

Santiago, 8 - 12 Agosto de 1988

Departamento de Geología y Geofísica  
Universidad de Chile

---

---

**WEYLA: SEMBLANZA DE UN BIVALVO JURASICO ANDINO**S.E. Damborenea  
y  
M.O. Manceñido

División Paleozoología Invertebrados, Museo de Ciencias Naturales, 1900 La Plata, Argentina

**RESUMEN**

Las especies de *Weyla* son elementos característicos de las faunas del Jurásico inferior andino. Una revista de los caracteres morfológicos de la conchilla y la charnela permite por una parte, aclarar su posición sistemática dentro de los Pectinacea, y por otra, reconocer dos subgéneros cuyas diferencias morfológicas probablemente reflejen formas de vida algo distintas: *Weyla* s.s. y *Weyla* (*Lywea*). Se incluye este género en la familia Neitheidae, tempranamente representada así en el Jurásico inferior americano por la nueva subfamilia Weylinae.

El análisis de los registros mundiales de especies referibles al género *Weyla* refleja su persistencia y gran desarrollo desde el liásico temprano hasta el tardío sobre el margen Pacífico oriental tanto de América del Norte como del Sur. Se verifica una primera expansión areal hacia el sur de Europa y norte de África en tiempos eopliensbachianos, y una segunda, que tuvo por escenario principal la región etiópica, en tiempos eotoarcianos. Mientras *W. unca* (Philippi) es muy longeva (Sinemuriano -Toarciano) otras especies, en cambio, poseen una distribución bioestratigráfica más restringida que puede tener interés local y/o regional: *W. alata alata* (v. Buch) entre el Sinemuriano y Pliensbachiano temprano, *W. bodenbenderi* (Behrendsen) en el Pliensbachiano y Toarciano temprano, *W. lacazei* (Haime) en el Pliensbachiano temprano, y tanto *W. alata angustecostata* (Philippi) como *W. ambongoensis* (Thevenin) en el Toarciano temprano.

**ABSTRACT**

Species of *Weyla* are typical elements of the Andean early Jurassic faunas. A revision of the morphological characters of the shell and hinge allows the recognition of two subgenera, which probably also had slightly different modes of life. The genus *Weyla* is included in the family Neitheidae, which was thus already represented in the early Jurassic by the new subfamily Weylinae.

An analysis of the global records of all species referable to *Weyla* shows that it was widespread and abundant from early to late Early Jurassic along the eastern Pacific margin both in North and South America. A first expansion towards southern Europe and northern Africa took place during early Pliensbachian times, and a second one, which involved the Ethiopian region, occurred during the early Toarcian. Whilst *W. unca* (Philippi) is a long-ranging species (Sinemurian - Toarcian), other species have a shorter time range: *W. alata alata* (v. Buch) during the Sinemurian and early Pliensbachian, *W. bodenbenderi* (Behrendsen) during the Pliensbachian and early Toarcian, *W. lacazei* (Haime) during the early Pliensbachian, and both *W. alata angustecostata* (Philippi) and *W. ambongoensis* (Thevenin) during the early Toarcian.

## INTRODUCCION

A pesar de poseer una amplia distribución geográfica, las especies del género *Weyla* Boehm (1920) han sido desde antiguo consideradas como elementos característicos del Jurásico inferior andino (Gottsche 1878). En realidad lo son, tanto por su abundancia local como por su extensa representación en esta región, aunque ambos aspectos están en parte condicionados por la facies de los sedimentos portadores.

*Weyla* ha atraído además la atención de varios autores que han intentado en repetidas ocasiones explicar la distribución paleogeográfica de estos bivalvos, e incluso utilizarlos para proponer la existencia de posibles vías de migración de organismos bentónicos durante el Jurásico temprano (Hallam 1971, fig. 1; 1973, text-fig. 5; Geyer 1973, fig. 39; Hallam 1977b, fig. 1; Damborenea y Manceñido 1979, fig. 1-2; Ziegler 1983, fig. 240; Smith y Tipper 1986, fig. 12; Damborenea 1987b, text-fig. 17).

Sin embargo, muy poco se conocía acerca de la distribución estratigráfica de las distintas especies y de las relaciones de este género con otros pectináceos debido a que, a pesar de la gran cantidad de material disponible, no se había completado ninguna revisión del grupo. Sólo recientemente se ha publicado (Damborenea 1987b) una revisión sistemática de las especies presentes en Argentina la que, si bien no trata en detalle la totalidad de las especies no sudamericanas de este género, arroja suficiente luz sobre sus posibles relaciones sistemáticas como para permitir una reconsideración actualizada de su distribución en el tiempo y el espacio.

El objeto del presente trabajo es, pues, actualizar el estado del conocimiento sobre este pectináceo, sobre todo en lo referente a la distribución areal y temporal de las especies sudamericanas.

## CONSIDERACIONES SISTEMATICAS

Desde que von Buch (1838, 1839) y d'Orbigny (1843) describieron material fósil de América del Sur como *Pecten alatus* v. Buch y *Pecten dufrenoyi* d'Orb., este conjunto de grandes pectináceos inequivalvos ha sido tema de muchas controversias. En un principio se creyó que éste era un grupo exclusivamente sudamericano, y se conoció hasta fines del siglo pasado como "grupo de *Pecten alatus*" (E. Philippi 1900). Las similitudes superficiales con especies terciarias y actuales de *Pecten* s.s. y cretácicas de *Neithea* Drouet fueron las que llamaron de inmediato la atención de muchos investigadores. En Damborenea (1987b) puede encontrarse una síntesis de la evolución histórica del conocimiento sobre estos aspectos.

Especies de este grupo también se conocían de América del Norte (Meek 1864), pero no fueron relacionadas con las sudamericanas ni siquiera por Crickmay (1930, 1933), quien describió un nuevo género *Parapecten* para una especie liásica (que él creyó bayociana) del oeste de Canadá. Este nombre es hoy considerado un sinónimo de *Weyla* s.s. (por ejemplo Cox et al. 1969; Damborenea 1987b).

En una reciente revisión sistemática de las especies argentinas (Damborenea 1987b), se ha propuesto incluir este género en la familia Neitheidae Sobetzky (1960) sobre la base de los caracteres internos observables en ejemplares bien preservados. Dicho material muestra placas charnelares verticalmente estriadas, carácter que ya fuera observado y figurado por Jaworski (1914) y Crickmay (1933), y también, en la valva derecha y a cada lado del resilífero, un engrosamiento a modo de diente rudimentario y una depresión triangular, los que están más acentuados en la porción anterior de la conchilla (Damborenea 1987b, text-fig. 21). Estas estructuras son similares en posición, orientación y apariencia a los dientes y fosetas que, con mejor desarrollo aún, se hallan presentes en algunas especies de *Neithea*, y junto con la ausencia de ctenolio, permiten excluir *Weyla* de los Pectinidae y asignarla a los Neitheidae. Esto no necesariamente implica una posible relación directa ancestro-descendiente entre *Weyla* y *Neithea*, pero reabre la cuestión del origen de varias familias de pectináceos. De todos modos las similitudes entre ambos géneros no son únicamente de apariencia externa. *Neithea* tiene dientes bien desarrollados, los que son sólo rudimentarios en *Weyla*, y por otro lado no se han señalado para *Neithea* cruras auriculares ni "chomata", las que son características en *Weyla*.

