

**SIGNIFICADO PALEOBIOLÓGICO Y PALEOAMBIENTAL DE
LAS CONCENTRACIONES HOLOCENAS DE *HELEOBIA*
(GASTROPODA) PRESENTES EN EL SUDESTE DE LA
PROVINCIA DE BUENOS AIRES**

CLAUDIO GERMÁN DE FRANCESCO

TESIS DOCTORAL

UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

DIRECTOR: DR. FEDERICO IGNACIO ISLA
CODIRECTOR: DRA. ESTER AMANDA FARINATI

2002

Dedico este trabajo a la memoria de mi madre, quien me enseñó con su ejemplo que el amor, la humildad y la alegría son los únicos valores con los que vale la pena vivir

La ciencia es una escuela de modestia, de valor intelectual y de tolerancia: muestra que el pensamiento es un proceso, que no hay gran hombre que no se haya equivocado, que no hay dogma que no se haya desmoronado ante el embate de los nuevos hechos

Ernesto Sábato

ÍNDICE

Prólogo	1
Agradecimientos	5
Resumen / Abstract	7
Introducción general	8
Figura 1	12
Primera parte: <i>Heleobia</i> actuales	13
Introducción	14
Área de estudio	14
Metodología de trabajo	15
Figura 2	18
1. Estado del conocimiento de la sistemática de <i>Heleobia</i> en Argentina con énfasis en el problema del género y la especie	19
Introducción	19
La controversia <i>Littoridina-Heleobia</i>	19
La definición de la especie	21
Discusión	23
Conclusiones	26
Figuras 3-5	27
2. Distribución de <i>H. australis</i>, <i>H. conexa</i> y <i>H. parchappii</i> en el estuario del río Quequén Grande y la laguna Mar Chiquita: Abundancia y relación con factores ambientales	29
Introducción	29
Materiales y métodos	30
Resultados	30
Discusión	32
Conclusiones	34
Tablas 1-4	35
Figuras 6-9	36
3. Diferencias en los ciclos de vida y tasas de crecimiento de <i>H. australis</i>, <i>H. conexa</i> y <i>H. parchappii</i> a lo largo de un gradiente estuarial en la laguna Mar Chiquita	40
Introducción	40
Materiales y métodos	40
Resultados	41
Discusión	43
Conclusiones	44
Tablas 5-7	46
Figuras 10-15	49
4. Discriminación morfométrica de <i>H. australis</i>, <i>H. conexa</i> y <i>H. parchappii</i>: implicancias paleobiológicas de la aplicación del concepto de morfoespecie	55
Introducción	55
Materiales y métodos	56
Resultados	57
Discusión	59
Conclusiones	61
Tablas 8-15	62
Figuras 16-22	65

Segunda parte: <i>Heleobia</i> fósiles	70
Introducción	71
Metodología de trabajo	71
5. Perfil Desembocadura del río Quequén Grande	73
Introducción	73
Resultados	74
Discusión	74
Conclusiones	76
Figuras 23-25	77
6. Perfil Desembocadura del arroyo La Ballenera	80
Introducción	80
Resultados	80
Discusión	81
Conclusiones	82
Figuras 26-28	84
7. Perfil Punta Hermengo	87
Introducción	87
Resultados	87
Discusión	88
Conclusiones	89
Figuras 29-31	90
Discusión general	93
Conclusiones	98
Bibliografía	99

PRÓLOGO

Las reconstrucciones paleoambientales involucran una serie de supuestos que normalmente no son especificados en las publicaciones científicas, lo que acarrea dificultades para la interpretación de los resultados en el lector que se enfrenta con esta temática por primera vez. Si bien esta situación no es exclusiva de los trabajos paleontológicos, resulta aquí particularmente problemático dado que esta disciplina no cuenta con una formulación epistemológica firmemente establecida (Mángano y Buatois, 2001) lo que conduce al desarrollo de inferencias que muchas veces sobrepasan su capacidad predictiva. Con este prólogo intento presentar al lector el marco epistemológico del presente trabajo de Tesis a los fines de que éste pueda interpretar los resultados y discutir la validez de las conclusiones obtenidas a la luz de los supuestos implícitos.

Es importante dejar claro desde un principio el hecho de que una reconstrucción paleoambiental implica la integración de conceptos provenientes de disciplinas muy diferentes como la geología, la paleontología y la biología y, por lo tanto, requiere de una perspectiva de trabajo orientada hacia la resolución de problemas a través de enfoques interdisciplinarios (Zárate, 1993). Así pues, he utilizado todo un conjunto de evidencias geológicas, micropaleontológicas y palinológicas, además de los datos obtenidos en la presente contribución a partir de las *Heleobia*, para reconstruir los ambientes costeros del sudeste bonaerense durante los últimos 7.000 años. Para ello, he seleccionado previamente aquellas secuencias holocenas en las que se han realizado aproximaciones de este tipo. Con la totalidad de estos datos he logrado obtener una visión global de los procesos ocurridos, siendo posible evaluar el significado paleobiológico y paleoambiental de las *Heleobia* fósiles, lo cual constituye el objetivo fundamental de mi investigación.

No obstante, se presentan algunos problemas de difícil resolución, entre los que se destaca el lograr un acuerdo general en las interpretaciones a partir de las evidencias proporcionadas por las distintas disciplinas, lo que se produce mayormente a causa de la diferente formación académica de los investigadores y a la escala de trabajo utilizada. De todos modos, he decidido priorizar las interpretaciones surgidas a partir del análisis del conjunto de evidencias, por más conflictivas y difíciles de compatibilizar que resulten, por sobre los datos obtenidos a partir de un solo tipo de indicador paleoambiental. En tal sentido, es posible que en algunos casos se logre un menor grado de resolución que el que se obtendría a partir de una aproximación individual. Sin embargo, este enfoque sistémico resulta más adecuado como metodología de trabajo, dado que permite la formulación de hipótesis múltiples, las que constituyen una mejor aproximación a la variedad de procesos que pudieron haber actuado en el pasado inobservable.

Otro de los problemas comunes existentes en las reconstrucciones paleoambientales es el de esgrimir argumentos que giran en torno a razonamientos circulares para sustentar una determinada interpretación, lo que se debe fundamentalmente a la íntima relación que se establece entre la geología y la paleontología (Zárate, 1993) o entre la paleontología y la biología. Para evitar estos problemas, he analizado por separado los organismos actuales y los fósiles, obteniendo resultados independientes que luego se integran en una discusión general. Esta independencia fue posible porque se utilizaron aproximaciones diferentes para cada situación. Los organismos actuales se analizaron desde una perspectiva

biológica y ecológica, con el correspondiente marco conceptual de estas disciplinas, mientras que los organismos fósiles se analizaron a partir de estudios paleoecológicos con aproximaciones múltiples, con el correspondiente esquema conceptual de dicha disciplina.

Estas aproximaciones independientes permiten abstraernos de la unidireccionalidad temporal usualmente efectuadas en las inferencias de los trabajos paleontológicos y evaluar el grado de validez del principio metodológico utilizado actualmente en paleoecología y conocido como uniformismo taxonómico. Este postulado consiste en asumir que los requerimientos ambientales de los organismos fósiles fueron los mismos que aquellos de los representantes vivientes más emparentados y por lo tanto, resulta válido transferir la información ambiental de estos últimos al fósil. Desde un punto de vista epistemológico, el uniformismo taxonómico no es más que una manera particular que tiene la paleontología (y demás disciplinas relacionadas) para expresar una regla general del método científico, el llamado principio de simplicidad: no inventar ninguna causa desconocida si los procedimientos habitualmente disponibles pueden ser suficientes (De Francesco, *en prensa*). En el presente trabajo de Tesis se intenta ajustar el alcance de este principio metodológico, al contrastar las evidencias actuales con las obtenidas en el análisis de las concentraciones fósiles de las mismas especies, lo que brinda un aporte epistemológico a la disciplina más allá de permitir precisar el valor de los caracoles como bioindicadores de condiciones ambientales.

Al estudiar el pasado entra en juego una variable que normalmente no tiene una importancia marcada en los estudios biológicos o ecológicos: el tiempo. Si bien el objeto de estudio ubica a la paleontología en el campo de las ciencias naturales, su dimensión temporal la acerca a una ciencia histórica, lo que produce una tensión que hace oscilar a la disciplina entre la singularidad histórica y la recurrencia atemporal (Buatois y Mángano, 2001). El principio del uniformismo mencionado anteriormente es un ejemplo de esta última posibilidad. Cuando se considera que los organismos del pasado indican las mismas condiciones del medio que los actuales, a los que se acercan bastante, se penetra en una vía que aparece como ilógica para un evolucionista, dado que los procesos evolutivos dan cuenta de la singularidad histórica de la disciplina. En la paleontología, ambas concepciones se entrelazan y resultan indispensables para poder comprender los procesos acaecidos en el pasado. La teoría de la evolución permite entender a los fósiles como el producto de una historia y por lo tanto conocer las novedades aportadas en el tiempo, mientras que el uniformismo proporciona la clave para detectar regularidades en el tiempo como asociaciones de fósiles o morfologías recurrentes que reflejan respuestas a condiciones ambientales similares. Afortunadamente, esta tensión entre uniformismo y evolución no presenta mayores inconvenientes en el caso del presente trabajo de Tesis, debido a la escala temporal utilizada, que abarca los últimos 7.000 años y queda incluida dentro de la época Holocena (10.000 años AP a la actualidad), durante la cual las especies no han variado significativamente, estando la mayoría de las formas fósiles representadas en la actualidad.

Una parte de esta tensión entre uniformismo y evolución proviene de la concepción del ritmo de cambio gradual (gradualismo filético) que la mayoría de los paleontólogos han sostenido durante años. No obstante, Eldredge y Gould (1972) postularon que las especies tienen un punto de partida (brusco) en el espacio y en el tiempo, una duración definida donde su morfología permanece constante (estasis) y una

previsible extinción (Gould, 1992, 1994). Los períodos de estasis corresponderían a momentos sin cambios significativos en las poblaciones centrales estables y grandes (que constituirían los registros fósiles que nosotros estudiamos). A la luz de esta teoría denominada de equilibrios puntuados, el uniformismo taxonómico aplicado a la misma especie constituiría simplemente en la caracterización de los procesos ecológicos que ocurren normalmente dentro de un período de estasis (De Francesco, *en prensa*). Esta distinción conceptual es importante ya que elimina la direccionalidad de las inferencias (del organismo viviente al fósil), permitiendo el reconocimiento de aspectos paleobiológicos y paleoecológicos que exceden las posibilidades observacionales de los ecólogos.

Otro de los importantes problemas a que da lugar el tiempo en el registro fósil es el proceso que se denomina “mezcla temporal” o *time-averaging* (Walker y Bambach, 1971), y que consiste en la acumulación conjunta de restos fósiles provenientes de diferentes intervalos de tiempo. Esto se debe a que las tasas de acumulación de los sedimentos son mucho más bajas que el período de vida de un organismo, con lo cual las concentraciones fósiles no reflejan la estructura de la comunidad en un determinado instante, sino que comprenden varias generaciones. Dado que en los sedimentos holocenos se ha visto que el *time-averaging* no permite una resolución menor al rango de 100-1000 años, raramente se pueden justificar aquellas explicaciones que involucren razonamientos o modelos derivados de un punto de vista estrictamente ecológico (Kowalewski *et al.*, 1998). Esto me ha llevado a tener especial cuidado al momento de inferir condiciones ambientales a partir de los organismos actuales. Es importante que el lector tenga claro el concepto de población fósil a que me refiero repetidamente en el texto como un conjunto de poblaciones ecológicas en un lapso que puede llegar a tener hasta 1.000 años.

