



***Didemnoides* Bonet y Benveniste-Velásquez (espículas de ascidias didémnidas) en el Tithoniano-Berriasiano de la cuenca Neuquina y su significado estratigráfico secuencial**

Diego A. KIETZMANN^{1,2}

¹Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Ciencias Geológicas, Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

²CONICET-Universidad de Buenos Aires, Instituto de Geociencias Básicas, Ambientales y Aplicadas de Buenos Aires (IGeBA), Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

Email: diegokietzmann@gl.fcen.uba.ar

Editor: Susana E. Damborenea

Recibido: 20 de julio de 2024

Aceptado: 21 de Agosto de 2024

RESUMEN

En este trabajo se describen especímenes del género *Didemnoides* Bonet y Benveniste-Velásquez provenientes de distintas secciones del intervalo Tithoniano–Berriasiano de la cuenca Neuquina (Formación Vaca Muerta). *Didemnoides* ha sido interpretado como espículas de ascidias afines a la familia Didemnidae Giard, por lo que este registro representa la primera documentación de tunicados para el Tithoniano–Berriasiano de la cuenca Neuquina. La presencia de espículas de ascidias didémnidas permite inferir el desarrollo de sustratos duros, alta disponibilidad de nutrientes, baja turbidez del agua y escaso influjo de agua dulce. La ubicación de los niveles portadores de *Didemnoides* dentro del marco estratigráfico secuencial de la Formación Vaca Muerta, evidencia su desarrollo durante los cortejos transgresivos, donde prevalecen estas condiciones.

Palabras clave: espículas, tunicados, diagénesis, Formación Vaca Muerta, Jurásico-Cretácico.

ABSTRACT

Didemnoides Bonet and Benveniste-Velásquez (didemnid ascidian spicules) in the Tithonian–lower Berriasian of the Neuquén Basin and its sequence stratigraphic significance.

In this work, specimens of the genus *Didemnoides* Bonet and Benveniste-Velásquez are described from different sections of the Tithonian–Berriasian interval of the Neuquén Basin (Vaca Muerta Formation). *Didemnoides* has been interpreted as spicules of ascidians related to the family Didemnidae Giard, so this record represents the first documentation of tunicates for the Tithonian–Berriasian of the Neuquén Basin. The presence of spicules of didemnid ascidians allow to infer the development of hard substrates, high availability of nutrients, low water turbidity and low fresh water influx. The location of the *Didemnoides*-bearing levels within the sequence stratigraphic framework of the Vaca Muerta Formation evidences its development during transgressive system tracts, where these conditions prevail.

Keywords: spicules, tunicates, diagenesis, Vaca Muerta Formation, Jurassic-Cretaceous.

INTRODUCCIÓN

Varios organismos *incertae sedis*, esféricos a subesféricos, de entre 10 y 100 μm de diámetro, formados por prismas de calcita que se disponen radialmente desde un centro, p. ej., *Gemeridella*, *Globochaeta*, *Microcodium*, *Didemnoides*, etc., son descritos con frecuencia en sedimentos mesozoicos (Durand Delga 1957, Nowak 1968, Bonet y Benveniste-Velásquez 1971, Buge y Monniot 1972, Borza y Misik 1975, Misik y Borza 1978, Reháková et al. 1996, Michalik et al. 2016). *Gemeridella* y *Globochaeta* fueron asignados a algas calcáreas (Borza 1969, Borza y Misik 1975, Misik y Borza 1978, Bucur 1999), mientras que *Didemnoides* fue interpretado convincentemente como espículas de ascidias (tunicados) relacionadas con el género moderno *Didemnum* por Bonet y Benveniste-Velásquez (1971).

Los tunicados son organismos de cuerpo blando y se dividen en tres clases: Ascidiacea, con formas sésiles, y Thaliacea y Appendicularia, con formas libres flotantes. Algunos miembros de Ascidiacea, como Didemnidae, Polyclinidae y Pyurida, secretan espículas calcáreas distintivas. Didemnidae y Polyclinidae secretan espículas en forma de estrellas (asteroides) y esféricas, respectivamente, de aragonita y/o calcita con tamaños de entre 10 y 125 μm (Plough 1978, Jones 1990, Varol y Houghton 1996, Varol 2006) que están contenidas principalmente dentro de la túnica. Estas espículas son componentes bastante frecuentes en las plataformas carbonáticas modernas (e.g., Gran Barrera de Coral y Bahamas). Sin embargo, su registro fósil es relativamente escaso a pesar de estar presentes desde el Cámbrico (Chen et al. 2003, Nanglu et al. 2023). Los didémnidos modernos tienen una distribución cosmopolita y la mayoría de las especies viven adheridas a superficies duras, en aguas someras (< 50 m), aunque algunas especies habitan también ambientes profundos. Los principales controles para su distribución son la profundidad, la disponibilidad de nutrientes, la turbidez y la temperatura y salinidad del agua (e.g., Millar 1971, Kott 2005, Valentine et al. 2007, Pedrão Ferreira et al. 2019).

Para la cuenca Neuquina, Fernández Carmona et al. (1996) mencionaron la presencia de *Didemnoides moreti* en la Formación Vaca Muerta, pero el material nunca fue ilustrado. El objetivo de la presente contribución es el de documentar la presencia de espículas de tunicados en el Tithoniano-Berriasiense de la cuenca Neuquina, así como presentar su descripción y discutir sus posibles implicancias para la interpretación del ambiente sedimentario de la Formación Vaca Muerta.

MARCO GEOLÓGICO

La cuenca Neuquina (Fig. 1) es una cuenca de retroarco mesozoica desarrollada en el margen Pacífico de Gondwana, que estuvo limitada por el macizo Nordpatagónico al sur, el bloque San Rafael al noreste, y un arco volcánico inmaduro al oeste. Su evolución estuvo sometida a diferentes regímenes tectónicos que ejercieron un control de primer orden en la estructura y evolución sedimentaria (Legarreta and Uliana 1991, 1996). Un régimen tectónico extensional prevaleció durante el Triásico Tardío y el Jurásico Temprano, dando lugar a un conjunto de depocentros estrechos y aislados delimitados por grandes sistemas de fallas de rumbo que fueron rellenados con sedimentos continentales y marinos del Ciclo Precuyano (Gulisano 1981, Gulisano et al. 1984a, Vergani et al. 1995, D'Elia et al. 2020). La depositación durante el Jurásico Temprano al Cretácico Tardío estuvo controlada por subsidencia térmica, interrumpida por eventos tectónicos locales, que dieron lugar al desarrollo de unidades continentales y marinas

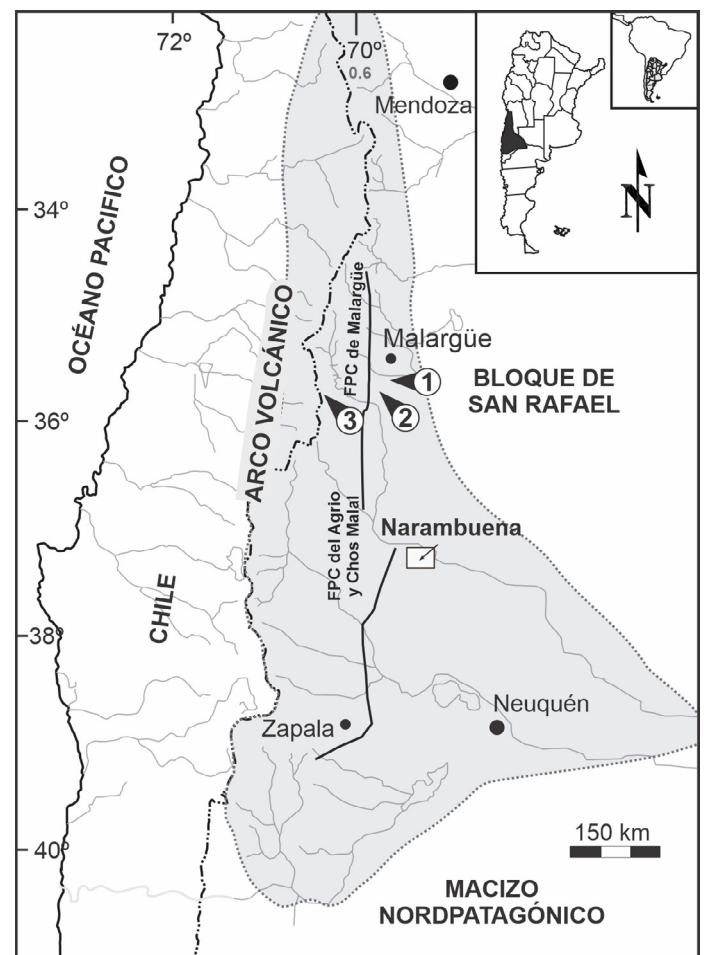


Figura 1. Mapa de ubicación de la cuenca Neuquina y de las localidades mencionadas en el texto: 1) arroyo Loncoche, 2) cuesta del Chihuido, 3) Las Tapaderas. Abreviaturas: FPC) flaja plegada y corrida.

de composición siliciclástica, carbonática y evaporítica de los Grupos Cuyo, Lotena y Mendoza (Gulisano et al. 1984b, Mitchum y Uliana 1985, Vergani et al. 1995, Leanza et al. 2020). Desde el Cretácico Tardío hasta el Cenozoico, la cuenca se vio afectada por una compresión generalizada, que dio lugar a la formación de una extensa faja plegada y corrida (Ramos 2010).