Esta última estructura, consistente en un conjunto de pequeñas protuberancias alineadas sobre el margen interno de la conchilla en las porciones anterior y posterior adyacentes a la base de las aurículas (Damborenea 1987b, text-fig. 21), se encuentra también desarrollada en algunas especies de *Spondylus*, las que asimismo poseen una dentición isodonta en los adultos y margen dorsal verticalmente estriado en los juveniles. Sobre la superficie externa de la conchilla se observan pequeñas crestas paralelas y oblicuas que corresponden a los rastros dejados por las "chomata" durante el crecimiento de la conchilla, estructura que ya había sido advertida, aunque no explicada, por von Buch (1838, p. 55) y Jaworski (1914, fig. 1a y 4a).

Debe hacerse notar que los caracteres charnelares en estos pectináceos se pierden cuando la capa interna de la conchilla no se halla preservada, y por lo tanto algunos ejemplares aparentan carecer de tales estructuras. Así, muchas especies cretácicas se asignan a *Neithea* solamente sobre la base de su morfología externa suponiendo que poseen una dentición similar. Lo mismo ocurre con especies referidas a *Weyla*, y por lo tanto los extremos de la variación de los caracteres charnelares de cada género no se conocen bien aún.

De todos modos, parece aconsejable establecer una distinción entre la subfamilia nominotípica Neitheinae, con dentición isodonta totalmente desarrollada, pero sin "chomata" ni cruras auriculares y con representantes exclusivamente cretácicos, y una nueva subfamilia Weylinae Damborenea (nov. subfam.) con dentición isodonta sólo incipiente, con "chomata" y con cruras auriculares, representada fundamentalmente durante el Jurásico inferior por *Weyla* s.s. y *Weyla* (*Lywea*).

La diagnosis enmendada del género *Weyla* (Damborenea 1987b, p. 167), es la siguiente:

Conchilla pectiniforme, valva derecha muy convexa, valva izquierda plana, cóncava o convexa (pero siempre en menor grado que la derecha). Ornamentación externa formada por costillas radiales fuertes, que pueden ser simples o subdivididas. Aurículas subiguales con o sin escotadura bisal, sin ctenolio. Charnela con lamelas cardinales estriadas verticalmente. Presencia de "chomata" sobre los márgenes anterior y posterior de ambas valvas.

Según este criterio el taxón triásico *Tosapecten* Kobayashi e Ichikawa, incluido por Cox et al. (1969) como subgénero de *Weyla*, es en cambio considerado como un género aparte, como ya lo hiciera Hayami (1975, p. 161). Del mismo modo *Pseudovola* Lissajous fue considerada por Jaworski (1926a, 1926b) y Damborenea (1987b) como un género diferente, aunque fuera incluido por Cox et al. (1969) como otro subgénero de *Weyla*. De todos modos aún no pueden precisarse las posibles relaciones de estos géneros con *Weyla*, ya que su morfología no se conoce con suficiente detalle.

Damborenea (1987b) reconoció dentro de éste género dos subgéneros: *Weyla* s.s. y *Lywea* Damborenea, el primero de amplia distribución geográfica durante el Jurásico inferior, y el segundo restringido a los márgenes occidentales del continente americano (América del Norte, Perú, Chile, Argentina). A diferencia de *Weyla* s.s. las especies referidas a *Lywea* poseen una conchilla biconvexa y carecen de escotadura bisal. Las costillas radiales de *Lywea* presentan siempre una sección en V.

*Weyla* s.s. están representada en América del Sur por la especie tipo y los taxa siguientes, indicándose en cada caso los sinónimos principales considerados (para una sinonimia completa véase Damborenea 1987b) — *Weyla* (*Weyla*) *alata alata* (von Buch 1838) = *Pecten dufrenoyi* d'Orbigny 1843, *Pecten stolpi* R. Philippi 1899, *Pecten commutatus* R. Philippi 1899 (non Monterosato 1875), *Vola alata* var. *aspera* Jaworski 1914 y tal vez también *Pecten excavatus* R. Philippi 1899, *Pecten curvicosta* R. Philippi 1899 y *Pecten compressus* R. Philippi 1899.

— *Weyla* (*Weyla*) *alata angustecostata* (R. Philippi 1899)

— *Weyla* (*Weyla*) *bodenbenderi* (Behrendsen 1891) = *Vola simplex* Jaworski 1926a y quizás también *Pecten dilatatus* R. Philippi 1899.

*Weyla* (*Lywea*), en cambio, sólo está representada por su especie tipo:

— *Weyla* (*Lywea*) *unca* (R. Philippi 1899) = *Pecten lycorrhynchus* R. Philippi 1899.

En la figura 1 se han sintetizado las diferencias morfológicas fundamentales entre estas cuatro especies

TAXON	<i>Weyla (W.) alata alata</i> (v. Buch)	<i>Weyla (W.) angustecostata</i> (Phil.)	<i>Weyla (W.) bodenbenderi</i> (Behr.)	<i>Weyla (Lywea) unca</i> (Phil.)
CARACTER				
Convexidad relativa				
Ornamentación	valva derecha 			
	valva izquierda 			
Interior valva derecha				

S.E.D.

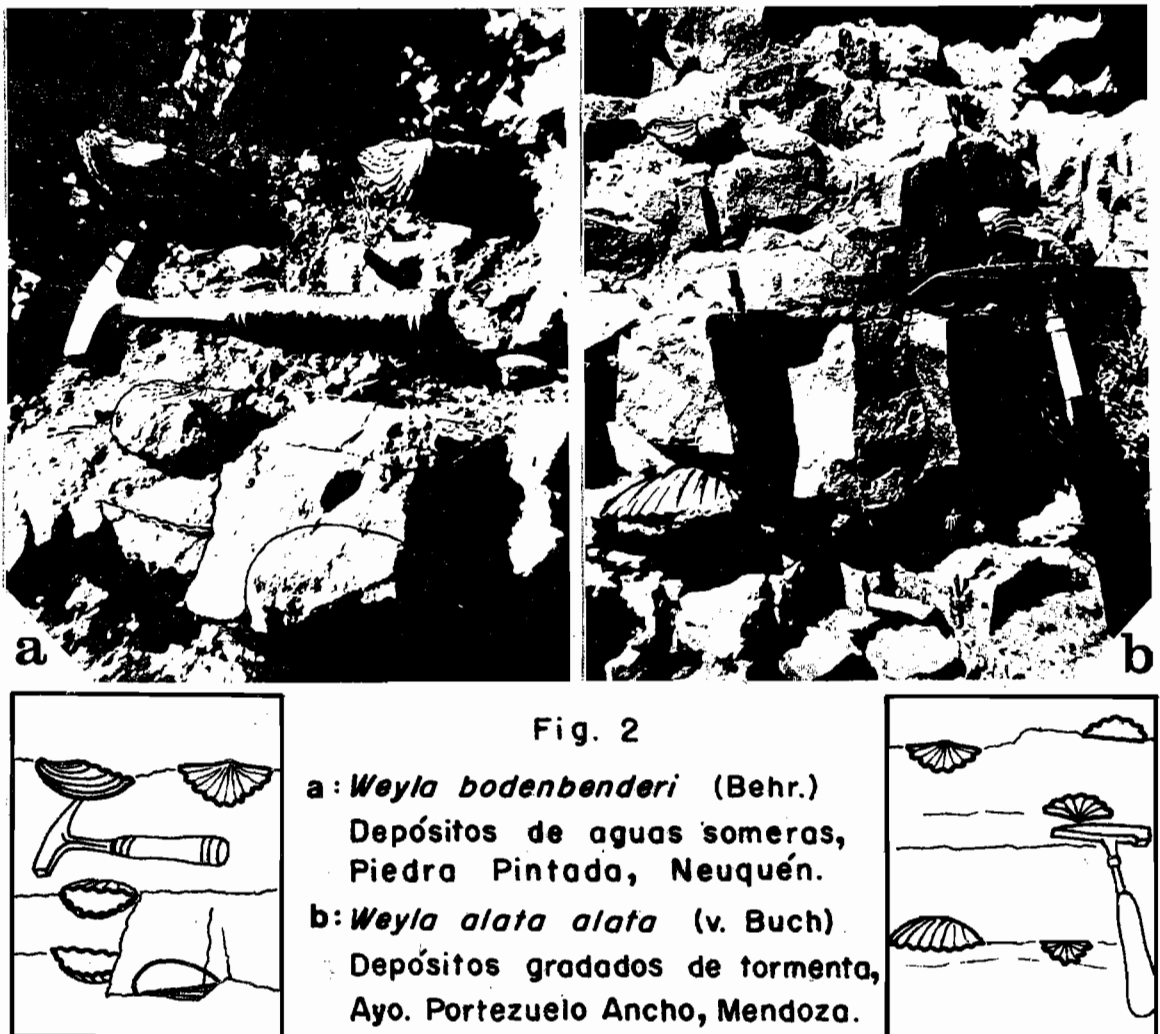
Fig. 1: Cuadro morfológico-comparativo, especies argentinas del género *Weyla*.