Finalmente, quiero hacer una aclaración en relación con el concepto de especie utilizado en la presente contribución. Dado que las especies analizadas se encuentran vivas en la actualidad, se utiliza el concepto biológico de especie (*sensu* Mayr, 1942) para su discriminación. Se asume que cada una de las especies presentes en el Holoceno constituía un conjunto de poblaciones naturales capaces de cruzarse unas con otras, y aislado reproductivamente (genéticamente) de otros grupos similares por barreras fisiológicas o de comportamiento. Para ello, es necesario asumir primero que la morfología de las especies fue constante en el tiempo y permite su identificación, en otras palabras, suponer que la morfoespecie presenta una relación unívoca con la especie biológica. Dado que los caracoles del género *Heleobia* presentan una marcada plasticidad fenotípica, la aplicación de este concepto resulta dificultoso en algunos casos. Para ello, he sometido cada ejemplar fósil a mediciones morfométricas de detalle y he utilizado técnicas estadísticas multivariadas para establecer la significancia estadística de las diferencias con las especies actuales. Sólo se consideraron a nivel de especie aquellas formas que coincidieron con la especie biológica, mientras que fueron mencionados como “agrupaciones morfológicas” o “morfogrupos” aquellos que no pudieron ser estadísticamente reconocidos.

Espero que este prólogo sirva de guía al lector no avezado en cuestiones paleontológicas y permita una mejor comprensión de los resultados que se presentan aquí. He tratado de dar al trabajo un enfoque paleobiológico, contemplando a los fósiles como organismos vivos del pasado y cuestionando desde esta perspectiva, muchas de las premisas aceptadas como válidas en paleontología. De acuerdo con Buatois y

Mángano (2001), la concepción heredada en la práctica paleontológica tradicionalmente ha privilegiado una visión empirista extrema del registro fósil, priorizando la descripción pormenorizada de hechos singulares en detrimento de la identificación de los aspectos comunes ocultos, lo que implica adoptar una visión nominalista de la historia de la vida que pone en riesgo la científicidad de la disciplina. El presente trabajo de Tesis tiene el objetivo ambicioso de aspirar a constituirse en un aporte para el progreso de la disciplina tanto en el plano ontológico como epistemológico. Con los resultados obtenidos, no sólo se intenta reconstruir los ambientes del pasado, sino también esbozar una concepción teórica diferente para el análisis paleontológico a partir de una perspectiva holística, que involucre una visión dinámica de los fósiles y una bidireccionalidad temporal en las inferencias.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al CONICET por haberme brindado la posibilidad de desarrollar mi trabajo de forma exclusiva durante estos cuatro años, a través del otorgamiento de una beca de formación de postgrado. A mi director Iñaki por facilitarme todos los medios necesarios para llevar a cabo el proyecto, por la confianza depositada, por brindarme una amplia libertad de trabajo y por financiar todas las campañas y cursos de postgrado que realicé durante el doctorado. Más allá de la distancia geográfica, mi codirectora Ester Farinati estuvo siempre dispuesta a responder rápidamente mis consultas y fue quien me envió gran parte de la bibliografía paleontológica que he utilizado. Un agradecimiento muy especial para los jurados Sandra Gordillo, Alicia Escalante y Enrique Schnack por las sugerencias aportadas y por los elogios recibidos acerca del presente trabajo. Estoy muy agradecido a Aldo Prieto por haber cumplido una excelente labor como consejero de estudios, estando siempre al tanto de los avances en mi trabajo. Agradezco también a Oscar Iribarne por su desempeño como miembro de mi Comisión de Tesis.

Los difíciles primeros pasos en la identificación de las especies de *Heleobia* fueron facilitados con la ayuda de Stella Martin en su laboratorio del Museo de La Plata y de Jorge Etchegoin en Mar del Plata. Néstor Landoni fue muy gentil al obsequiarme un ejemplar original del volumen de Gaillard y Castellanos (1976) sobre los Hydrobiidae de Argentina. Pablo Martín me aclaró algunos aspectos básicos de la biología y ecología de *Heleobia parchappii*. Sergio Miquel y Robert Hershler me convencieron con sus argumentos sólidos sobre la validez del género *Heleobia* para las formas de Argentina en contraposición a *Littoridina* y ambos han sido muy influyentes en la elaboración del capítulo 1. Luis Palazzesi y Andrea Elissamburu resultaron excelentes mensajeros entre Buenos Aires-La Plata y Mar del Plata y me consiguieron toda la bibliografía sobre descripciones originales de las diferentes especies que les fui pidiendo. Un agradecimiento muy especial para Fabrizio Scarabino, quien se mantuvo en contacto conmigo desde que comencé a trabajar en este tema y estuvo siempre alertándome sobre los nuevos avances en la taxonomía del grupo.

Andrea Gavio me cedió el programa MIX para el análisis de las distribuciones de frecuencias de talla del capítulo 3 y me enseñó a utilizarlo. Asimismo, Sandra Obenat me obsequió toda su bibliografía sobre este tema. Andrea Elissamburu me ayudó a realizar los análisis de componentes principales y discriminantes del capítulo 4. Aldo Vasallo me dio indicaciones útiles para realizar las matrices de covarianza e interpretar los problemas de alometría. Quiero agradecer muy especialmente a Marcelo Kittlein, quien se sentó pacientemente durante horas a mi lado para enseñarme a solucionar los diferentes problemas estadísticos con los que me fui encontrando a lo largo de estos años. Agradezco también a Juliana Bo por su ayuda en todo momento con los problemas informáticos que fueron surgiendo como así en la diagramación de algunas de las figuras. Marcela Espinosa me proveyó sus datos inéditos sobre la litología del perfil de la desembocadura del arroyo La Ballenera. Los mapas de Mar Chiquita y Quequén Grande fueron elaborados y cedidos gentilmente por Laura Ferrero y Natalia Biondi.

Las campañas fueron posibles gracias a la ayuda incondicional de Luis Cortizo quien me llevó a muestrear en repetidas ocasiones cuando aún no disponía de mi licencia para conducir. Agradezco también

la ayuda de Horacio Turno y Evangelina Schwindt en el trabajo de campo. La señora de Romano (Estancia Mar Chiquita) fue muy amable al permitirme el ingreso a su campo en todo momento.

Agradezco a mis compañeras de grupo Laura Ferrero y Marcela Espinosa por alguna que otra charla que hemos tenido en momentos difíciles de mi vida y por su ayuda en pequeños problemitas informáticos, de esos que siempre surgen. Y también a la antorchita (la nueva incorporación) por tanta pelea divertida.

Gracias a Michal Kowalewski por la bibliografía cedida y por sus comentarios que enriquecieron mis conocimientos, siendo una verdadera guía a lo largo de mi investigación. Gracias también a Guillermo Denegri por la lectura del prólogo y por su constante estímulo.

Quiero agradecer muy especialmente a mis amigos Alejandro Bortolus y Evangelina Schwindt, no sólo por su amistad sincera y por los buenos momentos vividos en tantas campañas, sino por sus valiosos comentarios sobre diferentes capítulos de esta Tesis y por haber sido una gran influencia en mi carrera.

A Marcelo Zárate, mi gratitud por estar siempre dispuesto a responder cualquier inquietud, por sus siempre acertados consejos, y sobre todo, porque muchas veces más importante es el ejemplo que las palabras.

Es importante contar con momentos de relax y diversión aún en el lugar de trabajo, y justamente esto es lo que hicieron mis queridas cachirulas de la Palinología: Isabel, la Mar y Flavia, junto con Silvina y Claudio. Gracias por los buenos momentos compartidos.

Quiero agradecer a todos los amigos que durante estos cuatro años no dejaron que me desmoronara y estuvieron siempre a mi lado en los peores momentos, especialmente en aquellos últimos pasados en Buenos Aires entre hospitales y hoteles. Tengo infinidad de nombres que vienen a mi mente, pero voy a mencionar sólo aquellos cuyo sacrificio y amistad fueron sinónimos desde siempre: Claudio, Jorge, Andrea, Martín, Ale, Evan, la Mar, María de los Ángeles, Pablo. No alcanzarían todos los adjetivos conocidos para manifestarles mi agradecimiento. También a mi hermana Romina por haber compartido aquel infierno.

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo de Tesis es determinar el significado paleobiológico y paleoambiental de las concentraciones de *Heleobia* Stimpson, 1865 (Gastropoda) depositadas durante el último ciclo transgresivo-regresivo a lo largo de la costa atlántica. Para ello, el trabajo se dividió en dos etapas: 1) el análisis de poblaciones actuales de *H. australis* (d'Orbigny), *H. conexa* (Gaillard) y *H. parchappii* (d'Orbigny) en dos ambientes estuáricos del sudeste bonaerense (laguna costera Mar Chiquita y estuario del río Quequén Grande) para conocer el rango de variación de los principales atributos biológicos y ecológicos y 2) el análisis paleoecológico de tres secuencias holocenas de la misma región (desembocadura del río Quequén Grande, desembocadura del arroyo La Ballenera y Punta Hermengo) para contrastar los resultados obtenidos en los ambientes actuales. La comparación de ambas aproximaciones permitió reconocer patrones de variación en la distribución espacial y en la morfología de las tres especies a lo largo del tiempo. Las especies de *Heleobia* presentaron una gran plasticidad fenotípica y ecológica en una escala local y regional, permitiendo reconocer el desarrollo de condiciones ambientales muy diferentes a las actuales durante el Holoceno. *H. australis* no ha variado significativamente sus requerimientos ecológicos durante el Holoceno, resultando un buen indicador de ambientes próximos a la costa donde existe una marcada influencia de las mareas. Por otra parte, la distribución de *H. parchappii* ha variado a lo largo del Holoceno, estando representada actualmente sólo en ambientes alejados de la influencia marina, mientras que durante el máximo transgresivo estuvo presente tanto en ambientes continentales como costeros. *H. conexa* no existía en el SE bonaerense con anterioridad a los 2.500 años AP.

ABSTRACT

The aim of the present work is to determine the paleobiological and paleoenvironmental significance of fossil concentrations of *Heleobia* Stimpson, 1865 (Gastropoda) deposited during the last transgressive-regressive cycle along the Atlantic coast. The work was divided into two stages: 1) the analysis of living populations of *H. australis* (d'Orbigny), *H. conexa* (Gaillard) and *H. parchappii* (d'Orbigny) in two estuarine environments from the southeastern coast of the Buenos Aires Province (Mar Chiquita coastal lagoon and Quequén Grande estuary) in order to know the range of variation of the main biological and ecological factors and 2) the paleoecological analysis of three holocene sequences from the same region (mouth of the Quequén Grande River, mouth of La Ballenera Creek and Punta Hermengo) to contrast the results obtained in modern environments. The comparison of both methods allowed the recognition of spatial and temporal patterns of variation in the distributional ecology and morphology of species. All *Heleobia* species showed a high degree of ecological and phenotypic plasticity, allowing the recognition of distinct environmental conditions during the Holocene. *H. australis* has not significantly changed its ecological requirements during the Holocene, resulting a good bioindicator of environments close to the coast where exist a marked tidal influence. On the other hand, the distribution of *H. parchappii* has varied along the Holocene, being actually represented only in environments far away from the marine influence, whereas it was present in both coastal and freshwater environments during the maximum transgressive. *H. conexa* is not recorded in the southeastern Buenos Aires prior to 2,500 years BP.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los gasterópodos del género *Heleobia* Stimpson, 1865 constituyen uno de los mayores componentes bióticos de los sistemas acuáticos sudamericanos, estando presentes tanto en ambientes lénticos (lagunas, canteras abandonadas, salinas) como lóticos (ríos, arroyos, pequeños cursos de agua, canales de riego). En Argentina, se distribuyen por todo el país, a excepción de Tierra del Fuego y comprenden un total de 16 especies, algunas de las cuales tienen un notable valor como bioindicadoras ecológicas (Gaillard y Castellanos, 1976; Castellanos y Landoni, 1995). Algunas de estas especies se registran en Argentina desde el Mioceno tardío (Morton, 1986, 2000), y se presentan en gran abundancia en depósitos holocenos ubicados a lo largo de la costa atlántica, en especial del centro y sudeste de la provincia de Buenos Aires, lo que las destaca como una importante fuente de información para interpretar los cambios paleoambientales ocurridos durante la última transgresión marina. Particularmente, la franja costera ubicada entre La Plata y Bahía Blanca, se caracteriza por una extensa red de arroyos, ríos y lagunas costeras en los que se encuentran importantes depósitos de *Heleobia*, que han sido escasamente estudiados al presente, aunque han demostrado ser de utilidad para interpretar variaciones paleoambientales (Farinati, 1984; Aguirre, 1990a b, 1993a b, 1995; Aguirre y Whatley, 1995; Farinati y Aliotta, 1995; Farinati y Zavala, 1995; Farinati y Aliotta, 1997; De Francesco y Zárate, 1999; Aguirre y Farinati, 2000; Aguirre y Urrutia, 2002).