Durante el Tithoniano temprano y el Valanginiano temprano, la cuenca se habría conectado con el océano Proto-Pacífico a partir de estrechos corredores que cruzaban el arco volcánico, permitiendo la depositación de secuencias marinas poco profundas que forman el Subgrupo Mendoza Inferior (Legarreta y Gulisano 1989, Leanza 2009, Leanza et al. 2020). En el sector surmendocino, el Subgrupo Mendoza Inferior está representado por depósitos continentales de la Formación Tordillo (Kimmeridgiano-Tithoniano inferior), sobre los cuales se desarrollaron depósitos de una rampa carbonática correspondiente a las Formaciones Vaca Muerta y Chachao (Tithoniano inferior-Valanginiano inferior) (e.g., Carozzi et al. 1981, Mitchum y Uliana 1985, Kietzmann et al. 2014, Leanza et al. 2020) (Fig. 2).

METODOLOGÍA

Se estudiaron más de 600 cortes delgados de calizas y margas pertenecientes a seis secciones estratigráficas de la Formación Vaca Muerta en el sur de Mendoza y norte de Neuquén (Fig. 3 y Material Suplementario), con el objetivo de realizar un estudio bioestratigráfico regional basado en calciponélidos (Kietzmann et al. 2021a,b) y quistes de dinoflagelados calcáreos (Kietzmann et al. 2023, Kietzmann 2024). Como parte de este estudio, se encontraron numerosos cuerpos es-

feroidales compuestos de prismas radiales de calcita, que se estudiaron con un microscopio petrográfico Leica DM750 con una cámara digital adjunta y software para mediciones micro-métricas. El material estudiado procede de muestras de subsuelo (bloque Nambuena), que se encuentra alojado en el Repositorio Técnico de YPF, Avellaneda, Buenos Aires, bajo el código de colección HGTC, números 15006-1 a 15006-41 (Pozo 1), 15008-1 a 15008-50 (Pozo 2) y 15113-1 a 15113-55 (Pozo 3). Las secciones delgadas provenientes de secciones estratigráficas aflorantes, se encuentran en la colección de Paleontología de la Universidad de Buenos Aires bajo el código BAFC-LD, números AL1 a AL64 (arroyo Loncoche), CH1 a CH68 (cuesta del Chihuido) y T1 a T87 (Las Tapaderas).

Para la descripción y clasificación de las espículas se siguió la terminología de Varol (2006), quien identifica cuatro tipos de espículas: (a) fusiforme: espículas formadas por uno o varios prismas radiales (radios), con o sin apéndices; (b) petaloide: compuesta por bloques que forman una pared circular o elíptica en forma de pétalo; (c) esférico: espículas compuestas de prismas radiales desde el centro de la espícula; y (d) asteroide: espículas en forma de estrella formadas por numerosos radios.

RESULTADOS

A partir del estudio de cortes delgados se reconocieron más de 30 ejemplares, bien a moderadamente preservados, atribuibles a espículas de ascidias, así como numerosos especímenes totalmente recristalizados (Figs. 4 y 5). A pesar del proceso de recristalización, la mayoría de las espículas conservan parte de su estructura original, con morfologías de tipo asteroide, que permite su asignación al género *Didemnoides*

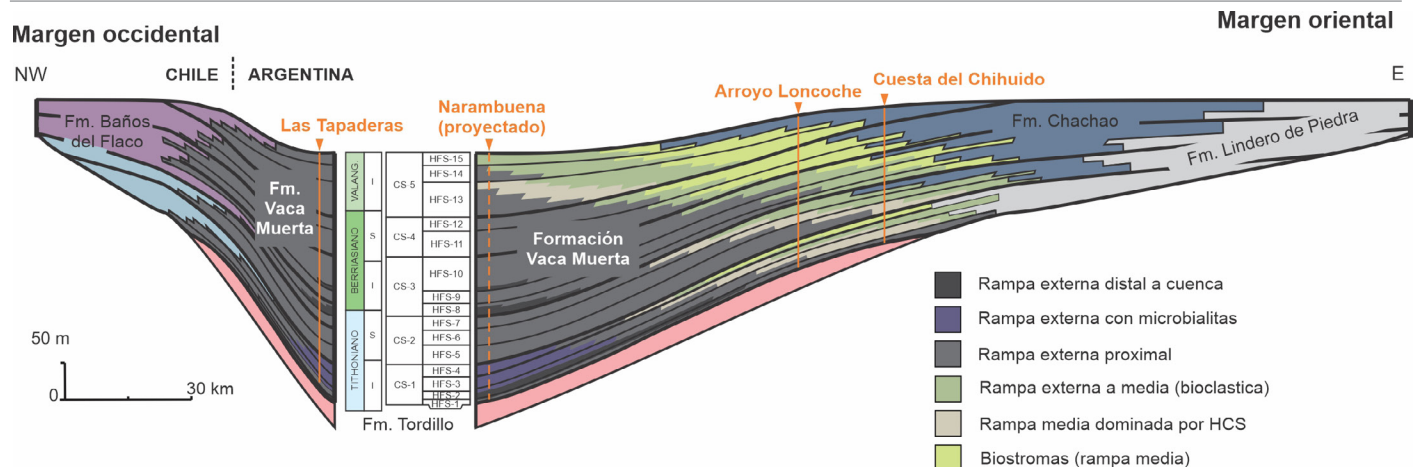


Figura 2. Sección esquemática E-O del Subgrupo Mendoza Inferior en el sector surmendocino de la cuenca Neuquina (~35.5° S), mostrando las unidades litoestratigráficas, las secuencias depositacionales y las facies definidas para la Formación Vaca Muerta por Kietzmann et al. (2014). Referencias: (CS) secuencia compuesta, (HFS) secuencia de alta frecuencia, (I) inferior, (S) superior. Modificado de Kietzmann et al. (2021b).