## PALEOECOLOGIA

### *Weyla* (*Weyla*)

Ya se ha dicho (Damborenea y Manceñido 1979; Damborenea 1987b) que las especies de *Weyla* s.s. se hallaban seguramente muy bien adaptadas a un modo de vida semi-infaunal apoyado (no bisado en los adultos), con el plano de la comisura horizontal, similar al adoptado por especies vivientes del género *Pecten*. Las siguientes características morfológicas apoyan esta aseveración: conchilla planoconvexa o cóncavo convexa, valva derecha más espesa y pesada que la izquierda, sin ctenolio, escotadura bisal poco desarrollada. Una forma de vida sedentaria también está indicada por la distribución de las porciones estriada (más pequeña) y lisa (mayor) del músculo aductor (ver fig. 1) (cf. Thayer 1972).

Se han observado ejemplares en esta posición de vida en varias localidades argentinas, como río Salado superior, arroyo del Portezuelo Ancho y Piedra Pintada (fig. 2). En todos estos casos la especie de *Weyla* en cuestión (*W. alata* o *W. bodenbenderi*) es el bivalvo más abundante en esos estratos, su densidad relativa es alta, y prácticamente todos los ejemplares poseen ambas valvas perfectamente articuladas. La granulometría en estos casos varía desde areniscas finas a gruesas. Por otra parte, en depósitos de conchilla obviamente transportados (fig. 2) la mayoría de los ejemplares se hallan con la valva izquierda hacia abajo y es alta la proporción de valvas desarticuladas.



### *Weyla (Lywea)*

Varias de las diferencias morfológicas entre *W. (Lywea)* y *W. s.s.*, tales como la ausencia de escotadura bisal y el carácter netamente biconvexo y globoso de la conchilla, son además funcionalmente importantes y probablemente reflejen un modo de vida ligeramente diferente.

En *Lywea*, por ejemplo, ambas valvas son igualmente espesas y más pesadas en la región umbonal.

Otro aspecto a analizar es la posición y funcionalidad del ligamento. Mientras que en *Weyla s.s.* la placa charnelar es oblicua al plano de la comisura en sección dorso-ventral, en *Lywea* es casi perpendicular a ésta (ver fig. 1). De este modo el eje del resilífero sería casi paralelo al plano de la comisura, lo que sugiere que éste, a su vez, debería haber sido oblicuo con respecto a la interfase agua-sedimento para mantener una funcionalidad equivalente. Otro aspecto relacionado con el ligamento es la preservación bastante común de conchillas con las valvas ligeramente rotadas y desplazadas lateralmente, consistentemente en el mismo sentido, aún en ejemplares de muy diversas localidades (ver por ejemplo Damborenea 1987b, pl. 13, fig. 10, text-fig. 25-1 y text-fig. 26-1). Esto hace pensar en una acción lateralmente oblicua del ligamento, seguramente contrarrestada por músculos aductores dispuestos también oblicuamente pero en sentido opuesto. Esto no ha podido verificarse con mediciones sobre ejemplares (ver Thayer 1972, 1975), pero la constancia de esta observación tafonómica acerca del desplazamiento permite reconocer el sentido y da una idea aproximada de la magnitud del ángulo de oblicuidad.

Otra diferencia significativa concierne al contorno de las valvas, las que son mucho más inequilaterales en *Lywea* que en *Weyla s.s.*, presentando el margen posterior más recto y largo que el anterior, y el extremo pósterio-ventral más prominente.

Es interesante señalar además que en *W. (L.) unca* la comisura multiplegada, a diferencia de lo que sucede en *Weyla s.s.*, se desarrolla en un plano ligeramente ondulado, como consecuencia de la mayor prominencia de algunas costillas de la valva izquierda (típicamente la segunda, cuarta, séptima, décima y undécima contando del extremo anterior), carácter mejor desarrollado en ejemplares juveniles. Esta leve ondulación, junto con la inequilateralidad de las valvas ya mencionada, podría haber contribuido a una mejor separación de las corrientes de entrada y salida de la cavidad del manto que en *W. s.s.*, en la que esa función habría estado exclusivamente a cargo de los pliegues del manto. La corriente exhalante se hallaría dirigida posteriormente y no dorsoposteriormente como en los pectínidos que viven con el plano de comisura paralelo al sustrato.

Todas estas características en conjunto permiten suponer una posición de vida semienterrada con el plano de comisura oblicuo con respecto a la interfase agua-sedimento.

No se ha observado hasta el momento ningún ejemplar en esa u otra posición de vida, y en realidad los ejemplares preservados con ambas valvas son muy escasos. Esta última diferencia con *Weyla s.s.* puede atribuirse en general a un sistema charnelar-ligamentario menos eficiente para mantener las valvas unidas luego de la muerte del organismo.

## PALEOGEOGRAFIA

Hace aproximadamente una década se analizó detalladamente la distribución paleogeográfica a nivel mundial de los bivalvos referibles a *Weyla* (Damborenea y Manceñido 1979), proponiéndose en esa oportunidad que la manera más sencilla de explicar tales hechos sería admitiendo una conexión marina somera y probablemente intermitente entre el Tethys occidental y el Pacífico oriental a través del Atlántico central ya desde el Pliensbachiano inferior. Schmidt-Effing (1976a) había sugerido que una conexión de ese tipo podría haber permitido intercambios faunísticos desde el Pliensbachiano superior, pero la mayoría de los análisis anteriores, y hasta 1980, sobre la distribución de *Weyla* no consideraban su presencia en Europa y/o norte de África, por lo que su distribución aparentemente disyunta era explicada por la presunta existencia de una vía epicontinental entre Argentina, Antártida y sur de África (Hallam 1969, 1971, 1973, 1975, 1977a, 1977b; Enay 1980), o bien una contracorriente ecuatorial (Ager 1975).