La clasificación taxonómica de *Heleobia* a nivel supragenérico es muy confusa y los criterios para su ubicación en una determinada familia varían permanentemente. Actualmente, el género *Heleobia* se ubica dentro de la familia Cochliopidae Tryon, 1866 (Wilke *et al.*, 2001). Sin embargo, hasta el año pasado, este género estuvo incluido en la familia Hydrobiidae Troschel, 1857. Se ha demostrado que la filogenia varía según el tipo de caracteres anatómicos que se utilicen (Falniowski y Szarowska, 1995). Tanto Cochliopidae como Hydrobiidae se incluyen en la superfamilia Rissooidea Gray, 1847 que, a su vez se ubica en la Clase Prosobranchia Milne Edwards, 1848, caracterizada por poseer filibranquias (branquias primitivas) y distinguida de las demás clases por la presencia de un opérculo sólido y calcificado que se fija ajustadamente en la abertura de la concha. Estas dificultades taxonómicas se deben a que los risoideos presentan tamaños muy pequeños, no sobrepasando usualmente los 8 mm (Kabat y Hershler, 1993) y sus conchas, que tienen hasta 8 anfractos, son muy pobres en caracteres diagnósticos y muestran un grado considerable de convergencia morfológica. En general, son delgadas, holostomadas, dextrógiras, con formas desde planiespirales a aciculares, con ausencia de coloración o cuando la hay, variando desde transparente a blanca. Su periostraco es delgado y raramente presenta algún tipo de ornamentación (Haase, 1993; Kabat y Hershler, 1993). La estabilidad nomenclatural de la superfamilia Rissooidea se ha mantenido bastante constante a lo largo del tiempo, en contraste con la extremadamente variable nomenclatura a nivel de familia. Por esta razón y, dado que los gasterópodos que la componen presentan características biológicas y ecológicas similares, muchas de las generalizaciones efectuadas en el presente trabajo de Tesis se realizan a este nivel taxonómico.

En lo que respecta a su ecología alimentaria, todos los risoideos son alimentadores de depósito (*deposit feeders*). Se alimentan de las diatomeas y de la microflora adherida a los granos de arena (Fenchel,

1975b; Fenchel y Kofoed, 1976; Jensen y Siegismund, 1980; Davis *et al.*, 1982). Particularmente, aquellos gasterópodos del género *Heleobia* que viven sobre la vegetación sumergida se alimentan a su vez del perifiton asociado (Cazzaniga, 1982b). Sus ciclos de vida son extremadamente variables en relación con fluctuaciones de salinidad y temperatura (Lassen, 1979; Lassen y Clark, 1979; Barnes, 1990, 1993, 1994, 1996). Todas las especies de *Heleobia* son dioicas, ovíparas y tienen reproducción sexual con excepción de la especie *H. hatcheri* (Pilsbry, 1911) que presenta reproducción partenogenética (Martín, 2002).

De las 16 especies de *Heleobia* descritas en Argentina, solamente tres se presentan en ambientes estuáricos: *Heleobia australis* (d'Orbigny, 1835), *Heleobia conexa* (Gaillard, 1974b) y *Heleobia piscium* (d'Orbigny, 1835). La primera de ellas se distribuye desde Río de Janeiro (Brasil) hasta San Antonio Oeste (Aguirre y Farinati, 2000). Durante muchos años fue considerada como especie marina típica (Gaillard y Castellanos, 1976), hasta que estudios sobre su distribución revelaron que habita el área de influencia de las mareas (zona estuarina) de lagunas costeras (Chomenko y Schäfer, 1984) y de estuarios estratificados (Darrigran, 1995). Existen tres subespecies definidas de acuerdo a diferencias en la conformación del pene (Figura 1): *H. australis australis* (d'Orbigny, 1835), *H. australis nana* (Marcus y Marcus, 1963) y *H. australis crassa* (Gaillard, 1974c). La primera de estas subespecies (*H. australis australis*) corresponde a la forma que fuera definida originalmente por d'Orbigny (1835) como holotipo de la especie. Por su parte, *H. australis nana* se distribuye por Brasil (desde San Pablo hasta Río Grande do Sul) y es de tamaño diminuto comparada con la anterior (menor a 3,5 mm). La subespecie *H. australis crassa* fue recientemente descrita (Gaillard, 1974c) para Buenos Aires, Río Negro y Chubut. De acuerdo a los problemas de identificación sistemática que se discutirán en el capítulo 1, en el presente trabajo de tesis se consideran todas las formas solamente a nivel de especie (*H. australis*), independientemente de las posibles subespecies con las que se esté trabajando. *H. australis* es muy abundante en depósitos holocenos de la costa atlántica, en especial del centro y sudeste de la provincia de Buenos Aires, y ha sido utilizada como bioindicadora de variaciones salinas (Farinati y Zavala, 1995; De Francesco y Zárate, 1999; Aguirre y Farinati, 2000; Aguirre y Urrutia, 2002). Se la halla asociada a moluscos de ambientes estuáricos como *Macra isabelleana* y *Tagelus plebeius* (Aguirre, 1995).

Por otra parte, *H. conexa* (Figura 1) es una especie que ha sido recientemente descrita para la laguna Mar Chiquita y caracterizada como típica de albuferas (Gaillard, 1974b; Pons Da Silva y Davis, 1983). Fue descubierta en la zona cercana a la comunicación marina en arrecifes del poliqueto serpúlido *Ficopomatus enigmaticus* ten Hove y Weerdenburg, 1978 (Gaillard, 1974b). Por sus características endosomáticas fue incluida dentro del grupo *parchappii* (*sensu* Gaillard, 1973a) aunque presenta una morfología de la concha variable desde formas muy semejantes a *H. australis* hasta otras que se asemejan a *H. parchappii*. Posteriormente fue hallada en una salina de Península Valdés (Cazzaniga, 1982a). Existen menciones de conchas de esta especie en las playas de Montevideo, Piriápolis y Punta del Este (Gaillard, 1974b). Se supone que representa una forma de transición entre el ambiente marino y el continental, de ahí la denominación *conexa* (Gaillard, 1974b). Esta especie sólo ha sido mencionada en depósitos holocenos de las cercanías de la región de Faro Querandí (Violante, 1992; Violante y Parker, 1992), con edades de 5.250 ± 200 años ^{14}C AP y en el "Complejo lagunar Salada Grande", centro-este de la provincia de Buenos

Aires (Dangavs, 1983). Está ausente en el resto de las secuencias holocenas de la costa Atlántica. Gaillard y Castellanos (1976) suponen que, por su parecido de forma, es posible que haya sido confundida con *H. australis australis* en citas y trabajos anteriores. Aguirre y Farinati (2000) la han sinonimizado a *L. australis*.

Finalmente, *H. piscium* se distribuye desde el sur de Brasil hasta el estuario del Río de La Plata (Gaillard y Castellanos, 1976) pero está ausente más al sur. Esta especie fue considerada tradicionalmente como dulceacuícola (Gaillard, 1973a; Gaillard y Castellanos, 1976; Pons Da Silva y Thomé, 1981). Gaillard (1973b) determinó que presentaba diferentes formas ecológicas de acuerdo a diferentes condiciones ambientales, principalmente relacionadas con la calidad de las aguas. Sin embargo, Darrigran (1995) la señaló también como una especie lo suficientemente eurihalina como para estar presente en las zonas Fluvial-interna (salinidad $\leq 0,5$ ‰) y Fluvial-intermedia (variación de salinidad entre 0,5 y 25 ‰) del Río de La Plata. Esta especie no ha sido mencionada en secuencias costeras del Holoceno y no se considera en el presente trabajo.

Si bien *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835) (Figura 1) no es una especie que habita ambientes estuáricos, su gran abundancia en arroyos, ríos y lagunas de la provincia de Buenos Aires como así en las secuencias holocenas del área de estudio, hace que se la considere en el presente trabajo. Es la especie holocena más abundante junto con *H. australis* en las secuencias estuáricas de la costa bonaerense. Esta especie ha sido considerada desde su descripción original como de hábitat continental. Se distribuye por las provincias de Entre Ríos, Santa Fe, Buenos Aires, La Pampa y Río Negro, y presenta tres variedades caracterizadas por un decrecimiento en su talla siguiendo un gradiente latitudinal desde el Norte hacia el Sur (Gaillard y Castellanos, 1976; Cazzaniga, 1982b). En este sentido, la variedad *entrerriana* presenta las formas máximas, luego le sigue la variedad *pampeana* y finalmente, la variedad *patagónica* con las menores dimensiones. Bonadonna *et al.* (1995) observaron que las conchas holocenas de esta especie presentaban valores relativamente elevados de composición isotópica del carbono ($\delta^{13}\text{C}\text{‰}$) y del oxígeno ($\delta^{18}\text{O}\text{‰}$), lo que fue interpretado como una consecuencia de la adaptación de *H. parchappii* a ambientes lagunares sujetos a amplias variaciones de salinidad por aumento de la evaporación y sugirieron la posibilidad de que esta especie pudiera adaptarse a fluctuaciones salinas.

A pesar de la gran abundancia existente tanto en ambientes actuales como holocenos y de su importancia como bioindicadores ambientales, es muy poco lo que se sabe sobre las poblaciones actuales de estas especies. Entre los escasos estudios biológicos y ecológicos llevados a cabo se destacan los de Cazzaniga (1981a, 1982b) y Martín (1995) sobre *H. parchappii* en canales de drenaje del valle inferior del río Colorado y los de Marcus y Marcus (1963) y Gonçalves *et al.* (1998) sobre poblaciones de *H. australis* en Brasil. Prácticamente no hay información sobre la biología de las especies que habitan en los ambientes estuáricos de Argentina salvo los comentarios que acompañan las descripciones sistemáticas. Esto resulta bastante inexplicable si tenemos en cuenta que estas mismas especies pueden brindar información muy valiosa para comprender las variaciones ocurridas en el nivel del mar durante el Holoceno debido a su alta abundancia y excelente preservación.

Objetivos

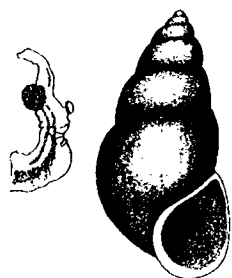
El presente trabajo de Tesis tiene como objetivo general determinar el significado paleobiológico y paleoambiental de las acumulaciones de gasterópodos del género *Heleobia* depositados durante el máximo transgresivo del Holoceno (*circa* 6.000 años AP) en el sudeste bonaerense. Para cumplir con este objetivo general, el trabajo se dividió metodológicamente en dos etapas: el análisis de las poblaciones estuáricas actuales y el análisis paleoecológico de las concentraciones holocenas presentes en el sudeste de la provincia de Buenos Aires.

El objetivo particular de la primera etapa es dar a conocer el rango de variación de los principales atributos biológicos y ecológicos de las distintas especies en condiciones estuáricas actuales. Se analizaron sólo aquellos atributos que pudieran ser luego reconocidos en el fósil y sirvieran para la reconstrucción paleoambiental de las secuencias holocenas: variación espacial y relación con variables ambientales, tasas de crecimiento y ciclos de vida y variaciones morfométricas.