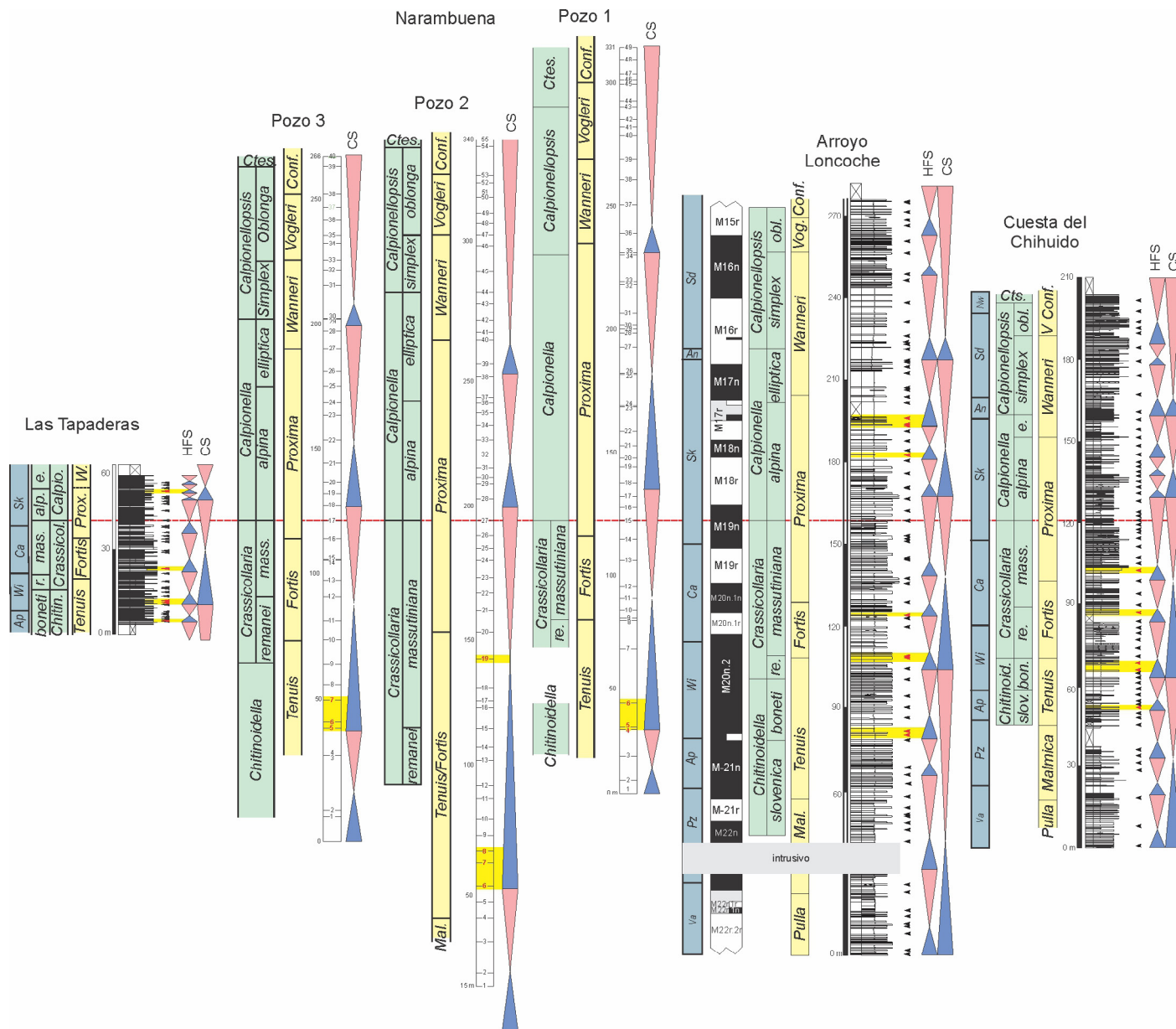


Figura 3. Perfiles Formación Vaca Muerta utilizados en este trabajo horizontalizados a la base de la Zona de *Calpionella* (límite Jurásico-Cretácico). En color rojo se indican las muestras portadoras de espículas de ascidias didémnicas y en amarillo se resaltan los intervalos donde aparecen. Bioestratigrafía: en azul se indican las zonas de amonites (Kietzmann et al. 2014, 2021b), en verde las zonas de calpionélidos (Kietzmann et al. 2021a, 2021b) y en amarillo las zonas de dinoflagelados calcáreos (Kietzmann et al. 2021b, 2023); Magnetoestratigrafía en arroyo Loncoche según Iglesia Llanos et al. (2017); estratigrafía secuencial según Kietzmann et al. (2014 y 2021a,b). Referencias: HFS, secuencias depositacionales de alta frecuencia; CS, secuencias depositacionales compuestas. La información volcada en esta figura puede ser consultada en la tabla provista como Material Suplementario.

Bonet y Benveniste-Velásquez. Sobre la base de su tamaño y número de radios se pueden distinguir dos tipos diferentes de espículas de asteroides.

Paleontología sistemática

Género *Didemnoidea* Bonet y Benveniste-Velásquez 1971

Especie tipo: *Didemnoidea rosetta* Bonet y Benveniste-Velásquez, 1971

Observación: Espículas de tipo asteroide formada por 10-24 radios. Las puntas de los radios suelen ser triangulares

(piramidales). Las especies de este género se distinguen por el ancho de sus radios (Varol 2006).

***Didemnoidea* sp.**

Fig. 4a-b

Material: Dos especímenes bien preservados y numerosos especímenes fuertemente recristalizados de dos secciones delgadas del bloque Nambuena.

Descripción: Espícula de tipo asteroide compuesta por 9 cristales poliédricos de calcita (radios), dispuestos de forma

radial desde el centro de la espícula. En sección los cristales muestran forma triangular, con terminaciones piramidales, formando romboedros. Cada uno de los cristales se expande desde el centro de la espícula hasta un ancho máximo de 4 μm antes de pasar a la terminación piramidal, las que poseen un largo de hasta 1.4 μm . Ópticamente cada cristal se comporta como un solo individuo. No se observa cavidad central. El diámetro máximo de los especímenes, incluyendo las terminaciones piramidales, varía entre 22 y 25 μm . Los especímenes aparecen de manera individual, sin formar agregados.

Distribución estratigráfica: *Didemnoides* sp. fue reconocido en el Tithoniano inferior alto, Zona de dinoflagelados calcáreos de *Colomisphaera tenuis* y Zona de calpionélidos de *Chitinoidea* (equivalente a Zona de amonites de *Aulacosphinctes proximus*) (Figs. 3 y 6).

***Didemnoides moreti* (Durand Delga 1957)**

Fig. 4c-l

- 1957 *Stomiosphaera moreti* n.sp.: Durand Delga, p. 163, Fig. 5
- 1966 *Clypeina parvavissima* n. sp.: Dragastan, p. 44-45, Tabla 1, Fig. 2-7
- 1968 *Stomiosphaera moreti* Durand Delga: Nowak, p. 293-294-Tabla 26, Fig. 3-4.
- 1971 *Didemnoides rosetta* n. sp.: Bonet y Benveniste Velásquez, p. 10-11, Tabla2, Fig. 1-6, Tabla 3, Fig. 1-6.
- 1971 *Clypeina parvavissima* Dragastan: Dragastan, p. 189-190, Tabla 12, Fig. 6-8
- 1978 *Didemnoides moreti* (Durand Delga): Misík y Borza, p. 312-320, Tabla 2, Fig. 1-19, Tabla 3, Fig. 1-9.
- 1994 *Didemnoides moreti* (Durand Delga): Myczyński y Pszczółkowski, Tabla 3, Fig. 6.
- 1994 *Didemnoides moreti* (Durand Delga): Bodrogi et al., Tabla 2, Fig. 1, Tabla 4, Fig. 1-4.
- 1998 *Didemnoides moreti* (Durand Delga): Sykora et al., Tabla 2, Fig. 6.
- 1999 *Didemnoides moreti* (Durand Delga): Schlagintweit y Ebli, p. 406-407, Tabla 12, Fig. 7-8, 12.
- 2016 *Didemnoides moreti* (Durand Delga): Hoedemaeker et al., Tabla 20, Fig. O

Material: Veintiocho especímenes bien a moderadamente preservados y numerosos especímenes recristalizados provenientes de tres pozos del bloque Nambuena, y de las secciones del arroyo Loncoche, cuesta del Chihuido y Las Tapaderas.

Descripción: Espícula de tipo asteroide compuesta por más de 16 cristales poliédricos de calcita (radios), dispuestos de forma radial desde el centro de la espícula. En sección los

cristales muestran forma triangular, con terminaciones piramidales, formando romboedros. Cada uno de los cristales se expande desde el centro de la espícula hasta un ancho máximo de 4 a 10 μm antes de pasar a la terminación piramidal. Ópticamente cada cristal se comporta como un solo individuo. No se observa cavidad central. El diámetro máximo de los especímenes, incluyendo las terminaciones piramidales, varía entre 40 y 64 μm . Las terminaciones piramidales tienen un largo máximo de hasta 2 μm . Los especímenes aparecen de manera individual, sin formar agregados.

Distribución estratigráfica: De acuerdo con Misík y Borza (1978) el rango estratigráfico conocido es Triásico Superior (Carniano) – Cretácico Inferior (Albiano inferior). En las muestras estudiadas *D. moreti* fue reconocido para el intervalo Tithoniano inferior alto – Berriasiano inferior. Los primeros especímenes aparecen en la parte inferior de la Zona de amonites de *Aulacosphinctes proximus*, equivalente a la parte inferior de la Zona de dinoflagelados calcáreos de *Colomisphaera tenuis*. Los últimos especímenes fueron reconocidos en la parte inferior de la Zona de amonites de *Substeueroceras koeneni*, equivalente a la parte media de la Subzona de calpionélidos de *C. alpina* (Zona Estándar de *Calpionella*) (Figs. 3 y 6).

DISCUSIÓN

Preservación

La mayor parte de las especies de ascidias didémnidas modernas poseen espículas aragoníticas (e.g., Varol 2006). En el caso de las espículas descritas en la Formación Vaca Muerta, la alta recristalización sugiere que la mineralogía original de las espículas fue probablemente aragonita o calcita de bajo Mg, que actualmente se encuentra invertida a calcita. Durante el Jurásico Tardío-Cretácico Temprano la relación Mg/Ca del agua de mar era baja, conformando lo que se conoce como mares calcíticos (Sandberg 1983). Sin embargo, la relación Mg/Ca en los océanos influyó fuertemente a los organismos autótrofos, pero no así a los heterótrofos, probablemente porque los organismos autótrofos poseen mecanismos de calcificación menos controlados a partir de la remoción de CO_2 por fotosíntesis (Stanley et al. 1999, Ries et al. 2010). Por otro lado, en las secciones estudiadas, las partículas esqueléticas de composición original calcítica (tanto calcita de alto Mg como calcita de bajo Mg) se encuentran bien preservadas, mientras que las aragoníticas se encuentran neomorizadas a calcita. Teniendo en cuenta esto, se interpreta que la composición original de las espículas estudiadas fue probablemente aragonita.

