in Quaternary Sciences*, *2*, 89-103. https://doi.org/10.1016/S1571-0866(04)80115-5
- Heim, A. (1940). Geological observations in the Patagonian Cordillera. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, *33*, 25-59.
- Hoffman, R. y Stevens, K. (2020). The paleobiology of belemnites foundation for the interpretation of rostrum geochemistry. *Biological Reviews*, 95(1), 94-123. https://doi.org/10.1111/brv.12557
- Howlett, P. J. (1989). Late Jurassic-Early Cretaceous cephalopods of eastern Alexander Island, Antarctica. *Specials Papers in Palaeontology*, 41. The Palaeontological Association London.
- Iba, Y., Sano S., Mutterlose, J. y Kondo Y. (2012). Belemnites originated in the Triassic—A new look at an old group. *Geology, 40*(10), 911-914. https://doi.org/10.1130/G33402.1
- Ippolitov, A. P., Desai, B. y Arkadev, V. V. (2015). First find of *Parabelemnopsis*, the alien belemnite from the southern hemisphere, in the upper Berriasian of Central Crimea. En *The International Scientific Conference on the Jurassic/Cretaceous boundary* (pp. 52-59). Samara, Rusia.
- Jenny, D., Fuchs, D., Arkhipkin, A. I., Hauff, R. B., Fritschi, B. y Klug. C. (2019). Predatory behaviour and taphonomy of a Jurassic belemnoid coleoid (Diplobelida, Cephalopoda). *Scientific Reports*, 9(1), 7944. https://doi.org/10.1038/s41598-019-44260-w
- Katz, H. R. (1962). Nuevos antecedentes sobre la geología de Aysén. *Revista Minerales*, *78*, 29-37.
- Klug, C., Schweigert, G., Hoffman, R., Fuchs, D., Pohle, A., Weis, R. y De Baets, K. (2024). Anatomy and size of *Megateuthis*, the largest belemnite. *Swiss Journal of Palaeontology*, 143(23), 19. https://doi.org/10.1186/ s13358-024-00320-x

- Klug, C., Schweigert, G., Hoffman, R., Weis, R. y De Baets, K. (2021). Fossilized leftovers falls as sources of palaeoecological data: a 'pabulite' comprising a crustacean, a belemnite and a vertebrate from the Early Jurassic Posidonia Shale. *Swiss Journal of Palaeontology*, 140, 10. https:// doi.org/10.1186/s13358-021-00225-z
- Li, G., Cheng, L., Zhu, J., Trenberth, K. E., Mann, M. E. y Abraham, J. P. (2020). Increasing ocean stratification over the past half-century. *Nature Climate Change*, *10*, 1116-1123. https://doi.org/10.1038/s41558-020-00918-2
- Marshall, L. G. (2002). Fossil marsupialia from the type Friasian Land Mammal Age (Miocene), Alto Rio Cisnes, Aisen, Chile. *Andean Geology*, *17*(1), 19-55.
- McGrath, A. J., Chick, J., Croft, D. A., Dodson, H. E., Flynn, J. J. y Wyss, A. R. (2022). Cavioids, chinchilloids and erethizontoids (Hystricognathi, Rodentia, Mammalia) of the Early Miocen Pampa Castillo fauna, Chile. *American Museum Novitates, 2022.*
- Miller, H. y Sprechmann, P. (1978). Eine devonische Faunula aus dem Chonos-Archipel, Región Aisén, Chile und Ihre stratigraphische Bedeutung. *Geologisches Jahrbuch, Reihe B*, pp. 37-45.
- Monks, N., Hardwick, D. y Gale, A. S. (1996). The function of the belemnite guard. *Paläontologische Zeitschrift*, 70(3-4), 425-431. https://doi. org/10.1007/bf02988082
- Mutterlose, J. (1992). Early Cretaceous belemnites from the east Indian Ocean and their paleobiogeographic implications. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, 123,* 443-450.
- Nielsen, S. N. y Ampuero, F. A. (2020). The lower Miocene Mitridae (Gastropoda) of Chile. *Ameghiniana*, *57*(3), 255-265.
- Nielsen, S. N. y Frassinetti, D. (2008). *Ipunina*, a new genus perhaps of Litiopidae (lower Caenogastropoda), from the Neogene of southern Chile. *Journal of Molluscan Studies*, 74, 253-257.
- Niemeyer, H., Skarmeta, J., Fuenzalida, R. y Espinosa, W. (1984). *Hojas península de Taitao y Puerto Aisén, Región de Aisén del General Carlos Ibáñez del Campo* [mapa]. Carta Geológica de Chile, n.º 060-61. Servicio Nacional de Geología y Minería.
- Novas, F. E., Agnolín, F. L., Lio, G., Rozadilla, S., Suárez, M., De la Cruz, R., De Souza Carvalho, I., Rubilar-Rogers, D. e Isasi, M. P. (2021). New transitional fossil from Late Jurassic of Chile sheds light on the origin of modern crocodiles. *Scientific Reports*, 11(1), 14960. https:// doi.org/10.1038/s41598-021-93994-z