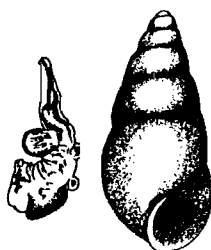
El objetivo particular de la segunda etapa es analizar la paleoecología de los gasterópodos a lo largo del Holoceno, y contrastar los resultados obtenidos con el modelo actual confeccionado en la primera etapa. Para ello, se estudiaron las variaciones en la abundancia relativa de las distintas especies y las variaciones de talla en un gradiente espacial y temporal.

Figura 1. Complejo peniano y concha de las tres especies analizadas en el presente trabajo de Tesis

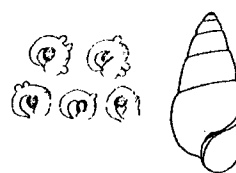
Heleobia australis (d'Orbigny, 1835)



Heleobia australis australis
(d'Orbigny, 1835)



Heleobia australis crassa
(Gaillard, 1974)

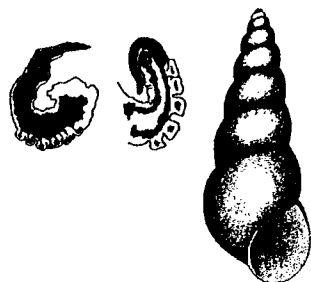


Heleobia australis nana
(Marcus and Marcus, 1963)

Heleobia conexa (Gaillard, 1974)



Heleobia parchappii (d'Orbigny, 1835)



PRIMERA PARTE
HELEOBIA ACTUALES

INTRODUCCIÓN

Esta primera etapa consta de cuatro capítulos. En el **capítulo 1** se lleva a cabo una revisión del estado actual del conocimiento de la sistemática de *Heleobia* a los fines de aclarar los principales problemas existentes en la definición del género y de las especies de Argentina estableciendo los alcances y limitaciones de la identificación sistemática de las especies fósiles. En el **capítulo 2** se estudia la distribución espacial y temporal actual dentro de los estuarios y las relaciones con los principales parámetros ambientales. El **capítulo 3** analiza las variaciones en los ciclos de vida, tasas de crecimiento y tallas de las tres especies y finalmente el **capítulo 4** se ocupa de las variaciones morfométricas intra e interespecíficas en los distintos estuarios.

ÁREA DE ESTUDIO

Los ambientes analizados en esta primera etapa fueron la laguna costera Mar Chiquita (37°40'S, 57°20'W) y el estuario del río Quequén Grande (38°30'S, 58°45'W) (Figura 2). Ambos ambientes fueron seleccionados por presentar diferentes características geomorfológicas y dinámica salina, siendo representativos de la máxima variabilidad de este tipo de ambientes a lo largo de la costa. Se ubican en una costa templado-húmeda con una amplitud mareal de 0,6-1 m.

Laguna costera Mar Chiquita

Está ubicada a unos 35 km al norte de la ciudad de Mar del Plata (Figura 2). Tiene un área de 46 km² y un perímetro de 73,06 km. La profundidad media es de 0,6 m (Isla y Gaido, 2001) aunque cerca de la desembocadura se han medido profundidades de 1,5 a 2 m (Fasano *et al.*, 1982). Desde el punto de vista hidrográfico, la laguna puede dividirse en dos ambientes netamente diferenciados, un cuerpo lagunar, donde la acción de la marea no es percibida bajo ninguna circunstancia y un sector de características netamente estuariales, ubicado desde la boca de la laguna hasta donde es percibida la acción de la marea (Reta *et al.*, 2001). La zona lagunar más interna tiene valores más altos de temperatura, sedimento en suspensión, pH y clorofila *a* que la zona estuarina y está cubierta en un 86 % por arrecifes del serpúlido *F. enigmaticus* (Schwindt, 2001). Estos arrecifes tienen una forma aproximadamente circular con tamaños variables (hasta 7 m en diámetro; Obenat y Pezzani, 1994). Están presentes también en la desembocadura de los principales arroyos que fluyen hacia la zona estuarina (Vivoratá y Cangrejito, observación personal).

De manera similar a lo que ocurre en otras lagunas costeras de Sudamérica (*e. g.*, Lagoa dos Patos, Brasil), Mar Chiquita posee una dinámica relacionada a las lluvias y viento (Reta *et al.*, 2001) con cambios estacionales significativos (Fasano *et al.*, 1982; Isla *et al.*, 1996). En verano se han medido salinidades más altas que las del océano en correspondencia con un incremento en la tasa de evaporación y una baja incorporación de agua dulce, y condiciones meramente dulceacuícolas durante el otoño debido a una mayor precipitación (Fasano *et al.*, 1982). Las máximas velocidades de corriente son de 1,3 m s⁻¹ en la zona de la boca, que se atenúa exponencialmente hacia las cabeceras (Isla, 1997).

La laguna ha estado sujeta al impacto antropogénico causado por la construcción del puente de CELPA (Figura 2), que redujo el área de flujo a una tercera parte de su canal natural original. Esto no sólo ha impedido el drenaje natural de la laguna sino que ha originado cambios en la turbidez, salinidad y temperatura, afectando presumiblemente la distribución de fauna (Isla, 1997). La laguna permanece relativamente sin impactar por el desarrollo urbano y presenta valores bajos de contaminación (Menone *et al.*, 2000).

Estuario del río Quequén Grande

El río Quequén Grande está ubicado a unos 120 km al SW de la ciudad de Mar del Plata (Figura 2) y tiene su origen en el sistema de Tandilia. Presenta una morfología significativamente meandrosa, característica de la baja pendiente que manifiesta el terreno sobre el que discurre, con desarrollo de altas barrancas y terrazas fluviales. En su desembocadura se erige el Puerto Quequén, que ha modificado la morfología original del río debido principalmente al efecto de las construcciones asociadas (muelles, escolleras, puentes) y dragado. La anchura del río es poco variable, desde 150 a 200 m a lo largo de su curso medio, alcanzando un máximo de 400 m en la desembocadura. La profundidad es de 10 m en la boca, debido a un continuo dragado, aunque aproximadamente 1 km de las escolleras, la profundidad media decrece a 2-3 m (Piccollo y Perillo, 1997). De los escasos estudios geomorfológicos y físicos llevados a cabo sobre este río, se sabe que la mayor salinidad está concentrada en los 2-3 km próximos a la desembocadura, mientras que a 15 km de la boca la salinidad es de solo 1 ‰ (Piccollo y Perillo, 1997). Se han desarrollado numerosas construcciones a lo largo del río lo que, combinado con los desagües residuales en los primeros 30 km, hace que esta zona se considere más impactada que la laguna Mar Chiquita.

METODOLOGÍA DE TRABAJO

Tanto en Mar Chiquita como en Quequén Grande se establecieron cuatro estaciones de muestreo que representan un gradiente de condiciones ambientales desde la boca hasta la zona más interna del estuario. El área de muestreo cubrió una distancia de aproximadamente 9 km desde la desembocadura. Los sitios de muestreo fueron posicionados por GPS (Trimble ENSIGN XL). En Mar Chiquita, las estaciones de muestreo fueron: 1) Desembocadura del arroyo Cangrejito (CA), 2) CELPA (CE), 3) Recreo San Gabriel (SG) y 4) Sotelo (SO) (Figura 2). Por otra parte, en el estuario del río Quequén Grande las estaciones de muestreo fueron: 1) Astillero Vanoli (VA), 2) Primer Puerto (PP), 3) Puente Colgante (PC) y 4) Club Ribera (CR) (Figura 2). Además, se seleccionaron dos sitios alejados de la zona estuarina: el Canal de la Estancia Mar Chiquita (EA) y Las Cascadas (LC), en Mar Chiquita y Quequén Grande, respectivamente a los fines de comparar los datos obtenidos con un ambiente no estuárico de la misma localidad. El canal de la Estancia Mar Chiquita es un canal artificial ubicado cerca de las cabeceras, mientras que el sitio LC está ubicado en la cuenca media del río Quequén Grande (Figura 2). En ambos sitios el efecto de las mareas es nulo.

Todos los sitios de Quequén Grande están ubicados en la zona litoral, en áreas de meandros, donde los caracoles son menos susceptibles a ser removidos por la acción de las corrientes. En Mar Chiquita, el

sitio CA está localizado cerca de la desembocadura del arroyo Cangrejito. Este sitio se halla sujeto a un comportamiento salino similar al de la zona estuarina de la laguna, aunque con un menor rango de variación debido a que el efecto de la marea está atenuado por el continuo drenaje de agua dulce proveniente de las cabeceras del arroyo. El sitio CE se ubica en la zona del canal de descarga de la laguna. Tiene una mayor velocidad de corriente y una mayor profundidad que la estación CA. Por otra parte, los sitios SG y SO constituyen ambientes internos más someros (0,40-0,60 m). Las velocidades de corriente varían entre $0,36 \pm 0,17 \text{ m s}^{-1}$ en el canal de descarga (CELPA-boca) y $0,14 \pm 0,06 \text{ m s}^{-1}$ en la zona más interna de la laguna (Schwindt, 2001).

La recolección de los gasterópodos se llevó a cabo por medio de un muestreo aleatorio estratificado para cada uno de los distintos tipos de sustrato presentes: duros y blandos. Esto se debió fundamentalmente a la muy baja abundancia de una de las especies (*H. conexa*) en sedimento, lo que fue conocido a partir de los resultados obtenidos en un censo llevado a cabo previamente al presente análisis. Este censo preliminar consistió en el muestreo de diferentes sustratos a lo largo de una transecta desde la boca hasta aproximadamente 20 km hacia las cabeceras, en la que se estimó visualmente la abundancia relativa de las distintas especies de *Heleobia* sobre cada sustrato.