Nuevos hallazgos de *Weyla* se han evidenciado desde entonces, completando en ciertos casos el mapa de distribución con algunos puntos intermedios (fig. 3). Se conocen ilustraciones de *Weyla lacazei* (Haime) procedente del Carixiano inferior de Jamprestes, Portugal (Mouterde et al., 1983), con lo cual tiene más asidero una vieja cita apuntada por Choffat (1880, p. 10). También ha sido ilustrada del Carixiano del valle de Alfara, España (Calzada 1983), consignando este autor localidades adicionales de la provincia de Tarragona e incluyendo en la sinonimia al llamado *Pecten dertosensis* de Bataller (1936), nom. nud. Asimismo se ha detectado en la colección Collot del Instituto de Ciencias de la Tierra de Dijon un ejemplar (20387) procedente de depósitos pliensbachianos de la zona costera provenzal (La Crède, près de Sarny), que amplía los registros de *Weyla* en Francia.

El material figurado por Koch (1914a, 1914b, 1929) como "*Vola alata*", proveniente de los montes Velebit, Yugoslavia, se halla depositado en el Museo Geológico-Paleontológico de Zagreb, y se ha tenido oportunidad de analizar una fotografía reciente del mismo. Se advierten también aquí notorias similitudes con *W. lacazei*, si bien no resulta factible descartar totalmente una posible afinidad con *W. ambongoensis* (Thevenin). El Dr. Radulović (comunicación epistolar 1986) se inclina por la primera alternativa y se halla actualmente investigando la posibilidad de que formas pequeñas del Lias de Bulgaria y Rumania originalmente ilustradas por Tsankov y Bonchev (1933) y Atanasiu y Raileanu (1958) puedan asimismo ser referibles a *Weyla*.

Las menciones e ilustraciones de *W. ambongoensis* para el Jurásico inferior de China provienen todas de la zona Xizang-Qinghai (Tíbet) (Wen et al. 1976; Chen 1982; Cui y Liu 1987) en localidades de la región de Zanda (cabeceras del Indo) y Jolmo-Lungma (Everest) las que, según Sun (1981) y Wang y Sun (1983, 1985) se ubicarían más correctamente sobre los márgenes australes del Tethys (y no como fueron indicadas en Damborenea 1987b text-fig. 17), y constituyen los registros más orientales conocidos dentro de ese ámbito (fig. 3).

Hasta la fecha los autores no han visto ilustraciones que documenten los hallazgos de *Weyla* correspondientes al Grupo Huayacocotla (Hettangiano - Sinemuriano) de México centro-oriental y al Pliensbachiano superior de la Sierra de la Espuña en el sur de España, todos ellos apoyados aparentemente en meras menciones (Burckhardt 1930, Erben 1956, Schmidt-Effing 1976a, 1976b), pero que revisten interés obvio por la posición relativa entre América Central y la Península Ibérica.

Así pues, desde 1979 la idea de un pasaje Atlántico central, proto-Atlántico, o corredor Hispánico, operando desde el Jurásico inferior ha venido ganando numerosos adeptos, revirtiéndose opiniones anteriores en ciertos casos, al tiempo que se sumaron paulatinamente nuevos testimonios proporcionados por otros grupos de vertebrados, tanto bentónicos como neotónicos. Dicha ruta de migración fue favorecida, por ejemplo, para los belemnites del linaje Hastitidae - Dicoelitidae durante el Pliensbachiano tardío - Toarciense temprano (Jeletzky 1980) o para esponjas del género *Stylothalamia* en el Pliensbachiano temprano (Hillebrandt 1981). Estos mismos autores también se refirieron a evidencias derivadas de la composición global de las faunas de amonoideos del Jurásico Inferior, habiéndose registrado además dentro de este mismo grupo de cefalópodos otros casos confirmatorios, como los géneros *Dubariceras*, *Oregonites*, *Bettoniceras*, *Reynesocoeloceras*, concretamente durante el Pliensbachiano, o *Leukadiella* y *Bouleiceras* (y formas ancestrales) hacia el Toarciense temprano (véase también Wiedenmayer 1980; Smith 1983; Dommargues et al. 1984; Cariou et al. 1985; Smith y Tipper 1986).

Análogamente, se justifica tal vía de intercambio faunístico, desde el Pliensbachiano por lo menos, mediante la distribución de varios géneros de bivalvos marinos como ser *Inoperna*, *Lycettia*, *Posidonotis*, el complejo *Lithiotis/Plicatostylus/Cochlearites*, etc. (Hillebrandt 1981; Chen 1982; Hallam 1983; Damborenea 1987a, 1987b, en prensa) y se corrobora con la de algunos braquiópodos entre los que se destaca el plexo *Squamiplana/Cuersithyris* (Manceñido 1978; Manceñido y Damborenea 1981; Alméras y Moulán 1982; Fauré 1985). Ello también permite explicar los registros de microfósiles pliensbachianos en común entre la Zona de Asociación de *F. terquemi* del Oeste de Portugal y la Zona de Intervalo de *I. liassica* de las perforaciones en alta mar sobre Grand Banks (al sur de Terranova), los que son consistentes con la información micropaleontológica referente a depósitos coetáneos de Argentina occidental recientemente publicada (cf. Gradstein, 1977; Exton y Gradstein 1984; Ballent 1987).

De acuerdo a Polubotko y Repin (Report 2, IGCP Project 171, Circum-Pacific Jurassic, Special Paper 6, 1984) *Weyla* también se encontraría en el Pliensbachiano del plateau de Alasei, Siberia nororiental. No se conocen descripciones o ilustraciones que confirmen tal registro, que sería el primero de este género para el Pacífico occidental.

## DISTRIBUCION BIOESTRATIGRAFICA

Los datos sobre la distribución bioestratigráfica de las especies y subespecies de *Weyla* presentan gran interés local debido a que estos bivalvos son generalmente muy abundantes, especialmente en facies con escasa o nula representación de amonoideos. Tratándose de taxa con rango geográfico muy amplio, sería valioso realizar este análisis considerando toda su área de dispersión. Desafortunadamente el estado actual del conocimiento no permite hacerlo, ya sea por falta de ilustraciones (especialmente del material de América del Norte), o por carencia de información actualizada y/o suficientemente detallada sobre la antigüedad de las rocas portadoras. Por tal razón, sólo se resumen y comentan a continuación los rangos estratigráficos de cada una de las especies en Argentina, donde se cuenta con colecciones propias realizadas con estricto control estratigráfico (Damborenea 1987b), refiriéndolos a la escala bioestratigráfica local (Riccardi 1984). Sólo se agregan aquellas especies extra-americanas más difundidas, cuyos datos disponibles son coherentes y confiables (fig. 4).