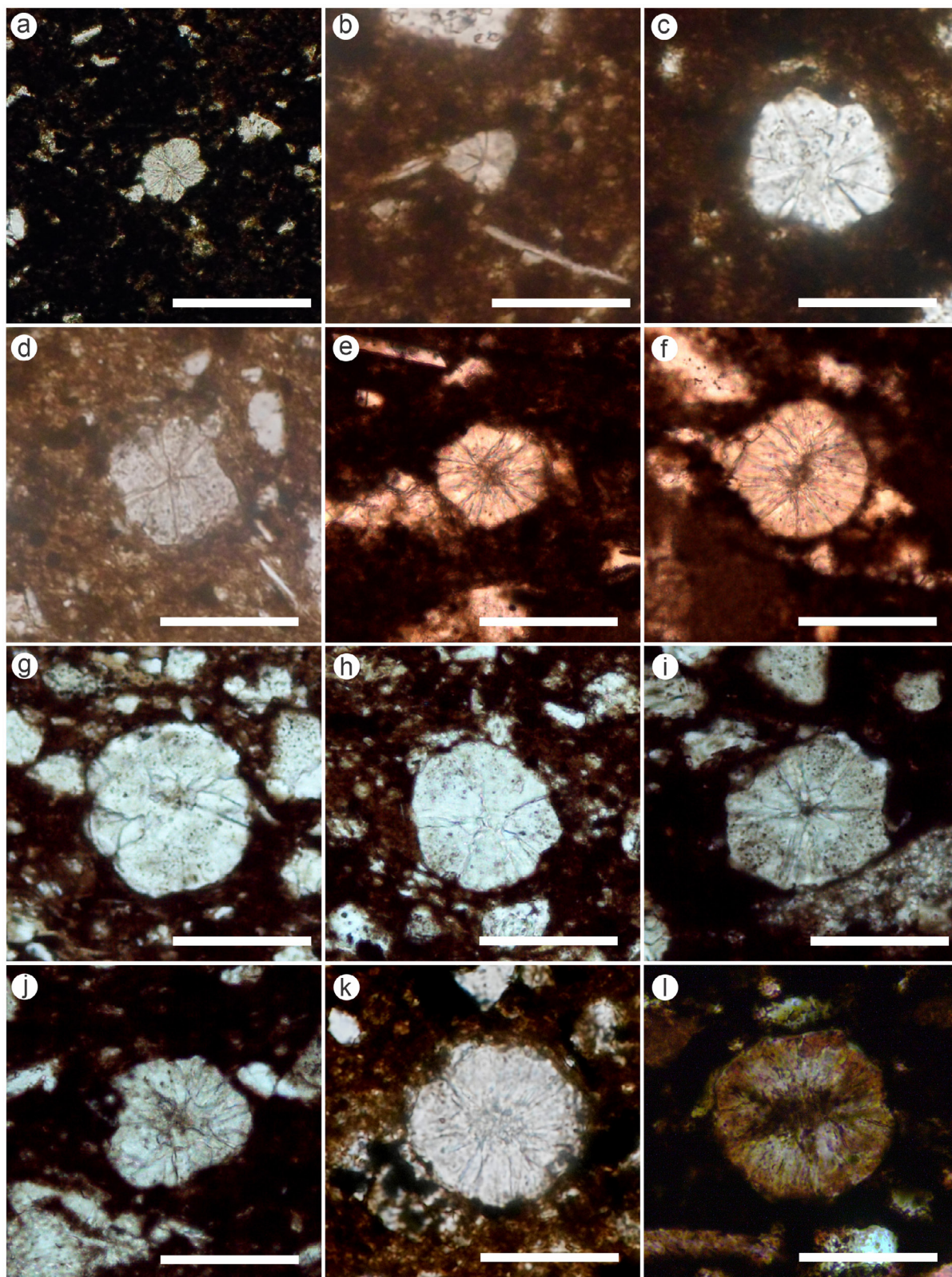


Figura 4. Espículas asignables a *Didemnoidea* de la Formación vaca Muerta: a-b) *Didemnoidea* sp., (a) Tithoniano inferior, Zona de *Colomisphaera tenuis*, bloque Narambuena, pozo 1 (HGTC15006-4), (b) Tithoniano inferior, Zona de *Colomisphaera tenuis*, bloque Narambuena, pozo 2 (HGTC15113-7); c-l) *Didemnoidea moreti* (Durand Delga), (c) Tithoniano inferior, Zona de *Colomisphaera tenuis*, bloque Narambuena, pozo 1 (HGTC15008-4), (d) Tithoniano inferior, Zona de *Colomisphaera tenuis* / *Chitinoidella*, bloque Narambuena, pozo 2 (HGTC15113-6), (e-f) Tithoniano inferior, Zona de *Colomisphaera tenuis* / *Chitinoidella*, bloque Narambuena, pozo 3 (HGTC15008-5), (g-k) Tithoniano superior, Zona de *Colomisphaera fortis* / Subzona de *Crassicollaria remanei*, bloque Narambuena, pozo 2 (HGTC15113-19), (l) Berriasiano inferior, Zona de *Substeuerocheras koeneni* / Subzona de *Calpionella alpina*, Las Tapaderas (T75). Escala: 50 μ m.