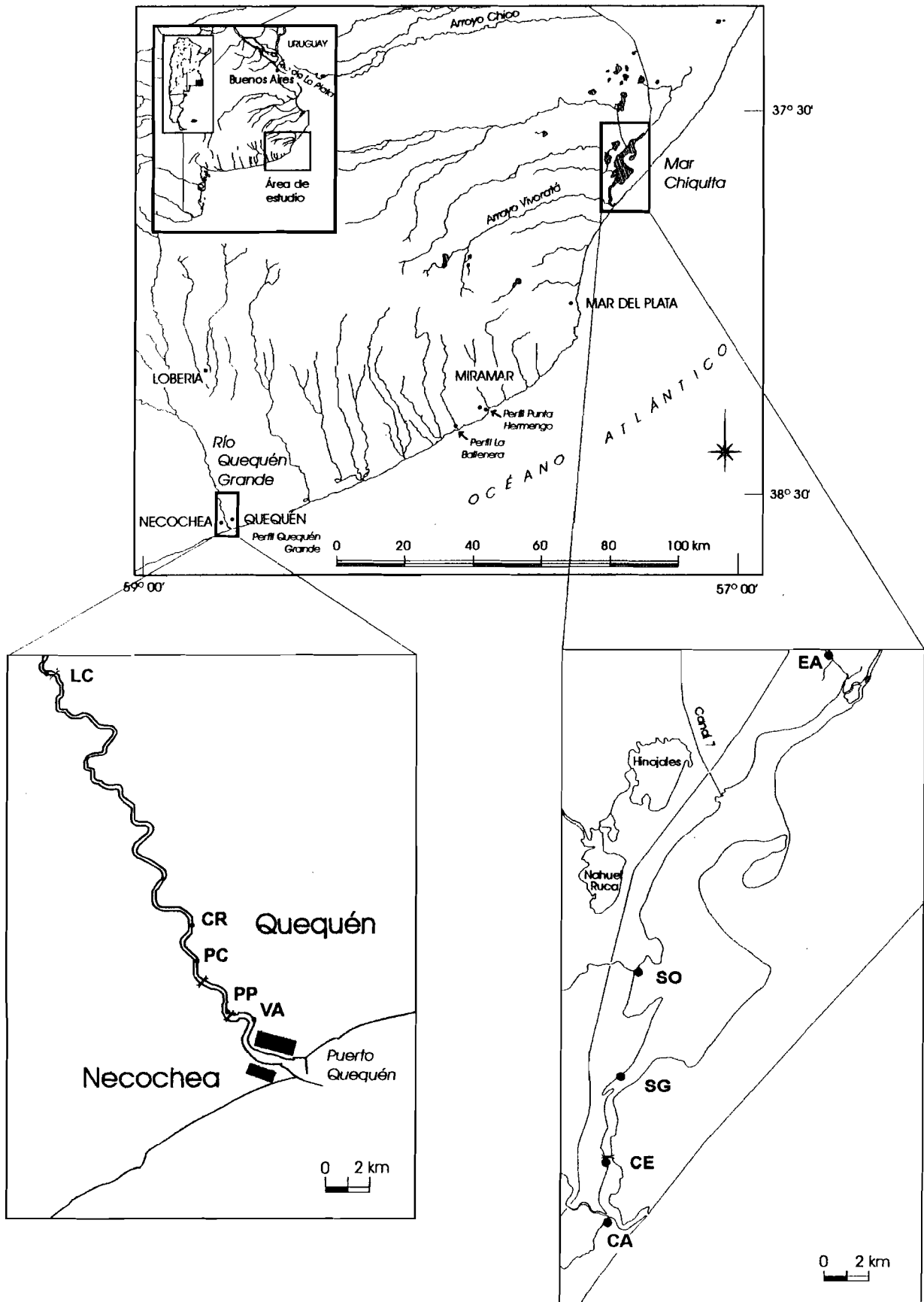
En este sentido, en el presente estudio, las muestras de gasterópodos fueron obtenidas mayormente a partir de sustratos duros. Éstos están representados por arrecifes de *F. enigmaticus* (sólo en Mar Chiquita) y fragmentos de roca. Los arrecifes de *F. enigmaticus* se hallan en todos los sitios de la laguna Mar Chiquita con la excepción de CELPA, donde son muy escasos y están adheridos a los pilares del puente (Schwindt, 2001) resultando muy dificultoso su muestreo. En este sustrato se tomaron muestras a partir de recipientes plásticos (*cores*) de 6 cm de diámetro x 11 cm de longitud. Las muestras obtenidas se filtraron a través de un tamiz de 0,35 mm de abertura de malla (45 ASTM), y los ejemplares retenidos se colocaron en recipientes plásticos con agua a los fines de mantenerlos vivos para una correcta discriminación taxonómica en el laboratorio. Para los fragmentos de roca (mayormente en Quequén Grande) se tomó un área de muestreo de aproximadamente 5 m^2 en cada sitio. Cada roca visible, presente dentro de esta área de recolección, fue removida y lavada a través de un tamiz de 0,35 mm de abertura de malla (45 ASTM). Los caracoles retenidos fueron luego colocados en recipientes plásticos con agua. Finalmente, a los fines de comparar las abundancias de los gasterópodos en distintos sustratos, se tomaron muestras de sedimentos por medio de cuadrados de 25 x 25 cm distribuidos al azar.

Todos los sitios fueron muestreados durante un año, entre agosto de 1998 y agosto de 1999. La recurrencia del muestreo fue mensual en Mar Chiquita y bimestral en Quequén Grande. La necesidad de obtener un análisis más detallado de la variación de los parámetros ambientales en Mar Chiquita, debido a su dinámica relacionada a las lluvias y vientos, determinó el muestreo mensual en esta última localidad.

En el laboratorio, los caracoles fueron separados por especie bajo un microscopio estereoscópico Wild M5A. Se utilizaron sólo los ejemplares vivos a los fines de identificar las diferentes especies a partir de la observación de sus caracteres endosomáticos. La morfología de la concha de estas especies es muy variable y son muy comunes las formas convergentes. Sin embargo, la discriminación específica es posible a partir de la observación de su morfología peniana (Gaillard y Castellanos, 1976). Las tres especies

analizadas muestran diferencias en la pigmentación del pene, el número de glándulas apócrinas y en el tamaño relativo, aún en los especímenes muy pequeños (entre 0,5 y 1 mm). Todos los especímenes están depositados en el Laboratorio de Micropaleontología del Centro de Geología de Costas y del Cuaternario (Universidad Nacional de Mar del Plata).

Figura 2. Mapa de ubicación y estaciones de muestreo.



ESTADO DEL CONOCIMIENTO DE LA SISTEMÁTICA DE *HELEOBIA* EN ARGENTINA CON ÉNFASIS EN EL PROBLEMA DEL GÉNERO Y LA ESPECIE

INTRODUCCIÓN

El género *Heleobia* Stimpson, 1865 fue considerado durante muchos años como un sinónimo menor de *Littoridina* Souleyet, 1852, hasta la proposición de Davis *et al.* (1982) de que ambos géneros constituyen entidades independientes y que las formas presentes en Sudamérica pertenecen exclusivamente al género *Heleobia*. La ausencia de trabajos taxonómicos específicos sobre la fauna argentina llevó a algunos autores a poner en duda la validez de esta proposición sugiriendo la permanencia de las especies argentinas en el género *Littoridina* (Aguirre y Farinati, 2000). Estas controversias han llevado a que numerosos autores (entre los que me incluyo) hayan debido enfrentarse a un conflicto nomenclatural de difícil resolución al tener que definirse por uno u otro género.

Por otra parte, la validez de las especies definidas es asimismo cuestionable dado que los caracteres clave que se han usado para su delimitación no han sido los mismos a lo largo del tiempo y en algunos casos se desconocen caracteres básicos. Dado que las consideraciones paleoecológicas se infieren en la mayoría de los casos a partir de la ecología de las especies actuales (uniformismo taxonómico), es fundamental establecer primero el grado de validez de estas especies como así las limitaciones para la identificación de las mismas en las secuencias fósiles.

El presente capítulo tiene como objetivos clarificar la controversia *Littoridina-Heleobia* y alertar a los investigadores acerca de los alcances y limitaciones de la identificación de las especies fósiles. Para ello se realiza una revisión histórica de las proposiciones taxonómicas realizadas al presente y se discute el caso del Holoceno de la provincia de Buenos Aires, donde se desarrolla el presente trabajo, para mostrar el impacto y la amplitud del problema.

LA CONTROVERSIA *LITTORIDINA-HELEOBIA*

Antes de discutir las diferentes evidencias a favor y en contra de uno u otro género, es conveniente ubicar temporalmente el origen de cada uno. El género *Littoridina* fue establecido por Souleyet (1852) para ubicar a *L. gaudichaudii*, una especie endémica de Guayaquil (Ecuador). Por otra parte, el género *Heleobia* fue definido unos años más tarde por Stimpson (1865) para ubicar a *Paludestrina culminea* d'Orbigny, 1840, una especie endémica del lago Titicaca.

Las primeras especies pertenecientes a este género en discusión fueron descritas por d'Orbigny (1835) y ubicadas en el subgénero *Paludestrina* d'Orbigny, 1840 cuya especie tipo es el gasterópodo marino *Cyclostoma acutum* Drapanaud, 1805, presente en el sur de Francia. Entre estas primeras especies se encuentra *P. culminea*, la que posteriormente se constituirá en el holotipo del género *Heleobia*. El

subgénero *Paludestrina* fue posteriormente considerado como un sinónimo menor de *Hydrobia* Hartmann, 1821 (Hydrobiidae) un género que había sido originalmente descrito para Francia y que se halla ampliamente distribuido por el Norte de Europa y Estados Unidos. Actualmente, *Hydrobia* constituye uno de los géneros mejor estudiados en cuanto a sus aspectos ecológicos y de distribución, constituyéndose en paradigma de diversos temas de investigación entre los que se incluyen la ecología distribucional (Fenchel, 1975a; Cherrill y James, 1985; Hylleberg, 1986; Siegismund y Hylleberg, 1987; Barnes, 1999), el parasitismo (Mouritsen y Jensen, 1994), la competencia interespecífica y el desplazamiento de caracteres (Morrisey, 1987; Fenchel y Kofoed, 1976; Cherrill y James, 1987a b; Hylleberg y Siegismund, 1987; Gorbushin, 1996; Grudemo y Johanneson, 1999; Grudemo y Bohlin, 2000), el esfuerzo reproductivo (Lassen, 1979; Lassen y Clark, 1979; Siegismund, 1982; Barnes, 1990, 1993), la regeneración de órganos (Gorbushin *et al.*, 2001) y los patrones biogeográficos y de flujo génico (Haase, 1993; Wilke y Davis, 2000).

En 1911, Pilsbry reubicó a la mayoría de las especies de *Hydrobia* descritas en Sudamérica en el género *Littoridina*, al que consideró un sinónimo de *Heleobia*. A partir de aquí y durante aproximadamente 60 años, las especies presentes en Argentina fueron denominadas *Littoridina*. Este cambio genérico fue realizado a partir solamente del análisis de los caracteres externos (conquiológicos), como se venía haciendo desde las descripciones originales de las primeras especies. Si bien, en la mayoría de los casos se conocían los caracteres anatómicos, estos no fueron tenidos en cuenta como caracteres clasificatorios hasta 1955, momento en el que Hubendick incorporó el estudio del órgano copulador para clasificar a las especies presentes en el lago Titicaca. En esa oportunidad no se registraron diferencias en la morfología del pene ni en otros caracteres internos entre los numerosos géneros y especies presentes en el mencionado lago. Sin embargo, siguiendo los mismos lineamientos, Marcus y Marcus (1963) en Brasil y Gaillard (1974a b c) en Argentina describieron nuevas variedades y especies, algunas de las cuales sólo se diferenciaban en detalles mínimos de la morfología del pene. Es importante mencionar que, pese a que se fueron describiendo nuevas especies, estas siguieron siendo incluidas en el género *Littoridina* Souleyet, 1852, considerado como sinónimo de *Heleobia* Stimpson, 1865, tal como fuera propuesto por Pilsbry (1911).

En 1982, Davis *et al.* mantuvieron la identidad separada de los géneros *Littoridina* y *Heleobia* y sinonimizaron a este último con el recientemente descrito género de Hydrobiidae de Norte América: *Spurwinkia* Davis y Mazurkiewicz, 1982 (en Davis *et al.*, 1982). Si bien no era el objetivo principal de su trabajo, estos autores realizaron una reinterpretación de los caracteres observados en la descripción original de *L. gaudichaudii* efectuada por Souleyet (1852) y sospecharon un error en la interpretación de algunos de estos caracteres por parte de este autor. Observaron que el pene presentaba glándulas pedunculadas sobre ambas curvaturas en vez de papilas, la abertura del mismo era subterminal y supusieron que el animal tenía una próstata que no fue dibujada (Figura 3). Sin embargo, los caracteres esquematizados resultarían suficientes para demostrar que este taxón era un género aparte del llamado *Littoridina* del lago Titicaca y del sur de Sudamérica.

Al año siguiente, Pons da Silva y Davis (1983) presentaron una lista cronológica de todas las especies descritas para Brasil, Uruguay y Argentina por d'Orbigny y ubicaron en el género *Heleobia* a

todas las especies previamente consideradas *Littoridina*. Sin embargo, no llevaron a cabo ningún estudio anatómico detallado. Hasta el momento, sólo se contaba con una sugerencia realizada en un trabajo cuyo objetivo original era describir un nuevo género de Hydrobiidae de Norteamérica (véase Davis *et al.*, 1982). Esto provocó que numerosos autores continuaran denominando *Littoridina* a las especies presentes en Argentina.