— *Weyla (Lywea) unca* (Philippi): En el sentido amplio con que fue considerada en Damborenea (1987b), es ésta una especie de *Weyla* muy longeva, extendiéndose desde el Sinemuriano inferior hasta el Toarciano inferior (Zona de *D. tenuicostatum* o a lo sumo *hoelderi*). De este modo puede coexistir (y de hecho así sucede) con cualquiera de los tres taxa que se tratan a continuación. Esta especie ha sido repetidamente citada e ilustrada para Chile y también para Perú (e.g. Rangel 1978) en depósitos de edad equivalente.

— *Weyla (Weyla) alata alata* (von Buch): Es ésta una subespecie relativamente longeva, habiéndose registrado en Argentina entre el Sinemuriano superior (Zona de *Epophioceras*) y el Pliensbachiano inferior (parte inferior de la Zona de *Fanninoceras*). Este taxón se conoce en América del Sur desde Colombia a Neuquén central (Argentina). También fue mencionada para varias localidades de América del Norte e ilustrada recientemente de Oregón centro-oriental en la Formación Donovan, clásicamente asignada al Sinemuriano tardío pero implícitamente referida al Pliensbachiano s.l. por Smith y Tipper (1986, fig. 2-5). *W. alata alata* es muy abundante en Chile, donde todavía no se conoce con detalle su distribución temporal, encontrándose actualmente en desarrollo una revisión de las especies chilenas de *Weyla* (E. Pérez, comunicación epistolar).

— *Weyla (Weyla) alata angustecostata* (Philippi): esta subespecie está restringida en Argentina (desde San Juan a Chubut) al Toarciano inferior. Su mayor abundancia se produce en la Zona de *D. tenuicostatum*, extendiéndose hasta las zonas de *D. hoelderi* y tal vez aún de *Peronoceras*. Es éste el taxón más joven que puede referirse a *Weyla* en América del Sur, donde este género parece no haber estado representado en el Toarciano más superior. No se conoce su rango temporal en Chile.

— *Weyla (Weyla) bodenbenderi* (Behreidsen): Esta especie sucede cronológicamente a *Weyla alata alata* en la parte inferior de la Zona de *Fanninoceras*. Este pasaje puede observarse en perfiles donde el intervalo correspondiente se halla bien expuesto (como en el Sur de Mendoza). *W. bodenbenderi* es muy abundante en depósitos litorales del Pliensbachiano superior de Argentina (desde San Juan a Chubut), extendiéndose en algunas localidades hasta la base del Toarciano inferior. Ejemplares muy afines o aún coespecíficos fueron figurados de Canadá (Frebold y Tipper 1969, pl. 1, fig. 2-4), y su presencia fue mencionada para varias localidades de Estados Unidos, México y Perú. Por lo tanto llama la atención la casi total ausencia de citas para Chile, aunque en este caso es muy probable que su presencia se halle disimulada bajo otros nombres.



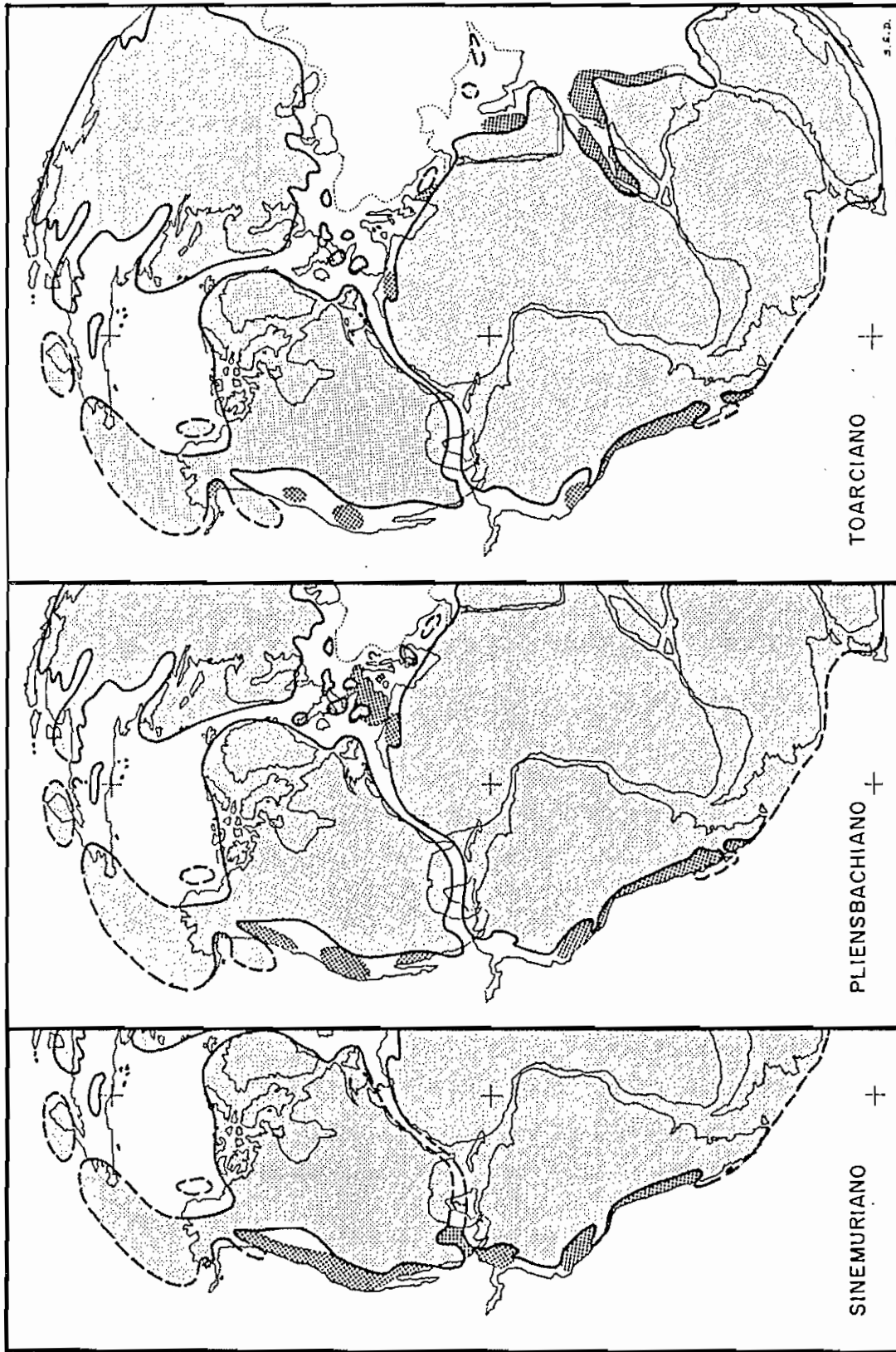


Fig. 3: Distribución paleogeográfica de *Weyla* - Mapa base modificado de Damboreneo y Manceño (1979)

– *Weyla lacazei* (Haime): Originariamente descrita de las islas Baleares en capas con *Uptonia jamesoni* (Sow), esta especie alcanzó una considerable distribución geográfica en Europa al Sur del Macizo Central francés, siempre en depósitos Carixianos, como en los Pirineos y España (provincias de Lérida y Tarragona, cf. Damborenea y Manceñido 1979; Calzada 1983). En Portugal ha sido registrada en varias localidades dentro del intervalo Lotaringiano superior -base del Carixiano inferior (Mouterde et al. 1983). Como se señalara más arriba, también ha sido reconocida aquí para las costas de Provenza y podría extenderse aún más al este.