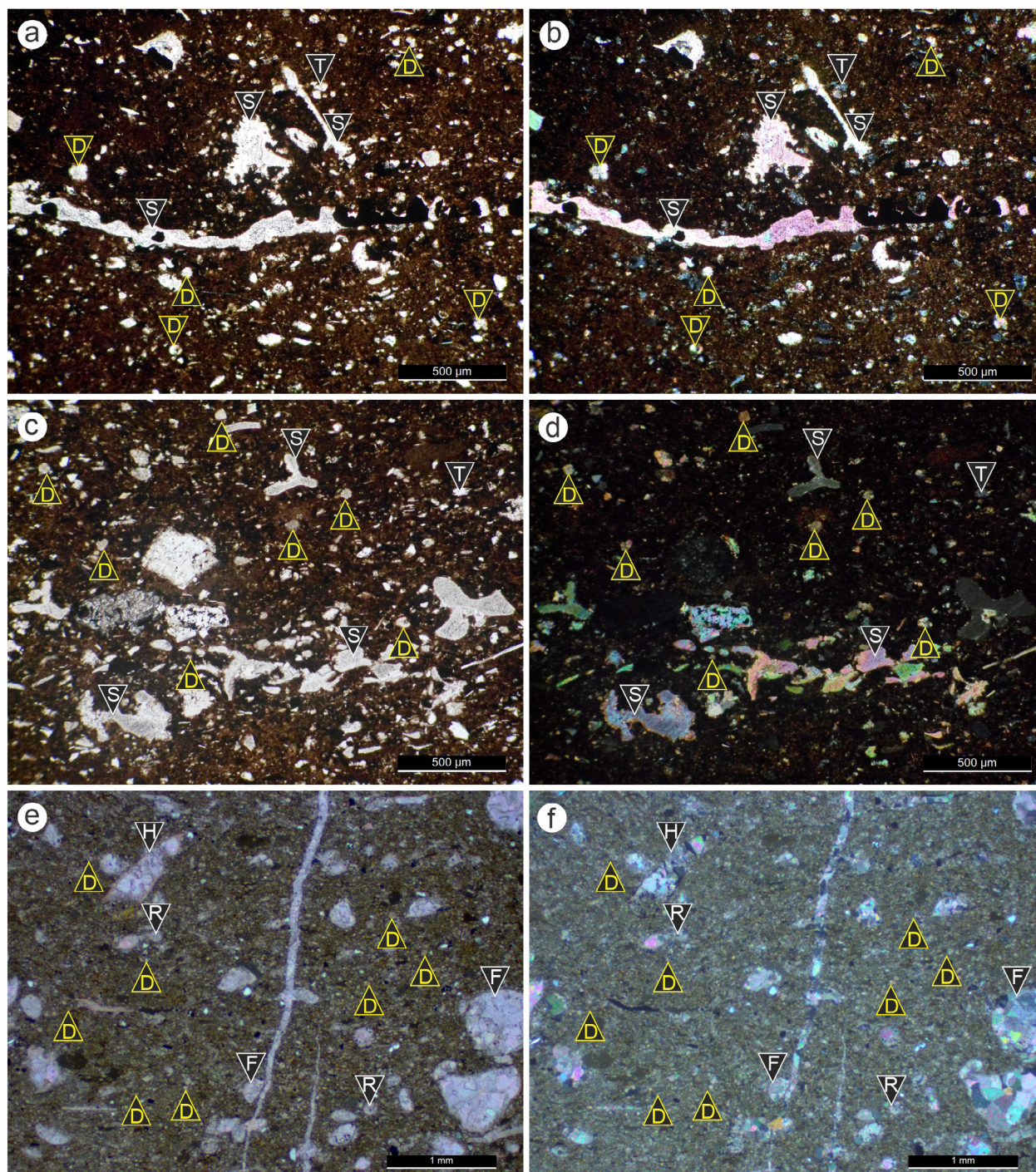


Figura 5. Depósitos tempestíticos distales con espículas de tipo *Didemnoidea*, con nicoles paralelos y cruzados: a-b) Wackestone gradado con *Saccocoma* (S), *Didemnoidea* (D) y terrígenos (T) tamaño limo (facies de cuenca, Zona de *Colomisphaera tenuis*, bloque Narambuena); c-d) Wackestone gradado con *Saccocoma* (S), *Didemnoidea* (D), detritos bioclásticos indeterminados y terrígenos (T) tamaño limo (facies de cuenca, Zona de *Colomisphaera fortis*, bloque Narambuena); e-f) Wackestone masivo con foraminíferos bentónicos del género *Epistomina* (F), radiolarios (R), fragmentos de huesos (H), *Didemnoidea* y escasos terrígenos tamaño limo (facies de rampa externa, Zona de *Substeueroceras koeneni* / Subzona de *Calpionella alpina*, arroyo Loncoche).

Inferencias paleoecológicas

La clasificación de las ascidias se basa esencialmente en la anatomía de las partes blandas, sin embargo, la morfología de las espículas de ascidias varía de una especie a otra (e.g. Brookfield 1988), aunque también pueden ser variables den-

tro de la misma especie (e.g. Kott 1984). En este sentido, las dos morfoespecies reconocidas en la Formación Vaca Muerta podrían pertenecer a dos especies diferentes o a la misma especie.

De acuerdo con las observaciones realizadas en lámina

delgada, *Didemnoides moreti* muestra grandes similitudes con las espículas de algunas especies de los géneros *Trididemnum* Della Valle y *Lissoclinum* Verrill (Kott 1984, 2003, 2004a, 2004b, 2005). Ambos géneros son cosmopolitas, de salinidad normal y temperaturas de entre 15 y 30 °C, aunque algunas especies habitan temperaturas más bajas. Asimismo, la gran mayoría de las especies habitan aguas someras (< 50 m) y zonas protegidas del arrecife trasero, aunque algunas especies han sido registradas hasta profundidades mayores a 300 m (Shenkar y Swalla 2011, OBIS 2024). Si bien las características ecológicas son consistentes con el ambiente depositacional de la Formación Vaca Muerta, resulta arriesgado intentar realizar inferencias paleoecológicas sin poder realizar una asignación taxonómica más específica. A pesar de esta limitación, la presencia de espículas de ascidias permite inferir el desarrollo de sustratos duros, alta disponibilidad de nutrientes, baja turbidez del agua y escaso influjo de agua dulce al sistema (e.g., Millar 1971, Kott 2005, Valentine et al. 2007, Pedrão Ferreira et al. 2019).

Facies e inferencias estratigráficas

El sistema Vaca Muerta – Chachao conforma un sistema de rampa carbonática (Mombro et al. 1978, Legarreta et al. 1981, Mitchum y Uliana 1985, Legarreta y Gulisano 1989, Kietzmann et al. 2008, 2011, 2014), donde los depósitos proximales están representados principalmente por biostromas de ostras (*Aetostreon*) ubicados en la rampa interna y media (Formación Chachao), mientras que los depósitos distales consisten en una alternancia de packstones/grainstones bioclásticos y peloidales, wackestones bioclásticos y margas, depositados desde la rampa media distal hasta la cuenca (Kietzmann et al. 2014, 2016). Los intervalos portadores de *Didemnoides* ocurren en facies de rampa externa y cuenca, asociados a la depositación de tempestitas distales. En el intervalo Tithoniano, estos depósitos incluyen wackestones y packstones peloidales laminados, formados por concentraciones gradadas de microcrinoideos (*Saccocoma*), ostrácodos desarticulados, escasos radiolarios y terrígenos tamaño limo (Fig. 5a-d). En el intervalo Berriasiano inferior, los depósitos con *Didemnoides* están asociados a wackestones ricos en foraminíferos bentónicos (*Epistomina*), que contienen además abundantes radiolarios y restos óseos de peces.

Al ubicar las muestras en un contexto estratigráfico secuencial (Fig. 6) se observa que los horizontes con *Didemnoides* se encuentran concentrados en los cortejos transgresivos. Si bien estos depósitos indican que las espículas fueron transportadas desde zonas más someras, la presencia de espículas de ascidias en estas facies es consistente con las características inferidas en el apartado anterior, ya que

los estadios transgresivos suelen estar asociados al desarrollo de sustratos endurecidos, baja turbidez del agua e influjo de agua dulce restringido, debido a que la acumulación de sedimentos queda principalmente restringida a los sectores costeros. Por otro lado, durante los estadios transgresivos en las plataformas suelen instalarse condiciones eutróficas a mesotróficas (e.g., Arthur y Sageman 2005). En efecto, las concentraciones de *Saccocoma* (microfacies de *Saccocoma*) en la Formación Vaca Muerta suelen desarrollarse en el cortejo transgresivo (Kietzmann y Palma 2009a), al igual que las concentraciones pausiespecíficas del foraminífero *Epistomina* (Kietzmann y Palma 2009b, Kietzmann et al. 2014, 2016), que suelen desarrollarse bajo condiciones de baja circulación y deficientes en oxígeno debido a su estrategia quimiosimbionte (Sagasti y Ballent 2002). En los sistemas de rampas del Grupo Mendoza, las concentraciones de *Epistomina* caracterizan facies transgresivas, tanto en la Formación Vaca Muerta (Kietzmann et al. 2014, 2016), como en la Formación Agrio (Sagasti y Ballent 2002, Kietzmann y Paulin 2019).

En los sectores someros de la rampa, representados en la Formación Chachao, estuvo representada por una asociación de tipo heterozoan, con bivalvos aragoníticos, ostreidos, gastrópodos, briozoos, equinodermos, serpúlidos solitarios (*Parsimonia*) y coloniales (*Sarcinella*), corales ramosos, foraminíferos bentónicos (principalmente *Lenticulina*) y espículas de demosponjas (e.g., Carozzi et al. 1981, Legarreta et al. 1981, Palma et al. 1992, Palma 1996). Carozzi et al. (1981) reconocieron el desarrollo de corales ramosos asociados a un decrecimiento general de los otros componentes durante las inundaciones. Mientras que Palma y Angeleri (1992) reconocieron el desarrollo de serpúlidos coloniales del género *Sarcinella* durante interrupciones cortas en la sedimentación carbonática, indicando condiciones similares a las que sugieren la presencia de espículas de ascidias en la Formación Vaca Muerta.

Esta tendencia estratigráfica asociada al cortejo transgresivo fue también reportada en el Pleistoceno de la Gran Barrera de Coral del norte de Australia por Glenn et al. (1993), así como en la cuenca de Eucla, al sur de Australia, donde la abundancia de espículas de tunicados tiende a mostrar aumentos significativos hacia la superficie de máxima inundación. Estos dos ejemplos poseen gran relevancia en la comprensión de la abundancia de los tunicados, ya que la Gran Barrera se encuentra dentro de la provincia de los carbonatos tropicales, mientras que la plataforma carbonática del Eucla se ubica en la provincia de los carbonatos de aguas frías, demostrando que las variaciones eustáticas y euribáticas son un control de primer orden. Sin embargo, a diferencia de los ejemplos citados, que corresponden a una plataforma