A los fines de clarificar esta confusión, Hershler y Thompson (1992) y Kabat y Hershler (1993) realizaron una redescrición de los taxones presentes en Sudamérica y los ubicaron en la Subfamilia Cochliopinae Tryon, 1866, que comprendía 31 géneros y aproximadamente 260 especies. En esta subfamilia, reconocieron tres grupos genéricos sobre la base de la morfología reproductiva: El grupo *Cochliopa* presente exclusivamente en México y Centroamérica caracterizado por la presencia de un pene simple con un filamento estrecho; el grupo *Heleobia* ampliamente distribuido por el continente y compuesto de 8 géneros que presentaban un pene con glándulas apócrinas y finalmente el grupo *Littoridina* representado por 13 géneros con un pene con papilas y en el que casi todos presentaban un conducto de fertilización de la hembra elongado o enrollado (Figura 4). En esta revisión sistemática, Hershler y Thompson (1992) examinaron las especies argentinas *H. parchappii* y *H. piscium* y llegaron a la conclusión de que coincidían con los caracteres del grupo *Heleobia* por lo tanto revalidaron la proposición de Davis *et al.*, (1982) de ubicar a las especies de Argentina dentro del género homónimo.

Aguirre y Farinati (2000), desde el campo de la Paleontología, han discutido la validez del género *Heleobia* para las especies argentinas y propusieron mantenerlas en el género *Littoridina*. Entre sus principales argumentos se encuentra la gran variabilidad de las conchas de ambos géneros relacionadas con las condiciones ambientales donde habitan y el hecho de que los criterios endosomáticos que se utilizaron para ubicar a las especies dentro del género *Heleobia* no consideraron tendencias poblacionales sino variaciones individuales. Por otra parte sugirieron que las diferencias anatómicas esenciales (número, forma y pigmentación de las papilas del complejo peniano, presencia de glándulas apócrinas en *Heleobia*), resultaban ambiguas y podrían responder a condiciones ambientales variables al igual que en el caso de la morfología de la concha.

Recientemente, Wilke *et al.* (2001) llevaron a cabo un análisis molecular de la familia Hydrobiidae (utilizando citocromo oxidasa c mitocondrial y rRNA nuclear) y determinaron el origen polifilético de la misma. De esta manera, diferenciaron a la subfamilia Cochliopinae propuesta por Hershler y Thompson (1992) de la familia Hydrobiidae y la elevaron al nivel de familia: Cochliopidae. De esta manera, la familia Cochliopidae, que incluye los género *Heleobia* y *Littoridina* entre otros, constituye un grupo monofilético.

LA DEFINICIÓN DE LA ESPECIE

Además del problema de la definición del género, existe en la actualidad una gran confusión en relación con las especies definidas. A los fines de comprender los alcances y limitaciones de la identificación específica en las formas fósiles, es conveniente analizar los caracteres que se han venido usando históricamente para la definición de las especies actuales. Como se mencionó previamente, las primeras especies argentinas fueron descriptas por d'Orbigny (1835) y ubicadas en el subgénero

Paludestrina d'Orbigny, 1840. Estas fueron: *P. australis*, *P. parchappii*, *P. isabelleana* y *P. piscium*. Actualmente existen dudas acerca de la naturaleza taxonómica de *P. isabelleana*, debido a que los sintipos de esta especie depositados en el British Museum (Natural History) no corresponden a la descripción ni a la ilustración original, sino que parecen pertenecer a una familia diferente: Cerithidae (Pons Da Silva y Davis, 1983). Strobel (1874) describió una quinta especie proveniente de Mendoza y San Juan que denominó *Hydrobia kuesteri*, de la que se desconocen al presente sus caracteres endosomáticos. Unos pocos años después, Doering (1884) describió tres especies del Norte y Centro-Oeste del país: *Lyrodes guaranítica*, presente en los arroyos de las provincias de Misiones, Corrientes y Entre Ríos, *Hydrobia occidentalis*, presente en aguas salinas de San Juan, Santiago del Estero, San Luis y Mendoza e *Hydrobia montana* distribuida por la provincia de Córdoba. Nuevamente se desconocen los caracteres endosomáticos de estas dos últimas especies, que presentan caracteres conquiológicos muy semejantes a los de *H. parchappii*, llegándose a suponer en el caso de *H. occidentalis* que podría representar una variedad geográfica de esta última (Gaillard y Castellanos, 1976). Doering (1884) describió además una especie fósil presente en sedimentos pampeanos del río Luján (provincia de Buenos Aires) que denominó *Hydrobia ameghinoi*, que no fue registrada en estudios posteriores realizados en estas mismas secuencias del río Luján (véase De Francesco y Prieto, 1999). Es probable (de acuerdo con las fotos que acompañan la descripción original) que sólo se trate de una variedad más pequeña de *H. parchappii*.

Pilsbry (1911) describió tres especies de Patagonia y de la cordillera austral: *L. hatcheri*, *L. simplex* y *L. sublineata*, de distribución patagónica. La especie *L. sublineata* sólo fue mencionada en un pequeño curso sobre el río Chico (Santa Cruz), desconociéndose sus caracteres endosomáticos. En 1960, Parodiz describió una especie de aguas salobres de La Rioja y Jujuy: *L. vianai* semejante en sus características a *L. parchappii*, pero diferenciada mayormente de ésta por la presencia de costillas en la concha. Ninguna de estas especies ha sido mencionada en secuencias fósiles. Hasta aquí las especies fueron definidas solamente a partir del análisis de los caracteres conquiológicos.

Con la incorporación del órgano copulador como carácter diagnóstico (Hubendick, 1955), Marcus y Marcus (1963) establecieron una nueva variedad de *L. australis* del Sur de Brasil, que denominaron *L. australis nana* y Gaillard (1974a b c) determinó cuatro especies, algunas de las cuales sólo se diferenciaban en detalles muy sutiles de la morfología del pene: *L. tucumana* (distribuida por Tucumán y Salta) *L. castellanosae*, de distribución muy restringida (sólo ha sido hallada en los lagos de Palermo y en las localidades de Berisso y Los Talas, provincia de Buenos Aires), *L. conexa*, una especie mixohalina descubierta en la zona cercana a la comunicación marina de la laguna costera Mar Chiquita (Buenos Aires) en arrecifes de *F. enigmaticus* y *L. rionegrina* presente en el arroyo Valcheta (Río Negro). Cabe destacarse que las conchas de *L. tucumana*, *L. castellanosae*, y *L. rionegrina* son muy semejantes entre sí y no presentan diferencias significativas con las de *L. parchappii*, según se menciona en su descripción original (Gaillard, 1974a c) y es asimismo observado en los esquemas que acompañan dicha descripción. La especie *L. castellanosae* sólo se diferencia de *L. parchappii* por la presencia de un repliegue del epitelio del cuerpo del pene que cubre la papila del lado cóncavo. Gaillard (1974a) determinó además una subespecie de *L.*

australis del Golfo San Matías y de las provincias de Río Negro y Buenos Aires, que denominó *L. australis crassa*. Desde 1974 hasta la fecha no se han descrito nuevas especies en Argentina.

Si bien el nuevo criterio de análisis del órgano copulador resultó exitoso para la descripción de especies vivientes de Argentina, no sucedió lo mismo para las especies fósiles o subfósiles, que se debieron continuar describiendo a partir de las características de la concha. Este fue el caso de *Littoridina peiranoi* Weyrauch, 1963, una especie subfósil hallada en la serranía del Timbó (Tucumán) semejante en sus características a *L. parchappii*.

En un intento por ordenar la gran diversidad existente en los Rissooidea de Argentina, Gaillard y Castellanos (1976) establecieron cuatro grupos supraespecíficos de acuerdo fundamentalmente a la morfología del pene y a la distribución geográfica (Figura 5). Estos fueron: el grupo *parchappii*, con distribución desde Río Negro hacia el Norte que incluía a las especies *L. parchappii*, *L. kuesteri*, *L. occidentalis*, *L. montana*, *L. vianai*, *L. peiranoi*, *L. tucumana*, *L. castellanosae*, *L. conexa* y *L. rionegrina*, caracterizado por la presencia de un pene pigmentado con numerosas “papilas” dorsales grandes y una “papila” ventral mediana. El denominado grupo *hatcheri*, con distribución patagónica, constituido por las especies *L. hatcheri* y *L. sublineata* y caracterizado por la reducción del pene a un minúsculo mamelón. La especie *L. simplex* descrita originalmente por Pilsbry (1911) fue considerada un sinónimo menor de *L. hatcheri*. El grupo *piscium* reunía a las especies del Río de La Plata y región mesopotámica, entre las que se encontraban *L. piscium* y *L. guaranitica*. Este grupo presentaba un pene sin pigmentación con “papilas” dorsales pequeñas. Finalmente, el grupo *australis* incluía las subespecies del litoral atlántico sudoccidental *L. australis australis*, *L. australis crassa* y *L. australis nana*, y la especie *L. isabelleana*, todas con un pene poco pigmentado y con pocas “papilas” dorsales y una “papila” ventral muy grande.

Cazzaniga (1981b) propuso separar a las especies del grupo *hatcheri* en un género aparte: *Strobiliella*, basado fundamentalmente en la ausencia de un pene desarrollado como en las demás especies. Sin embargo, la validez de este género fue posteriormente discutida, debido a que el criterio para considerarlo como género aparte sería insuficiente por la falta de información acerca de otros caracteres endosomáticos y otros rasgos no morfológicos. Posteriormente, Hershler y Thompson (1992) consideraron a este género como un sinónimo menor de *Heleobia*. Recientemente, Aguirre y Farinati (2000), basándose solamente en la morfología de la concha, sinonimizaron a *L. isabelleana* y *L. conexa* con *L. australis*.

DISCUSIÓN

Si bien los Rissooidea de Argentina se conocen desde 1835, se ha avanzado muy poco en lo que respecta a su Sistemática. Con una perspectiva histórica, puede verse que las novedades aportadas al conocimiento por esta disciplina han consistido mayormente en la descripción de nuevas especies. Sin embargo han sido escasos los trabajos de revisión sistemática que incluyeran a la totalidad del género. Entre estos últimos, se encuentra el trabajo de Pilsbry (1911) que ubicó a las especies argentinas en el género *Littoridina* (sinonimizado a *Heleobia*) y los aportes de Hershler y Thompson (1992) y Kabat y Hershler (1993) en los que se propuso su reubicación dentro del género *Heleobia* diferenciándolo de *Littoridina*.

Estos dos grandes cambios han dado lugar a la controversia actual sobre la correcta identificación de las especies argentinas.

Tanto las conchas de *Heleobia* como de *Littoridina* son muy variables y semejantes. A su vez, presentan convergencia entre ellas y con formas de otros géneros como *Hydrobia* Hartmann, 1821. Esta ha sido la razón principal por la cual tanto Strobel (1874) como Doering (1884) ubicaron algunas especies de Argentina en este último género. Debido a que los caracteres conquiológicos son altamente convergentes (Ramos *et al.*, 2000) este carácter por sí solo resulta de escaso valor para la sistemática de un grupo tan variable como los Rissooidea.

La sistemática de la mayoría de las especies argentinas ha permanecido sin cambios desde 1976. En adición a esta falta de actualización del conocimiento, deben agregarse las dudas sobre la correcta identidad que los propios autores puntualizaron en las descripciones originales. Gaillard (1973b) y Gaillard y Castellanos (1976) demostraron que los gasterópodos del género *Heleobia* presentan una gran variabilidad en la forma y tamaño de la concha de acuerdo a variaciones ambientales. Esto se observa claramente en las distintas formas ecológicas de *H. piscium* en ambientes con diferentes condiciones físico-químicas y bacteriológicas de sus aguas (Gaillard, 1973b) como así en las variaciones latitudinales de talla de *H. parchappii* (Gaillard y Castellanos, 1976). Por lo tanto, es válido suponer que algunas de las especies argentinas descriptas sólo a partir de la concha podrían corresponder simplemente a variaciones de otras, lo que no ha sido analizado al presente. Así, las especies *H. kuesteri*, *H. occidentalis*, *H. montana* y *H. peiranoi* podrían corresponder a variaciones geográficas de *H. parchappii*. De hecho, Weyrauch (1963) menciona claramente que *H. peiranoi* presenta conchas muy variables en forma y tamaño que se asemejan a las de *H. parchappii*. A la vez, Gaillard y Castellanos (1976) sugieren que *H. occidentalis*, que es una forma de aguas salinas, podría resultar una variedad geográfica de *H. parchappii*. Siguiendo con el mismo razonamiento, *H. sublineata* podría constituir una variación de *H. hatcheri*, ya que coincide en la morfología de la concha y en su distribución austral. Sin embargo, el problema de la identidad específica no se restringe solamente a aquellas especies definidas a partir de los caracteres de la concha. Debido a que las especies que han sido descriptas posteriormente a 1960, en las que se tuvieron en cuenta mayormente las características del complejo peniano, se diferencian en algunos casos en detalles muy sutiles (*e. g.*, *H. castellanosae*, *H. tucumana* y *H. rionegrina*) es razonable cuestionarse hasta qué punto estas mínimas diferencias resultan suficientes para considerarlas como especies diferentes.