- Novas, F. E., Salgado, L., Suárez, M., Agnolín, F. L., Ezcurra, M. D., Chimento, N. R., De la Cruz, R., Isasi, M. P., Vargas, A. O. y Rubilar-Rogers, D. (2015). An enigmatic plant-eating theropod from the Late Jurassic period of Chile. *Nature*, *522*, 331-334. https://doi.org/10.1038/nature14307
- Ortiz, A. y Vergara, M. (1979). *Diagnóstico del conocimiento de geología y minería. Perspectivas de desarrollo de los recursos de la XI Región.* Instituto Nacional de Investigación de Recursos Naturales-Corfo.
- Ortiz, H. (2022). La Colección Histórica del Museo Regional de Aysén y su vínculo con la identidad local. Proyecto Bajo la Lupa, Subdirección de Investigación, Servicio Nacional del Patrimonio Cultural. https://www.museoregionalaysen.gob.cl/publicaciones/la-coleccion-historica-de-pa-leontologia-del-museo-regional-de-aysen-y-su-vinculo-con
- Pérez-Barría, L. (2020). *Los Solemyidae y Nuculidae (Bivalvia, Protobranchia) del Mioceno en la costa pacífica de Chile* [tesis de magíster no publicada]. Universidad Austral de Chile.
- Pérez-Barría, L., Bostelmann, E., Varela, J. P., Aldunate, J. y Heinsen, M. (2021a). Museo Regional de Aysén (45° S, Coyhaique): Un nuevo repositorio oficial de paleontología en la zona austral de Chile. En *XII Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina* (p. 38). Buenos Aires, Argentina.
- Pérez-Barría, L., Cea, P., Avendaño, C., Soto, I., Guajardo., Saldivia, P. y Varela, J. P. (2022). Redescubriendo el «bosque fósil de cerro Rosado» (Región de Aysén, Chile). En *II Congreso Chileno de Paleontología* (p. 127). San Vicente de Tagua-Tagua, Chile.
- Pérez-Barría, L. y Nielsen S. N. (2016). El género *Limopsis* Sassi, 1827 (Bivalvia: Arcida) en el Mioceno de Chile. En *V Simposio de Paleontología en Chile* (p. 153). Concepción, Chile.
- Pérez-Barría, L., Ortiz, H., O'Kuinghttons, J. y Varela, J. (2021b). First report of stromatolites over a nunatak from the Southern Patagonian Ice Field (Aysén, Chile). *En XII Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina* (p. 66). Buenos Aires, Argentina.
- Pérez-Barría, L. y Varela, J. P. (2024). Museo Regional de Aysén: un nuevo repositorio oficial y centro de investigación para la zoología de la zona austral de Chile. En *1er Congreso Chileno de Zoología* (p. 410). Talca, Chile.
- Poblete-Huanca, A., Suárez, M., Rubilar-Rogers, D., Gressier, J. B., Arraño, C. y Ormazábal, M. (2021). First record of a Lower Cretaceous (Hauterivian) plesiosaur from Chile. *Cretaceous Research*, 128, 104963. https:// doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104963