– *Weyla ambongoensis* (Thevenin) presenta una amplia distribución geográfica durante el Toarciano inferior: varias localidades del Alto Atlas oriental (Marruecos), de la región de Jebel Tuwaiq (Arabia Saudita, Formación Marrat), del noroeste de Kenya (Didimtu Beds), del oeste de Madagascar (*Bouleiceras* Beds) y de Pakistán (Formaciones Shirinab y Sulaiman), y se conoce también de terrenos referibles al Jurásico inferior s.l. de los Montes Taurus occidentales, Turquía (Damborenea y Manceñido 1979; Damborenea 1987b, text-fig. 20). Mientras tanto en China los hallazgos corresponden a la Formación Pupuga del distrito del Himalaya y a la Formación Pusela del Tibet sudoccidental, e integran parte de una asociación de bivalvos cuya antigüedad ha sido considerada Jurásico inferior s.l. y aparece ubicada en los cuadros estratigráficos como Pliensbachiana-Toarciana (Wen et al. 1976; Sun 1981; Chen 1982; Wang y Sun 1983; Cui y Liu 1987).

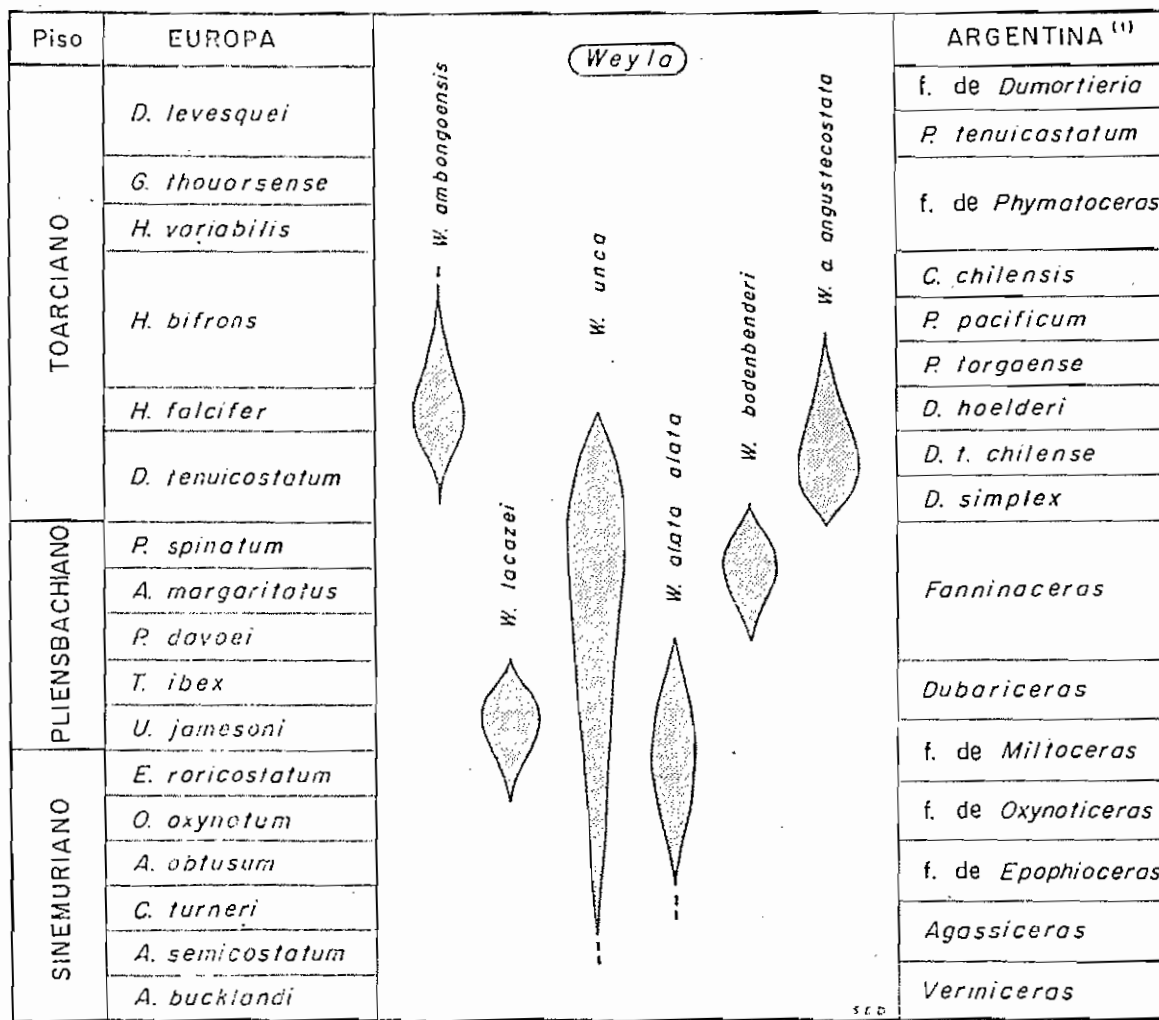


Fig. 4: Distribución estratigráfica de los taxo considerados en el texto.

(1) Riccardi 1984 y Riccardi et al este cong.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al Dr. E. Pérez d'A por el envío de moldes de algunos ejemplares de la colección Philippi, al Dr. D.V. Ager por haber facilitado material de Kenya y Turquía, y a los Dres. V. Radulović y D. Rukavina por su colaboración en la re-localización y fotografiado del espécimen estudiado por Koch. También se agradece a los Dres. J.H. Delance y J. Thierry por su hospitalidad, y autorización para obtener en préstamo material de las colecciones Collot y Collignon depositadas en el Instituto de Ciencias de la Tierra de Dijon. Este trabajo se vio facilitado por el apoyo biocronológico gentilmente brindado, como es habitual, por el Dr. A. Riccardi. Los Dres. D.V. Ager, J. Chen, H.W. Tipper, P. Tchoumatchenko colaboraron en la obtención de bibliografía relevante.

Esta es una contribución al Proyecto N° 171 "Circum-Pacific Jurassic" de la IUGS.