Es de destacar el hecho de la falta de un criterio unificador en la sistemática de las *Heleobia* de Argentina. Si se toma como ejemplo el grupo *parchappii* se puede observar que de las 9 especies vivientes que se agrupan bajo esta denominación, 4 fueron descriptas en el siglo 19, de las cuales 3 continúan sin revisión hasta nuestros días (*H. kuesteri*, *H. occidentalis* y *H. montana*) desconociéndose sus caracteres endosomáticos. Las cinco especies restantes fueron descriptas a partir de mediados del siglo 20 y diferenciadas principalmente por sus características penianas (*H. vianai*, *H. castellanosae*, *H. tucumana*, *H. rionegrina* y *H. conexa*), ya que la mayoría de estas especies presentan conchas muy similares (Figura 5). Por lo tanto, existe un desfase en el valor de los caracteres definidos para distintas formas que se encuentran actualmente en el mismo nivel taxonómico. Se podría pensar razonablemente que un análisis de

los caracteres penianos de *H. kuesteri*, *H. occidentalis* y *H. montana* revelaría diferencias intraespecíficas que llevarían a la definición de nuevas especies. O, por el contrario, que el análisis de los caracteres penianos no muestre diferencia con el de *H. parchappii*, con lo cual estas especies carecerían de valor y deberían ser colocadas como sinónimo de esta última. Se ha demostrado que tanto los caracteres de la concha como los caracteres endosomáticos deben ser tenidos en cuenta para llevar a cabo una reconstrucción filogenética confiable de los gasterópodos (Schander y Sundberg, 2001), por lo tanto, es necesario abogar por un estudio holístico que tenga en cuenta ambas aproximaciones.

De acuerdo a lo discutido sobre el valor taxonómico de la morfología conquiolar de *Heleobia*, las sinonimias sugeridas por Aguirre y Farinati (2000) para *L. australis*, *L. isabelleana* y *L. conexa* deben ser revisadas y complementadas con estudios de los caracteres endosomáticos de estas mismas especies. Estos autores han agrupado bajo una misma especie (*L. australis*) a una forma tan disímil en la actualidad como *H. conexa*, que habita en ambientes diferentes y presenta ciclos de vida distintos (véase De Francesco e Isla, 2001; De Francesco e Isla, *en prensa*), además de diferencias notorias en los caracteres penianos (Figura 1). Siguiendo con un razonamiento similar pero desde un punto de vista opuesto, si se consideraran solamente los caracteres endosomáticos (penianos) y se desechara la morfología de la concha, muy probablemente *H. conexa* sería sinonimizada a *H. parchappii* y resultaría diferente de *H. australis*. Con este ejemplo se trata de demostrar que una clasificación debe ser lo más abarcativa posible, más aún cuando los organismos presentan una plasticidad fenotípica tan marcada como los gasterópodos risoideos.

Para llevar a cabo una clasificación taxonómica confiable de las *Heleobia* de Argentina, es indispensable valorizar adecuadamente las diferencias presentes en los caracteres endosomáticos y conquiológicos y desarrollar un criterio para determinar el número de variaciones suficientes para considerar una especie distinta de otra. En este sentido, es necesario un trabajo de revisión de la totalidad de las especies argentinas descritas hasta el presente, que incluya estudios anatómicos, morfométricos, biológicos, ecológicos y moleculares para eliminar estas confusiones que se han venido desarrollando desde tiempos históricos. Hasta tanto eso no ocurra, es conveniente considerar para la identificación de los organismos actuales solamente a aquellas especies de las que se conocen tanto sus caracteres conquiológicos como endosomáticos, lo que restringe la diversidad a solamente 10 especies: *H. australis*, *H. piscium*, *H. guaranítica*, *H. parchappii*, *H. vianai*, *H. tucumana*, *H. castellanosae*, *H. conexa*, *H. rionegrina* y *H. hatcheri*.

El caso de las *Heleobia* del Holoceno de Argentina

De las 16 especies vivientes de *Heleobia* descritas en Argentina, solamente tres han sido mencionadas en secuencias holocenas: *H. australis*, *H. parchappii* y *H. conexa*, principalmente en sedimentos de origen estuárico presentes a lo largo de la costa bonaerense. Solamente *H. parchappii* ha sido mencionada en secuencias continentales holocenas de otras provincias argentinas. De acuerdo con lo discutido, esta diferencia numérica entre las especies vivientes y fósiles de Argentina responde a un problema de definición morfoespecífico más que a una variación de la diversidad a lo largo del Holoceno. En este sentido, resulta imposible diferenciar conquiológicamente a *H. parchappii* de *H. tucumana*, *H.*

rionegrina, *H. castellanosae*, *H. kuesteri*, *H. occidentalis*, *H. montana* y *H. peiranoi*, por lo tanto las conchas de *H. parchappii* comúnmente halladas en afloramientos holocenos de Argentina podrían contener ejemplares de algunas de estas otras especies, lo que sería imposible de discriminar. Esta es una importante limitación conceptual que debe ser tenida en cuenta al analizar los ejemplares fósiles de *Heleobia*. La identificación de *H. parchappii* presenta la dificultad adicional de una significativa variabilidad conquiológica en un gradiente latitudinal (véase la introducción general). La especie *H. conexa* también se halla sujeta a dificultades de identificación debido a que presenta una morfología de la concha variable desde formas muy semejantes a *H. australis* hasta otras que se asemejan a *H. parchappii*.

Por lo tanto, en lo que respecta a la identificación de las formas holocenas (que sólo es posible a partir de la concha) es conveniente utilizar sólo aquellas especies que se hallan perfectamente definidas al presente y evitar aquellas que brindan dudas sobre su identificación o que sólo se diferencian a partir de sus caracteres endosomáticos. Para que la identificación taxonómica sea confiable, es recomendable realizar previamente estudios cuantitativos de los principales caracteres merísticos que permitan discriminar entre las posibles especies actuales involucradas y posteriormente comparar estadísticamente las formas fósiles con este modelo elaborado. Este método se pone a prueba en el Capítulo 4 para las especies *H. australis*, *H. conexa* y *H. parchappii* presentes en ambientes estuáricos del sudeste bonaerense.

Sin embargo, el problema de la identificación taxonómica es imposible de resolver en el caso de aquellas especies que sólo se diferencian a partir de caracteres endosomáticos como *H. tucumana*, *H. castellanosae* y *H. rionegrina*. Conquiológicamente, estas especies son indistinguibles de *H. parchappii* y su presencia en secuencias estratigráficas quedaría registrada como tal. Es necesario que el investigador que trabaje con estos ejemplares fósiles tenga en cuenta estas limitaciones sistemáticas a los fines de tomar todos los recaudos necesarios al momento de llevar a cabo una reconstrucción paleoambiental.

CONCLUSIONES

- 1) El mayor problema de la controversia *Littoridina-Heleobia* radica en la falta de trabajos de detalle efectuados hasta el presente, más que en la falta de evidencias para su clasificación. Con la evidencia de que se dispone hasta el momento, las especies argentinas deben ser consideradas como *Heleobia* y no como *Littoridina*.
- 2) En sólo 10 de 16 especies descriptas en Argentina se conocen tanto los caracteres conquiológicos como endosomáticos, debiendo restringirse la diversidad actual a estas especies hasta tanto no se lleve a cabo un estudio integrado en donde se revisen las especies desde una perspectiva holística (combinando análisis ecológicos, biológicos, paleontológicos y genéticos), valorizando adecuadamente las diferencias presentes en los caracteres escogidos y estableciendo un criterio para determinar el número de variaciones suficientes para considerar una especie distinta de otra. Estas especies son: *H. australis*, *H. piscium*, *H. guaranítica*, *H. parchappii*, *H. vianai*, *H. tucumana*, *H. castellanosae*, *H. conexa*, *H. rionegrina* y *H. hatcheri*.
- 3) En lo que respecta a las abundantes formas fósiles presentes en los afloramientos holocenos de Argentina, su identificación debe ser realizada exhaustivamente previamente a cualquier trabajo

paleoecológico que se llevara a cabo. Dada la gran plasticidad fenotípica que presentan estos gasterópodos, es recomendable un análisis cuantitativo (morfométrico) de las conchas de un gran número de ejemplares, a los fines de reducir al máximo los posibles errores de identificación.

Figura 3. Esquema del complejo peniano y concha de los grupos *parchappii*, *piscium* y *hatcheri* (Gaillard y Castellanos, 1976) y su distribución en Argentina.

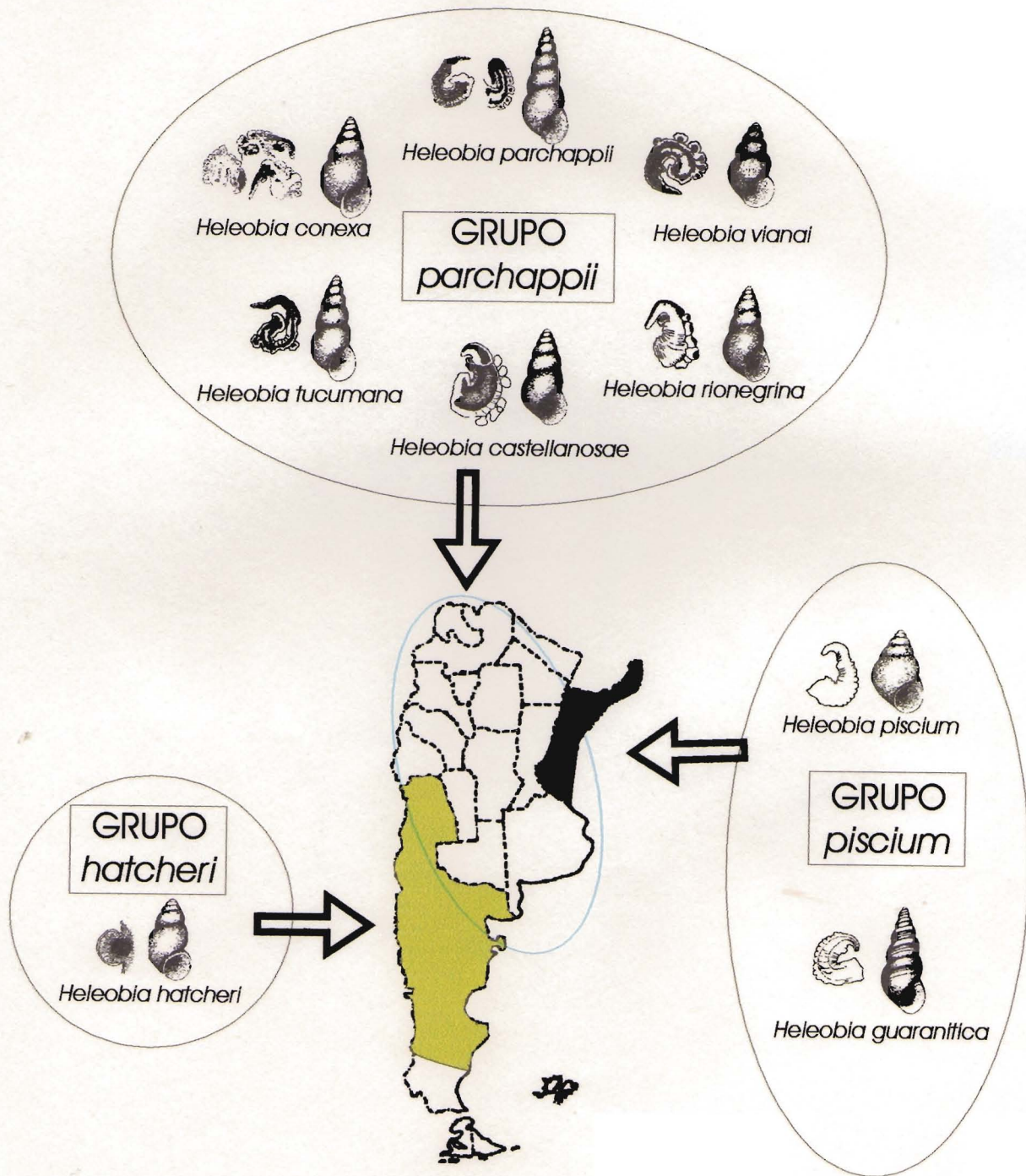


Figura 4. Pene de *Littoridina gaudichaudii*, holotipo del género *Littoridina* Souleyet 1852. Tomado de Gaillard & Castellanos (1976).