- Ponder, W. F., Lindberg, D. R. y Ponder, J. M. (2020). *Biology and evolution of the Mollusca, Vol. 2* (1<sup>a</sup> edición). CRC Press.
- Quinzio, L. A. (1987). Stratigraphische Untersuchungen im Unterjura des Sudteils der Provinz Antofagasta in Nord-Chile. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen*, *87*, 1-100.
- Reyes, R. (1970). La fauna de Trigonias de Aisén. *Publicaciones del Instituto de Investigaciones Geológicas, 26,* 5-40.
- Riccardi, A. C. (1970). *Favrella* R. Douvillé, 1909 (Ammonitina, Cretácico Inferior): edad y distribución. *Ameghiniana*, 7(2), 119-138.
- Riccardi, A. C. (1977). Berriasian invertebrate fauna from the Springhill Formation of Southern Patagonia. *Neus jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, 155*(2), 216-252.
- Riccardi, A. C. (1988). The Cretaceous System of Southern South America. Geological Society of America Memoir, 168. https://doi.org/10.1130/ mem168
- Rivas, H., Salazar, C. y Stinnesbeck, W. (2023). A "cool-water", non-tropical, mixed volcaniclastic-carbonate ramp from the Early Cretaceous of southern Chile (45°40'S). *Facies*, 69(14), 1-31. https://doi.org/10.1007/s10347-023-00669-4
- Rojas, J. y Nielsen, S. N. (2020). Two new species of Pratulum from the Lower Miocene of Chile: The first records of Pratulum (Bivalvia, Cardiidae) from South America. *Ameghiniana*, *57*(5), 433-442.
- Schneider, W., Santos-Pérez, I., Ross, L., Bravo, L., Seguel, R. y Hernández, F. (2014). On the hydrography of Puyuhuapi Channel, Chilean Patagonia. *Progress in Oceanography*, 129, 8-18.
- Schwarzhans, W. W. y Nielsen, S. N. (2021). Fish otoliths from the early Miocene of Chile: a window into the evolution of marine bony fishes in the Southeast Pacific. *Swiss Journal of Palaeontology*, *140*(1), 16.
- Skarmeta, J. (1974). *Geología de la región continental de Aisén entre los 45° y los 46° latitud sur* [tesis de pregrado no publicada]. Universidad de Chile.
- Skarmeta, J. (1978). *Región continental de Aysén entre el lago General Carrera y la cordillera Castillo* [mapa]. Carta Geológica de Chile, n.º 029. Servicio Nacional de Geología y Minería.
- Spilman, T. J. (1976). A new species of fossil *Ptinus* from fossil wood rat nests in California and Arizona (Coleoptera, Ptinidae), with a postcript on the definition of a fossil. *The Coleopterist Bulletin*, *30*(3), 239-244. https://www.jstor.org/stable/3999693

- Stanton, T. W. (1901). The marine Cretaceous invertebrates. En W. B. Scott (ed.), Report of the Princeton University Expedition to Patagonia, 1896-1899, Paleontology 1, part 1, vol. 4 (pp. 1-43). Pierpoint Morgan Publication Fund. Princeton.
- Stevens, G. R. (1965). The Jurassic and Cretaceous belemnites of New Zealand and a review of the Jurassic and Cretaceous belemnites of the Indo-Pacific Region. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin*, 36, 1-283.
- Stinnesbeck, W., Eberhard, F., Rivas, L. Pardo, J., Leppe, M., Salazar C. y Zambrano, P. (2014). A Lower Cretaceous ichthyosaur graveyard in deep marine slope channel deposits at Torres del Paine National Park, southern Chile. *Geological Society of America Bulletin*, 126(9-10), 1317-1339. https://doi.org/10.1130/B30964.1
- Stow, D. y Smilie, Z. (2020). Distinguishing between deep-water sediment facies: Turbidites, contourites and hemipelagites. *Geosciences*, *10*(2), 68.
- Suárez, M. y De la Cruz, S. (1994). Estratigrafía del Jurásico-Cretácico de la cordillera Patagónica oriental (45°-46° latitud sur), Chile: Facies, paleobiogeografía [documento inédito]. Gobierno Regional XI Región, Servicio Nacional de Geografía y Minería.
- Thomson, M. R. A. (1971). Inarticulate Brachiopoda from the Lower Cretaceous of south-eastern Alexander Island. *British Antarctic Survey Bulletin*, *22*, 85-94.
- Thomson, M. R. A. y Farquharson, G. W. (1984). Discovery and significance of the ammonite genus *Favrella* in the Antarctic peninsula area. *British Antarctic Survey Bulletin*, *62*, 7-14.
- Townsend, M. J. (1998). *The palaeogeography of the Lower Cretaceous Aysen Basin of southern Chile* [tesis de doctorado no publicada]. Universidad de Bristol.
- Vennari, V. V., Aguirre-Urreta, B., Marín, L. S., Pellenard, P., Martínez, M. y Tunik, M. (2023). Upper Jurassic (Tithonian) belemnites from the Neuquén Basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 124, 104200. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104200
- Wetzel, W. (1960). Die Coyhaique-Schichten des patagonischen Neocoms und ihre Ammoniten. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 6,* 246-254.
- Willey, E. I. (1973). Belemnites from south-eastern Alexander Island: II. The occurrence of the family Belemnopseidae in the Upper Jurassic and Lower Cretaceous. *British Antarctic Survey Bulletin*, *36*, 425-443.

Zielinski, S., Lee, P. G. y Pörtner, H. O. (2000). Metabolic performance of the squid *Lolliguncula brevis* (Cephalopoda) during hypoxia: an analysis of the critical P<sub>O2</sub>. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 243, 241-259. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00117-3