## BIBLIOGRAFIA

- AGER, D.V. (1975) The Jurassic world ocean (with special reference to the North Atlantic). In: Finstad, K.G. and R.C. Selley (Eds.): Jurassic Northern North Sea Symposium, Norwegian Petroleum Society, 1-43.
- ALMERAS, Y. et G. MOULAN (1982) Les Térébratulidés liasiques de Provence (Paléontologie - biostratigraphie - paléoécologie - phylogénie). Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, 86, 1-365.
- ATANASIU I. et G. RAILEANU (1958) Kissledovaniyu Lejasa Gor Khehgimash. Revue de Géologie et Géographie. Académie Roumaine, 2 (2), 337-352, tabl. 1-2.
- BALLENT S.C. (1987) Foraminíferos y ostrácodos del Jurásico inferior de Argentina. Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie), Paleontología, 9(53), 43-130, La Plata.
- BATALLER, J.R. (1926) Sur le Jurassique de la partie méridionale de la Catalogne (Puertos de Tortosa). Bulletin de la Société Géologique de France, 26(4), 101-116. Paris.
- BEHRENDSEN, O. (1891) Zur Geologie des Ostabhanges der argentinischen Cordillere. I. Teil, Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, 43, 369-420, Taf. 22-25. Berlin.
- BOEHM, J. (1920) Zur systematischen Stellung der Gattung Neithea Drouet. Jahrbuch der Preussischen Geologischen Landesanstalt, 40(2), 129-147.
- BUCH L. von (1838) Ueber den zoologischen Character der Secundär Formationen in Süd-America. Monatsberichte der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1838, 54-67. Berlin.
- BUCH, L. de (1839) Pétrifications recueillies en Amérique par Mr. Alexandre de Humboldt et par Mr. Charles Degenhardt. Imprimerie Académie Royale Scientifique, 1-22, pl. 1-2. Berlin.
- BURCKHARDT, C. (1930) Etude synthétique sur la Mésozoïque mexican. Mémoires de la Société Paléontologique Suisse, 49/50, 1-280. Bâle.
- CARIOU, E., D. CONTINI, J.L. DOMMARGUES, R. ENAY, J.R. GEYSSANT, C. MANGOLD et J. THIERRY (1985). Biogéographie des ammonites et évolution structurale de la Téthys au cours du Jurassique. Bulletin de la Société Géologique de France, 8ème. série, 1(5), 679-697. Paris.
- CALZADA, S. (1983) Algunos lamelibranquios liásicos de Alfara (Tarragona). Acta Geológica Hispánica, 17(1/2), 121-127.
- CHEN, S. (1982) Mesozoic transgressions, regressions and bivalve provinces in China. Acta Geologica Sinica, 1982 (4), 334-346.
- CHOFFAT, P. (1880) Etude stratigraphique et paléontologique des terrains jurassiques du Portugal. Première livraison. Le Lias et le Dogger au Nord du Tage. Mémoire, Section des Travaux Géologiques du Portugal, 1-72. Lisbonne.
- COX, L.R. et al. (1969) Mollusca 6. Bivalvia I. In: Moore, R.C. (Ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N, 1-489. University of Kansas Press and Geological Society of America.
- CRICKMAY, C.H. (1930) The Jurassic rocks of Ashcroft, British Columbia. University of California Publications, Bulletin of the Department of Geological Sciences, 19(2), 23-74, pl. 2-7, 1 mapa. Berkeley.
- CRICKMAY, C.H. (1933) Mount Jura Investigation. Bulletin of the Geological Society of America, 44(5), 895-926, pl. 23-24. Washington.
- CUI X. and B. LIU (1987) Late Triassic-early Jurassic bivalve fauna from Zanda County in Southwest Xizang (Tibet), China. Geoscience, 1(2), 196-206, pl. 1-2. Peking.
- DAMBORENEA, S.E. (1987a) Early Jurassic Bivalvia of Argentina, part 1: stratigraphical introduction and superfamilies Nuculanacea, Arcacea, Mytilacea and Pinnacea. Palaeontographica A, 199(1/3), 23-111, pl. 1-4. Stuttgart.
- DAMBORENEA, S.E. (1987b) Early Jurassic Bivalvia of Argentina, part. 2: superfamilies Pteriacea, Buchiacea and part of Pectinacea. Palaeontographica A, 199 (4/6), 113-216, pl. 1-14. Stuttgart.
- DAMBORENEA, S.E. (en prensa) El género *Posidonotis* Losacco (Bivalvia, Jurásico inferior): su distribución estratigráfica y paleogeográfica. Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 3, Mendoza, 1986.
- DAMBORENEA, S.E. and M.O. MANCENIDO (1979) On the palaeogeographical distribution of the pectinid genus *Weyla* (Bivalvia, Lower Jurassic). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 27 (1/2), 85-102.

- DOMMERSGUES, J.L., R. MOUTERDE et P. RIVAS (1984) Un faux Polymorphitine: *Dubariceras*, nouveau genre d'Ammonitina du Carixien mésogéen. *Geobios*, 17(6), 831-839, pl. 1.
- ENAY, R. (1980) Paléogéographie et ammonites jurassiques: "Rhythmes fauniques" et variations du niveau marin; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. *Mémoires de la Société Géologique de France*, hors série, 10, 261-281. Paris.
- ERBEN, H.K. (1956) El Jurásico inferior de México y sus amonitas. XX Congreso Geológico Internacional, México, 1-393, lám. 1-41. México.
- EXTON, J. and F.M. GRADSTEIN (1984) Early Jurassic stratigraphy and micropaleontology of the Grand Banks and Portugal. In: Westermann, G.E.G. (Ed.): *Jurassic-Cretaceous biochronology and paleogeography of North America*. Geological Association of Canada, Special Paper, 27, 13-30.
- FAURE, P. (1985) Le Lias de la partie centro-orientale des Pyrénées espagnoles (Provinces de Huesca, Lerida et Barcelonà). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle, Toulouse*, 121, 23-37.
- FREBOLD, H. and H.W. TIPPER (1969) Lower Jurassic rocks and faunas near Ashcroft, British Columbia and their relation to some granitic plutons. *Geological Survey of Canada Paper*, 69 (23), 1-20. Ottawa.
- GEYER, O.F. (1973) Das präkretazische Mesozoikum von Kolumbien. *Geologisches Jahrbuch B*, 5, 1-55. Hannover.
- GOTTSCHKE, C. (1878) Ueber jurassische Versteinerungen aus der argentinischen Cordillere. *Palaeontographica Supplement* 3, 3(2), 1-50, Taf. 1-8. Cassel.
- GRADSTEIN, F.M. (1977) Biostratigraphy and biogeography of Jurassic Grand Banks Foraminifera. First International Symposium on Benthonic Foraminifera of Continental Margins, B: Paleocology and Biostratigraphy. *Maritime Sediments Special Publications*, 1, 557-583.
- HALLAM, A. (1969) Faunal realms and facies in the Jurassic. *Palaeontology*, 12(1), 1-18. London.
- HALLAM, A. (1971) Provinciality in Jurassic faunas in relation to facies and palaeogeography. In: Middlemiss, F.A., P. F. Rawson and G. Newall (Eds.): *Faunal Provinces in Space and Time*. *Geological Journal Special Issue*, 4, 129-152. Liverpool.
- HALLAM, A. (1973) Distributional patterns in contemporary terrestrial and marine animals. In: Hughes, N.F. (Ed.): *Organisms and Continents through time*. *Special Papers in Palaeontology*, 12, 93-105. Oxford.
- HALLAM, A. (1975) *Jurassic environments*. Cambridge University Press. Cambridge Earth Sciences Series. 1-269. Cambridge.
- HALLAM, A. (1977a) Jurassic bivalve biogeography. *Paleobiology*, 3(1), 58-73. Chicago.
- HALLAM, A. (1977b) Biogeographic evidence bearing on the creation of Atlantic seaways in the Jurassic. In: West, R.M. (Ed.): *Paleontology and plate tectonics with special reference to the history of the Atlantic Ocean*. *North American Paleontological Convention 2*. Milwaukee Public Museum, Special Publications in Biology and Geology, 2, 23-34. Milwaukee.
- HALLAM, A. (1983) Early and mid-Jurassic molluscan biogeography and the establishment of the central Atlantic seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 43, 181-193. Amsterdam.
- HAYAMI, I. (1975) A systematic survey of the Mesozoic Bivalvia from Japan. *Bulletin of the University Museum, The University of Tokyo*, 10, 1-249, pl. 1-10. Tokyo.
- HILLEBRANDT, A. von (1981) Kontinentalverschiebung und die paläozoogeographischen Beziehungen des südamerikanischen Lias. *Geologische Rundschau*, 70(2), 570-582. Stuttgart.
- JAWORSKI, E. (1914) Beiträge zur Kenntnis der Lias-Volen Südamerikas und der Stammesgeschichte der Gattung *Vola*. *Palaeontologische Zeitschrift*, 1, 273-320. Berlin.
- JAWORSKI, E. (1926a) La fauna del Lias y Dogger de la Cordillera Argentina en la parte meridional de la provincia de Mendoza. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias*, 9(3/4), 137-316, 1 cuadro, lám. 1-4. Córdoba.
- JAWORSKI, E. (1926b) Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie des Lias, Doggers, Tithons und der Unterkreide in den Kordilleren im Süden der Provinz Mendoza (Argentinien). Teil I. Lias und Dogger. *Geologische Rundschau*, 17a, 373-427, Taf. 10-13. Berlin.
- JELETZKY, J.A. (1980) Dicoelid belemnites from the Toarcian-middle Bajocian of western and arctic Canada. *Geological Survey of Canada, Bulletin*, 338, 1-71. Ottawa.
- KOCH, F. (1914a) Izvestaj o detaljnem snimanju karte Karlobag-Jablanac. *Különlenyomat a Magyar kir. Földtani intézet 1913. évi jelentéséből*, 637-644. Budapest.
- KOCH, F. (1914b) Bericht über die Detailaufnahme des Kartenblattes Karlobag, Reichen Jablanac. *Mitteilungen aus dem Jahrbuch der königen ungarischen geologischen Reichsanstalt*, 1913. Budapest.
- KOCH, F. (1929) Turnac geoloskoj karti Karlobag - Jablanac Prilog geologiji Velebita i Like. *Posebna Izdanja Geoloskog Zavod Zagreb*, 1-42, 1 mapa. Zabreg.
- MEEK, F.B. (1864) Description of the Jurassic fossils. *Geological Survey of California, Palaeontology of California*, 1(3), 37-53, pl. 7-8. Philadelphia.
- MANCENIDO, M.O. (1978) Studies of Early Jurassic Brachiopoda and their distribution, with special reference to Argentina. Ph. D. Thesis, Department of Geology, University College of Swansea, University of Wales, 1-481, pl. 1-108. (Inédito).
- MANCENIDO, M.O. y DAMBORENEA, S.E. (1981) Sobre la distribución paleogeográfica de algunos géneros de bivalvos y braquiópodos jurásicos. *Circular Informativa Asociación Paleontológica Argentina*, 9, 14.
- MOUTERDE, R., J.L. DOMMERSGUES et R.B. ROCHA (1983) Atlas des fossiles caractéristiques du Lias portugais. II. Carixien. *Ciências da Terra*, 7, 187-254, pl. 1-16. Lisboa.
- ORBIGNY, A. d' (1842-1844) Voyage dans l'Amérique Méridionale (le Brésil, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivie, la République du Pérou), exécuté pendant les années 1826-1833. *Paléontologie*. P. Bertrand Edit. Tome 3(4), 1-152, pl. 1-22. Paris.