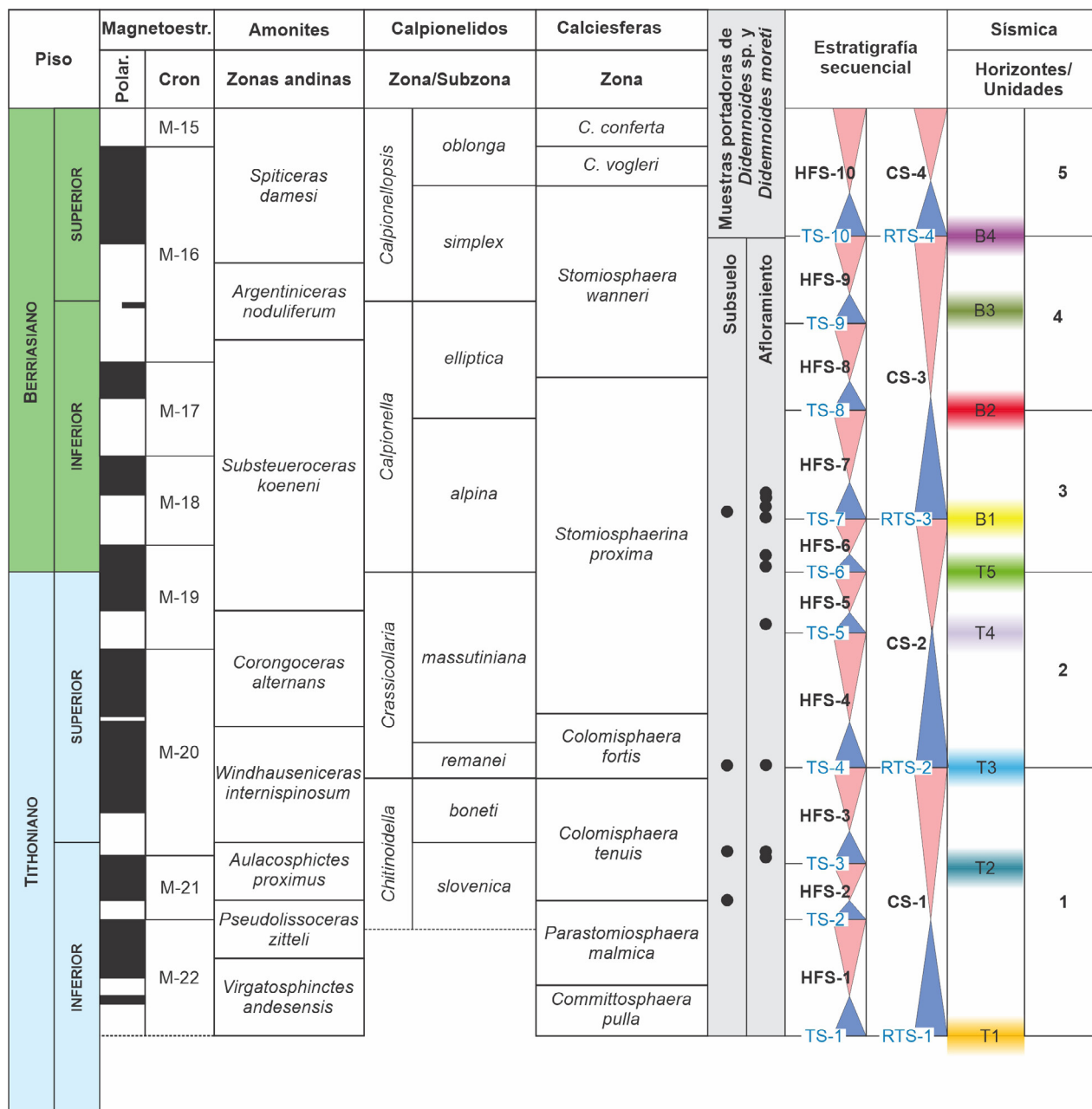


Figura 6. Distribución estratigráfica de las muestras portadoras de *Didemnoidea* en el esquema estratigráfico secuencial de la Formación Vaca Muerta, donde se puede notar que los horizontes con espículas de ascidias están restringidos al cortejo transgresivo (triángulos azules) de las secuencias de alta frecuencia (HFS). Magnetoestratigrafía y distribución temporal de las zonas de amonites andinas según Iglesia Llanos et al. (2017) y Kietzmann et al. (2018). Zonación de calpionelidos según Kietzmann et al. (2021a). Zonación de calciesferas (quistes de dinoflagelados calcáreos) según Kietzmann et al. (2023). Estratigrafía secuencial según Kietzmann et al. (2014); los triángulos azules indican el cortejo sedimentario transgresivo, los triángulos rojos el cortejo sedimentario regresivo, TS: superficie transgresiva; RTS: superficie transgresiva regional, HFS: secuencia depositacional de alta frecuencia, CS: secuencia depositacional compuesta. Unidades sísmicas según Desjardins et al. (2016) y Minisini et al. (2020).

de margen definido (Gran Barrera) y una plataforma abierta (cuenca de Eucla), la geometría de rampa del sistema Vaca Muerta-Chachao permitió inundaciones más rápidas y la instalación temprana de las condiciones adecuadas para la proliferación de los tunicados didémnicos en las facies someras del cortejo transgresivo, del mismo modo que favoreció el desarrollo de concentraciones de *Epistomina* en las facies distales.

Futuros estudios, basados en la recuperación de espículas para su observación tridimensional al microscopio electrónico, permitirán una asignación taxonómica más precisa y, probablemente, la realización de inferencias paleoecológicas más específicas que contribuyan a una mejor comprensión del sistema depositacional de la Formación Vaca Muerta.

CONCLUSIONES

El estudio de más de 600 láminas delgadas provenientes de la Formación Vaca Muerta en el sector surmendocino y norneuquino de la cuenca Neuquina ha permitido el reconocimiento de dos tipos de espículas de ascidias didémnicas: *Didemnoidea* sp. y *Didemnoidea moreti* (Durand Delga). Este registro documenta por primera vez la presencia de tunicados para el Tithoniano – Berriasiano de la cuenca Neuquina.

En el intervalo tithoniano, las espículas aparecen concentradas en depósitos tempestíticos distales con *Saccocoma*, mientras que en el intervalo Berriasiano aparecen asociadas a concentraciones mono-específicas de foraminíferos bentónicos del género *Epistomina*. Ambos casos ocurren en facies de cuenca a rampa externa y forman parte de los cortejos sedimentarios transgresivos.

La presencia de espículas de ascidias didémnicas permite inferir el desarrollo de sustratos duros, alta disponibilidad de nutrientes, baja turbidez del agua y escaso influjo de agua dulce, condiciones que prevalecen durante los estadios transgresivos.

AGRADECIMIENTOS

Los resultados de este trabajo se enmarcan en los proyectos PICT 2018–02492 y PICT-2021-I-A-00683 financiados por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica. El autor agradece a YPF y Chevron por la autorización del conjunto de datos sobre microfósiles calcáreos de las muestras de subsuelo, así como a Graciela Bressan por las discusiones sobre los tunicados. Se agradecen las revisiones realizadas por Juan Pablo Pérez Panera y Francisco Sánchez Beristain, así como la labor editorial de Susana Damborenea, que han contribuido a mejorar el manuscrito original.

Material Suplementario: <https://revista.geologica.org.ar/raga/article/view/1790/1723>

REFERENCIAS

Arthur, M.A. y Sageman, B.B. 2005. Sea Level Control on Source Rock Development: Perspectives from the Holocene Black Sea, the mid-Cretaceous Western Interior Basin of North America, and the Late Devonian Appalachian Basin. En: Harris, N.B. (ed.), The Deposition of Organic Carbon-rich Sediments: Models, Mechanisms and Consequences. SEPM Special Publication 82.

Bodrogi, I., Ebner, F., Lobitzer, H., Pašava, J. y Sachsenhofer, R.F. 1994. Die Bitumenmergel der Kainacher Gosau (Steiermark, Österreich). Jubiläumsschrift 20 Jahre Geologische Zusammenarbeit Österreich –

Ungarn 2: 127-144.

Bonet, F. y Benveniste-Velasquez, N. 1971. Espículas de ascidias fósiles y actuales. Revista del Instituto Mexicano del Petróleo 3(4): 8-35.

Borza, K. 1969. Die Mikrofazies und Mikrofossilien des Oberjuras und der Unterkreide der Klippen Zone der Westkarpaten. Slovak Academy of Sciences, Publishing House, 301 p., Bratislava.

Borza, K. y Misík, M. 1975. *Gemeridella minuta* n. gen., n. sp. aus der Oberen Trias der Westkarpaten. Geologica Carpathica 26(1): 77-81.

Brookfield, M.E. 1988. Where are all the fossil sea squirts? Micropaleontology 34: 277-283.

Bucur, I. 1999. Lower Cretaceous dasyclad algae from the Padurea Craiului Massif (Northern Apuseni Mountains, Romania). Acta Palaeontologica Romaniae 2: 53-72.

Buge, E. y Monniot, F. 1972. Nouveaux spicules d'Ascidies de l'Ypresien du bassin de Paris et de Toarcien des Deux-Sevres. Geobios 5: 83-90.

Carozzi, A.V., Bercowski, F., Rodriguez, M., Sanchez, M. y Vonesch, T. 1981. Estudio de microfazies de la Formación Chachao (Valanginiano), Provincia de Mendoza. Actas 8 Congreso Geológico Argentino, Actas 2: 545-565, San Luis.