- PHILIPPI, E. (1900) Beiträge zur Morphologie und Phylogenie der Lamellibranchier. II. Zur Stammesgeschichte der Pectiniden. Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, 52(1), 64-117. Berlin.
- PHILIPPI R.A. (1899) Los fósiles secundarios de Chile. F.A. Brockhaus, 1-104, lám. 1-42. Santiago de Chile y Leipzig.
- RANGEL Z., C. (1978) Fósiles de Lircay - Uruto. Boletín del Instituto de Geología y Minería (Perú), serie D, 6, 1-35, lám. 1-6. Lima.
- RICCARDI, A.C. (1984) Las asociaciones de amonitas del Jurásico y Cretácico de la Argentina. Actas del Noveno Congreso Geológico Argentino, 4, 559-595. Buenos Aires.
- SCHMIDT-EFFING, R. (1976a) Daten zur Entstehungsgeschichte von Golf, Karibik und Atlantik im Mesozoikum (Vorläufige Mitteilung). Münstersche Forschung zur Geologie und Paläontologie, 38/39, 201-217. Münster.
- SCHMIDT-EFFING, R. (1976b) El Liásico marino de México y su relación con la paleogeografía de América Central. Publicaciones Geológicas ICAITI, 5, 22-23. Guatemala.
- SMITH, P.L. (1983) The Pliensbachian ammonite *Dayiceras dayicerooides* and Early Jurassic paleobiogeography. Canadian Journal of Earth Sciences, 20(1), 86-91.
- SMITH, P.L. and H.W. TIPPER (1986) Plate tectonic and paleobiogeography: Early Jurassic (Pliensbachian) endemism and diversity. Palaios, 1, 399-412.
- SOBETZKY, V.A. (1960) Contribution to the systematics of the upper Cretaceous pectinids from the middle part of the Dniester Basin. Paleontologicheskii Zhurnal, 1960(2), 63-71, pl. 1.
- SUN, D. (1981) On Jurassic System and Jurassic-Cretaceous boundary in Xizang. In: Geological and Ecological Studies of Qinghai-Xizang Plateau. Proceeding of Symposium on Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau (Beijing, China). Vol. 1: Geology, Geological History and origin of Qinghai-Xizang Plateau. Science Press, Gordon and Breach, 333-341. Beijing -New York.
- THAYER, C.W. (1972) Adaptive features of swimming monomyarian bivalves (Mollusca). Forma et Functio, 5, 1-32.
- THAYER, C.W. (1975) Function of the oblique resilum in *Juxtamusium* (Bivalvia, Pectinidae, a balanced adaptative system. Proceedings of the Malacological Society of London, 41, 447-449. London.
- TSANKOV, V. et E. BONCHEV (1933) Liaskata fauna oty Kalotina. Revue de la Société Géologique Bulgare, 4(3), 221-242, pl. 1-2. Sofia.
- WANG Y. and D. SUN (1983) A survey of the Jurassic System of China. Canadian Journal of Earth Sciences, 20(11), 1646-1656. Ottawa.
- WANG, Y. and D. SUN (1985) The Triassic and Jurassic paleogeography and the evolution of the Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau. Canadian Journal of Earth Sciences, 22, 195-204. Ottawa.
- WEN, S., X. LAN, J. CHEN, Z. ZHANG C. CHEN and C. GU (1976) Fossil Lamellibranchia from the Mount Jolmo Lungma region. In: A report of scientific expedition in the Mount Jolmo Lungma region (1966-1968). Paleontology. Fascicle 3, 1-170, pl. 1-40. Science Press. Peking.
- WIEDENMAYER, F. (1980) Die Ammoniten der mediterranen Provinz im Pliensbachian und unteren Toarcian aufgrund neuer Untersuchungen im Generoso-Becken (Lombardische Alpen). Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, 93, 1-261. Basel.
- ZIEGLER, B. (1983) Introduction to paleobiology: general palaeontology. John Wiley & Sons, Ellis Horwood Ltd., 1-225. Chichester.



Contribution to  
I.G.C.P. #171  
Circum-Pacific Jurassic