Chen, J.Y., Huang, D.Y., Peng, Q.Q., Chi, H.M., Wang, X.Q. y Feng, M. 2003. The first tunicate from the early Cambrian of South China. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 100: 8314-8318.

D'Elia, L., Bilmes, A., Naipauer, M., Vergani, F. D., Muravchik, M. y Franzese, J.R. 2020. The Syn-Rift of the Neuquén Basin (Precuyano and Lower Cuyano Cycle): Review of Structure, Volcanism, Tectono-Stratigraphy and Depositional Scenarios. En: Kietzmann, D.A. y Folguera, A. (eds.), Opening and closure of the Neuquén Basin in the Southern Andes, 3-22, Springer.

Desjardins, P., Fantín, M.A., González Tomassini, F., Reijenstein, H.M., Sattler, F., Dominguez, F., Kietzmann, D.A., Leanza, H.A., Bande, A., Beinot, S., Borgnia, M., Vittore, F., Simo, T. y Minisini, D. 2016. Estratigrafía sísmica regional. En: González, G., Vallejo, D., Kietzmann, D.A., Marchal, D., Desjardins, P., González Tomassini, F., Gómez Rivarola, L. y Domínguez, F. (eds.), Transecta regional de la Formación Vaca Muerta. Integración y correlación de sísmica, perfilaje de pozos, coronas y afloramiento. Instituto Argentino del Petróleo y el Gas – Asociación Geológica Argentina, 5-22, Buenos Aires.

Dragastan, O. 1966. Microfaziesurile Jurasicului Superior si Cretacicului Inferior din Muntii Apuseni. Annalele Universitate Bucuresti, Geologie-Geografie 15(2): 37-47.

Dragastan, O. 1971. New algae in the Upper Jurassic and Lower Cretaceous in the Bicaz valley East Carpathians (Romania). Revista Española de Micropaleontología 3(2): 155-192.

Durand Delga, M. 1957. Quelques remarques sur les fibrosphères. Bulletin du Service de la carte géologique de l'Algérie 13, Travaux des Collaborateurs 1956: 153-164.

Fernández Carmona, J., Álvarez, P. y Aguirre-Urreta, M.B. 1996. Calpionélicos calcáreos y grupos *incertae sedis* en la Formación Vaca

- Muerta (Tithoniano Superior), Alta Cordillera Mendocina, Argentina. 13° Congreso Geológico Argentino y 3° Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Actas 5: 225, Buenos Aires.
- Glenn, C.R., Kronen, J.D., Symonds, P.A., Wei, W. y Kroon, D. 1993. High-resolution sequence stratigraphy, condensed sections, and flooding events off the Great Barrier Reef: 0-1.5 Ma. En: McKenzie, J.A., Davies, P.J., Palmer-Julson, A. (eds.), Northeast Australian Margin Sites 811-826. Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results 133: 353-364.
- Gulisano, C.A. 1981. El ciclo Cuyano en el norte de Neuquén y sur de Mendoza. 8° Congreso Geológico Argentino, Actas 3: 579-592, San Luis.
- Gulisano, C. A., Gutiérrez Pleimling, A., Digregorio, R. 1984a Esquema estratigráfico de la secuencia Jurásica del oeste de la provincia de Neuquén. 9° Congreso Geológico Argentino, Actas 1: 237-259, San Carlos de Bariloche.
- Gulisano, C., Gutiérrez Pleimling, R., Digregorio, R. E. 1984b. Análisis estratigráfico del intervalo Tithoniano-Valanginiano (Formaciones Vaca Muerta, Quintuco y Mulichinco) en el suroeste de la provincia del Neuquén. 9° Congreso Geológico Argentino, Actas 1: 221-235, San Carlos de Bariloche.
- Hoedemaeker, P.J., Janssen, N.M.M., Casellato, C.E., Gardin, S., Reháková, D. y Jamrichová, M. 2016. Jurassic/Cretaceous boundary in the Río Argos succession (Caravaca, SE Spain). *Revue de Paléobiologie* 35 (1): 111-247.
- Iglesia Llanos, M.P., Kietzmann, D.A., Kohan Martínez, M. y Palma, R.M. 2017. Magnetostratigraphy of the Upper Jurassic-Lower Cretaceous of Argentina: Implications for the Jurassic-Cretaceous boundary in the Neuquén Basin. *Cretaceous Research* 70: 189-208.
- Jones, N. 1990. Tunicate spicules and their syntaxial overgrowths: examples from the Pleistocene Ironshore Formation, Grand Cayman, British West Indies. *Canadian Journal of Earth Sciences* 27: 525-532.
- Kietzmann, D. 2024. New Tithonian-Berriasian morphospecies of the genus *Stomiosphaera* Wanner (calcareous dinoflagellate cysts) from the Vaca Muerta Formation, Neuquén Basin, Argentina. *Cretaceous Research* 155: 105786
- Kietzmann, D.A. y Palma, R.M. 2009a. Microcrinoideos saccocómidos en el Tithoniano de la Cuenca Neuquina. ¿Una presencia inesperada fuera de la región del Tethys? *Ameghiniana* 46 (4): 695-700.
- Kietzmann, D.A. y Palma, R.M. 2009b. Tafofacies y biofacies de la Formación Vaca Muerta en el sector surmendocino de la Cuenca Neuquina: implicancias paleoecológicas, sedimentológicas y estratigráficas. *Ameghiniana* 46(2): 321-343.
- Kietzmann, D.A. y Paulin, S. 2019. Cyclostratigraphy of an upper Valanginian - lower Hauterivian mixed siliciclastic-carbonate ramp succession (Pilmatue Member of the Agrio Formation), Loma La Torre section, northern Neuquén Basin, Argentina. *Cretaceous Research* 98: 26-46.
- Kietzmann, D.A., Palma, R.M. y Bressan, G.S. 2008. Facies y microfacies de la rampa tithoniana-berriasiana de la Cuenca Neuquina (Formación Vaca Muerta) en la sección del arroyo Loncoche – Malargüe, provincia de Mendoza. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63: 696-713.
- Kietzmann, D. A., Martín-Chivelet, J., Palma, R.M., López-Gómez, J., Lescano, M. y Concheyro, A. 2011. Evidence of precessional and eccentricity orbital cycles in a Tithonian source rock: the mid-outer carbonate ramp of the Vaca Muerta Formation, Northern Neuquén Basin, Argentina. *AAPG Bulletin* 95: 1459-1474.
- Kietzmann, D.A., Palma, R.M., Riccardi, A.C., Martín-Chivelet, J. y López-Gómez, J. 2014. Sedimentology and sequence stratigraphy of a Tithonian – Valanginian carbonate ramp (Vaca Muerta Formation): A misunderstood exceptional source rock in the Southern Mendoza area of the Neuquén Basin, Argentina. *Sedimentary Geology* 302: 64-86.
- Kietzmann, D. A., Ambrosio, A., Suriano, J., Alonso, S., González Tomassini, F., Depine, G. y Repol, D. 2016. The Vaca Muerta-Quintuco system (Tithonian – Valanginian) in the Neuquén Basin, Argentina: a view from the outcrops in the Chos Malal fold and thrust belt. *American Association of Petroleum Geologists* 100(5): 743-771.
- Kietzmann, D.A., Iglesia Llanos, M.P., Ivanova, D.K., Kohan Martínez, M. y Sturlesi, M.A. 2018. Toward a multidisciplinary chronostratigraphic calibration of the Jurassic–Cretaceous transition in the Neuquén Basin. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 75(2): 175-187.
- Kietzmann, D. A., Iglesia Llanos, M. P., González Tomassini, F., Lanusse Noguera, I., Vallejo, D. y Reijenstein, H. 2021a. Upper Jurassic - Lower Cretaceous calpionellid zones in the Neuquén Basin (Southern Andes, Argentina): Correlation with ammonite zones and biostratigraphic synthesis. *Cretaceous Research* 127: 104950.
- Kietzmann, D.A., Iglesia Llanos, M.P., Palacio, J. P. y Sturlesi, M.A. 2021b. Facies analysis and stratigraphy across the Jurassic-Cretaceous boundary in a new basinal Tithonian–Berriasian section of the Vaca Muerta Formation, Las Tapaderas, Southern Mendoza Andes, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 109: 103267.
- Kietzmann, D. A., Iglesia Llanos, M. P., Iovino, F. 2023. Tithonian–Berriasian calcisphere (calcareous dinoflagellate cysts) zones in the Neuquén Basin, Argentina: correlation between Southern Andes and Tethyan regions. *Newsletters on Stratigraphy* 56(2), 157-185.
- Kott, P. 1984. Related species of *Trididemnum* in symbiosis with Cyanophyta. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 107 (4): 515-520.
- Kott, P. 2003. New syntheses and new species in the Australian Ascidiacea. *Journal of Natural History* 37: 1611-1653.
- Kott, P. 2004a. New and little-known species of Didemnidae (Ascidacea, Tunicata) from Australia (part 1). *Journal of Natural History* 38(6): 731-774.
- Kott, P. 2004b. New and little-known species of Didemnidae (Ascidacea, Tunicata) from Australia (part 2). *Journal of Natural History* 38(19):2455-2526.
- Kott, P. 2005. New and little-known species of Didemnidae (Ascidacea, Tunicata) from Australia (Part 3). *Journal of Natural History* 39(26):

- 2409-2479.
- Leanza, H.A. 2009. Las principales discordancias del Mesozoico de la Cuenca Neuquina según observaciones de superficie. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 11: 145-184.
- Leanza, H.A., Kietzmann, D.A., Iglesia Llanos, M.P. y Kohan Martínez, M.P. 2020. Stratigraphic context, cyclostratigraphy, and magnetostratigraphy of the Vaca Muerta Formation. En: Minisini, D., Fantin, M., Lanusse, I. y Leanza, H.A. (eds.), *Integrated geology of unconventional: The case of the Vaca Muerta play, Argentina*. American Association of Petroleum Geologists, Memoir 121: 39-60, Tulsa.
- Legarreta, L. y Gulisano, C.A. 1989. Análisis estratigráfico secuencial de la Cuenca Neuquina (Triásico superior–Terciario inferior, Argentina). En: Chebli, G. y Spalletti, L.A. (eds.), *Cuencas Sedimentarias Argentinas*. Serie Correlación Geológica 6: 221-243, Tucumán.
- Legarreta, L. y Uliana, M.A. 1991. Jurassic–Cretaceous marine oscillations and geometry of back-arc basin, Central Argentina Andes. En: McDonald, D.I.M. (ed.), *Sea Level Changes at Active Plate Margins: Process and Product*. International Association of Sedimentologists, Special Publication 12, 429-450, Oxford.
- Legarreta, L. y Uliana, M.A. 1996. The Jurassic succession in west central Argentina: stratal patterns, sequences, and paleogeographic evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 120: 303-330.
- Legarreta, L., Kozłowski, E. y Boll, A. 1981. Esquema estratigráfico y distribución de facies del Grupo Mendoza en el ámbito surmendocino de la cuenca neuquina. 8° Congreso Geológico Argentino, Actas 3: 389-409, San Luis.
- Michalík, J., Rehakova, D., Grabowski, J. y Lintnerová, O. 2016. Stratigraphy, plankton communities, and magnetic proxies at the Jurassic /Cretaceous boundary in the Pieniny Klippen Belt (Western Carpathians, Slovakia). *Geologica Carpathica* 67(4): 303-328.
- Millar, R.H. 1971. The biology of ascidians. *Advances in Marine Biology* 9: 1-100
- Minisini, D., Fryklund, B., Gerali, F. y Fantin, M. 2020. The First Economic Unconventional Play outside North America: Context, History, and “Coopetition”. En: Minisini, D., Fantin, M., Lanusse Noguera, I. y Leanza, H. (eds.), *Integrated Geology of Unconventionals: the Case of the Vaca Muerta Play, Argentina*. American Association of Petroleum Geologists, Memoir 121: 1-24, Tulsa.
- Misík, M. y Borza, K. 1978. *Gemeridella, Didemnoidea, Didemnum* und Körperchen ähnlicher gestalt aus dem Mesozoikum der Westkarpaten. *Geologica Carpathica* 29(2): 307-326.
- Mitchum, R.M. y Uliana, M. 1985. Seismic stratigraphy of carbonate depositional sequences, Upper Jurassic-Lower Cretaceous, Neuquén Basin, Argentina. En: Berg, B.R. y Woolverton, D.G. (eds.), *Seismic Stratigraphy 2. An integrated approach to hydrocarbon analysis*. American Association of Petroleum Geologists, Memoir 39: 255-283, Tulsa.
- Mombrú, C.A., Uliana, M.A. y Bercowski, F. 1978. Estratigrafía y sedimentología de las acumulaciones biocarbonáticas del Cretácico Inferior surmendocino. 7° Congreso Geológico Argentino, Actas 1: 685-700, Buenos Aires.
- Myczyński, R. y Pszczółkowski, A. 1994. Tithonian Stratigraphy and microfacies in the Sierra del Rosario, Western Cuba. *Studia Geologica Polonica* 105: 7-38.
- Nanglu, K., Lerosey-Aubril, R., Weaver, J.C. y Ortega-Hernández, J. 2023. A mid-Cambrian tunicate and the deep origin of the ascidiacean body plan. *Nature Communications* 14: 3832.
- Nowak, W. 1968. Stomiosferidy warstw cieszynskich (kimeryd - hoteryw) polskiego Śląska Cieszyńskiego i ich znaczenie stratygraficzne. *Roczniki Polskiego Towarzystwa Geology* 38: 275-327.
- OBIS 2024. <https://obis.org/>
- Palma, R.M. 1996. Analysis of carbonate microfacies in the Chachao Formation (Cretaceous), Barda Blanca-Malargüe, Mendoza Province, Argentina: a cluster analytic approach. *Carbonates and Evaporites* 11(2): 182-194.
- Palma, R.M. y Angeleri, M.P. 1992. Early Cretaceous Serpulid Limestones: Chachao Formation, Neuquen Basin, Argentina. *Facies* 27: 175-178.
- Pedraõ Ferreira, E., Fernandes Alves, C., Sayão Sanjinés, A.E., y Cunha Alves, M. 2019. Ascidian spicules of Quaternary sediments from the lower slope of the Campos Basin (Brazil). *Quaternary International* 598(1): 116-124.
- Plough, H.H. 1978. *Sea squirts of the Atlantic continental shelf from Maine to Texas*. John Hopkins University Press, 128 p., Baltimore.
- Ramos, V.A. 2010. The tectonic regime along the Andes: present-day and Mesozoic regimes. *Geological Journal* 45: 2-25.
- Rehakova, D., Michalík, J. y Ožvoldová, L. 1996. New microbiostratigraphical data from several lower Cretaceous pelagic sequences of the northern calcareous Alps, Austria (preliminary results). *Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck* 4: 57-81.
- Ries, J.B. 2010. Review: geological and experimental evidence for secular variation in seawater Mg/Ca (calcite-aragonite seas) and its effects on marine biological calcification. *Biogeosciences* 7: 2795-2849.
- Sagasti, G. y Ballent, S. 2002. Caracterización microfaunística de una transgresión marina: Formación Agrio (Cretácico inferior), Cuenca Neuquina, Argentina. *Geobios* 35: 721-734.
- Sandberg, P.A. 1983. An oscillating trend in Phanerozoic non-skeletal carbonate mineralogy. *Nature* 305: 19–22.
- Schlagintweit, F. y Ebli, O. 1999. New results on microfacies, biostratigraphy and sedimentology of Late Jurassic - Early Cretaceous platform carbonates of the Northern Calcareous Alps. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt* 56(2): 379-418.
- Shenkar, N. y Swalla, B.J. 2011. Global diversity of Ascidiacea. *PLoS One* 6(6): e20657.
- Stanley, S.M., Hardie, L.A. y Blaustein, M.K. 1999. Hypercalcification: Paleontology Links Plate Tectonics and Geochemistry to Sedimentology. *GSA Today* 9: 2-7.
- Sykora, M., Siblík, M. y Soták, J. 1998. An Upper Triassic limestone pe-

- bble with *Spirigera deslongchampsii* Suess from the southern part of the Western Carpathians, Southern Slovakia. *Geologica Carpathica* 49(2): 99-108.
- Valentine, P.C., Carman, M-R., Blackwood, D.S. y Heffron, E.J. 2007. Ecological observations on the colonial ascidian *Didemnum* sp. in a New England tide pool habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342: 109-121
- Varol, O. 2006. Didemnid ascidian spicules from the Arabian Peninsula. *Journal of Nannoplankton Research* 28(1): 35-55.
- Varol, O. y Houghton, S. 1996. A review and classification of fossil didemnid ascidian spicules. *Journal of Micropalaeontology* 15: 135-149.
- Vergani, G.D., Tankard, A.J., Belotti, H.J. y Welink, H.J. 1995. Tectonic evolution and paleogeography of the Neuquén Basin, Argentina. En: Tankard, A.J., Suarez Soruco, R. y Welsink, H.J. (eds.), *Petroleum Basins of South America*. American Association of Petroleum Geologists, Memoir 62: 383-402, Tulsa.