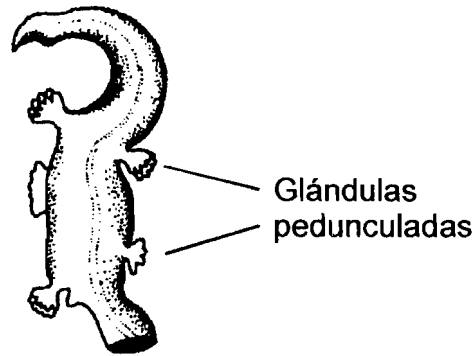
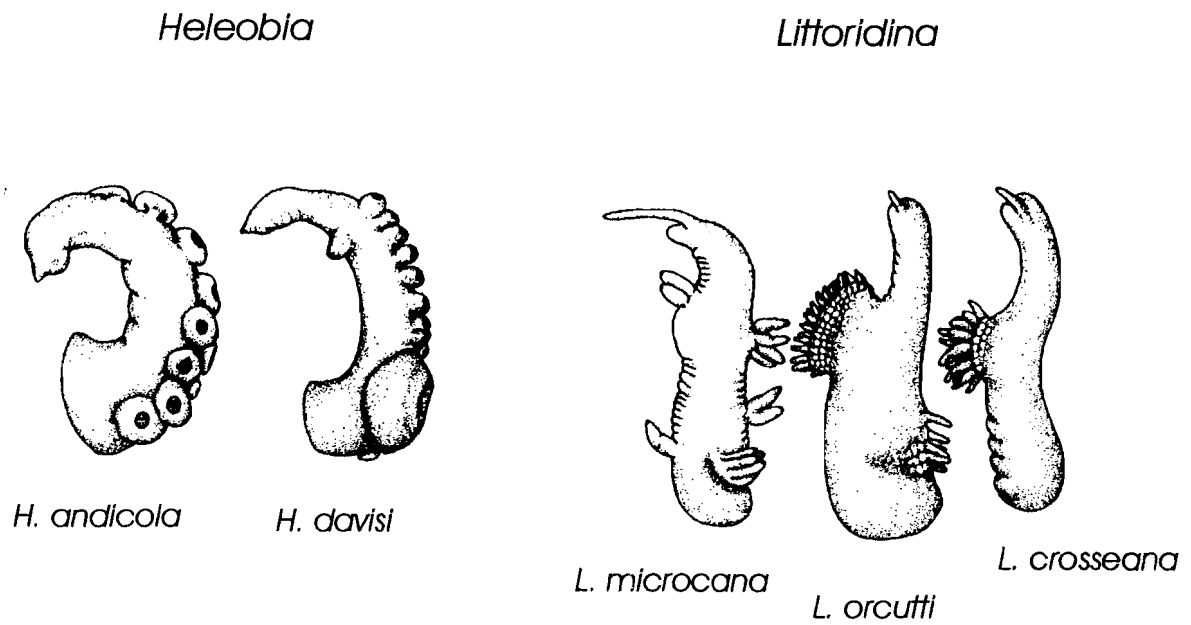


Figura 5. Penes de especies características de los géneros *Heleobia* y *Littoridina*. Tomado de Hershler y Thompson (1992).



DISTRIBUCIÓN DE *H. AUSTRALIS*, *H. CONEXA* Y *H. PARCHAPPII* EN EL ESTUARIO DEL RÍO QUEQUÉN GRANDE Y LA LAGUNA MAR CHIQUITA: ABUNDANCIA Y RELACIÓN CON FACTORES AMBIENTALES

INTRODUCCIÓN

La distribución de los risoideos en los estuarios ha sido bien documentada en muchas partes del mundo, especialmente en el Hemisferio Norte. Está condicionada por diferentes factores ambientales y ecológicos, lo que dificulta una definición precisa de sus patrones (Fenchel, 1975a b; Wells, 1978; Cherril y James, 1985; Falniowski, 1987; Drake y Arias, 1995; Barnes, 1999). Entre los factores ambientales se destacan la salinidad (Muus, 1967; Fenchel, 1975a; Cherril y James, 1985; Hylleberg, 1986), la temperatura (Lassen, 1979; Lassen y Clark, 1979), la exposición al oleaje (Fenchel, 1975a; Cherril y James, 1985), el tipo de sedimento (Fish y Fish, 1974; Fenchel, 1975b; Grudemo y Johanneson, 1999), y la tolerancia a la anoxia y desecación (Fenchel, 1975a). Por otra parte, entre los factores biológicos se menciona la competencia interespecífica (Fenchel, 1975b; Fenchel y Kofoed, 1976; Cherril y James, 1987a b; Morrisey, 1987; Gorbushin, 1996; Grudemo y Johanneson, 1999; Grudemo y Bohlin, 2000), el parasitismo (Mouritsen y Jensen, 1994) y la depredación (Barnes y de Villiers, 2000). Es probable que el impacto antropogénico como las descargas de efluentes (Gonçalves *et al.*, 1998) o la polución del agua también afecten su distribución lo que ha sido escasamente estudiado al presente.

Sin embargo, la distribución de los risoideos en los estuarios de Sudamérica está pobremente estudiada, lo que contrasta con la abundante información existente en otras partes del mundo. Entre los escasos trabajos llevados a cabo, se destacan los de Chomenko y Schäfer (1984) sobre distribución de *H. australis* y *H. charruana* en lagunas costeras del sur de Brasil y el de Darrigran (1995) sobre distribución de *H. australis*, *H. piscium* y *H. parchappii* en el Río de La Plata. Ambos trabajos señalan a la salinidad como el factor más importante que condiciona la distribución de los gasterópodos en este tipo de ambientes. Sin embargo, estas aproximaciones han sido principalmente cualitativas, no habiéndose medido simultáneamente la abundancia de gasterópodos presentes.

El objetivo de este capítulo es determinar los factores ambientales que influyen el patrón de distribución de *H. australis*, *H. conexa* y *H. parchappii* en Quequén Grande y Mar Chiquita. En un estudio preliminar efectuado en estos mismos ambientes se observó una muy baja abundancia de *H. conexa* en sustrato blando en contraposición a su gran abundancia en sustrato duro. A los fines de evitar errores en los datos debidos a una selección diferencial de hábitats, se llevó a cabo un muestreo aleatorio estratificado para cada tipo de sustrato.

MATERIALES Y MÉTODOS

En las cinco estaciones de muestreo seleccionadas en cada estuario se llevaron a cabo mediciones de salinidad (S), temperatura (T), pH y oxígeno disuelto (OD) y se recolectaron muestras de *Heleobia*. Se utilizó un analizador de calidad de aguas HORIBA U-10. La profundidad (PR) y exposición al oleaje (EO) no fueron analizadas cuantitativamente debido a que estos factores son muy similares en todos los sitios de Quequén Grande (observación personal). A su vez, estos factores ambientales son muy semejantes en todos los sitios de la laguna Mar Chiquita, con excepción de CELPA donde estas variables son significativamente más altas (Schwindt, 2001). Para la profundidad se consideraron tres rangos: a) < 0,50 m b) entre 0,50 y 1 m y c) > 1 m. El grado de exposición al oleaje de los diferentes sitios de muestreo fue clasificado en una escala de tres niveles: 1) bajo 2) moderado y 3) alto.

En el laboratorio, los gasterópodos fueron removidos, identificados a nivel de especie y contados bajo un microscopio estereoscópico Wild M5A. Los ejemplares menores a 0,5 mm no pudieron ser identificados y no se tuvieron en cuenta para el presente análisis. Se realizaron dos diferentes análisis estadísticos. El primero de ellos se efectuó sobre las variables ambientales agrupadas por estación del año a los fines de observar cambios en el tiempo. Las diferencias en S, T, pH y OD fueron evaluadas en cada estuario con un análisis multivariado de la varianza (MANOVA) de dos vías (Johnson, 1998), contrastando los factores estación y sitio. Las comparaciones *a posteriori* fueron realizadas con el test de Sheffé (Zar, 1984). Los datos fueron transformados a su logaritmo $\log_{10}(x+1)$ previamente al análisis para eliminar la heterogeneidad de las varianzas. El segundo análisis consistió en una aproximación multivariada para relacionar los factores ambientales con la distribución de *Heleobia*. Se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para explorar las relaciones entre la abundancia de especies y las variables ambientales medidas y para identificar las variables ambientales que explicaban la mayoría de la variación de los datos. El CCA es una técnica de gradiente directa que permite una representación simultánea de las variables ambientales y de las especies en el espacio bidimensional (Ter Braak, 1986). Las abundancias de las especies (promedio de réplicas en cada fecha) fueron normalizadas con una transformación logarítmica $\log_{10}(x+1)$ previamente al análisis. Se incluyeron todas las variables ambientales (cuantitativas y cualitativas) en el análisis.

RESULTADOS

La distribución de *H. australis* y *H. conexa* varió significativamente a lo largo del gradiente estuárico desde la boca hasta el área interna. Mientras que la primera se restringió a la zona más externa (sitios VA, PP y PC en Quequén Grande, y sitios CA, CE y SG en Mar Chiquita), *H. conexa* fue más común en la zona más interna del estuario (sitios PC y CR en Quequén Grande, y sitios SG y SO en Mar Chiquita). Por otra parte, *H. parchappii* sólo se halló en los sitios más alejados de la zona estuarina (LC y EA) donde no hay efecto de las mareas (Tablas 1 y 2; Figura 6). En LC, esta especie fue observada habitando las áreas más protegidas, en remansos del río, acompañada por el pulmonado dulceacuícola *Chilina parchappii* (d'Orbigny, 1835). *H. parchappii* fue también observada en Mar Chiquita en arroyos y canales (Vivoratá y Sotelo, Canal 7) que desembocan en la laguna, como así en las lagunas Hinojales y

Nahuel Rucá, ubicadas en las cercanías del área de estudio pero sin comunicación con ésta (Figura 6). En Quequén Grande, *H. parchappii* se registra desde aproximadamente 14 km de la desembocadura y se extiende hacia las cabeceras del río, siendo el gasterópodo dominante en la cuenca media del mismo.

Tanto *H. australis* como *H. parchappii* mostraron muy baja abundancia en sedimento (entre 0,16 y 2,8 ind. 100cm²), mientras que *H. conexa* estuvo ausente o con valores menores a 0,16 ind. 100cm². Por otra parte, la abundancia de las tres especies sobre sustrato duro fue significativamente alta y mostró variación a lo largo del gradiente estuárico. En este sentido, la abundancia de *H. australis* decreció hacia la zona interna (Tablas 1 y 2), mientras que la abundancia de *H. conexa* se incrementó en la misma dirección. En Mar Chiquita, *H. conexa* estuvo ausente en la zona de la desembocadura (CA y CE) y sus máximas densidades se obtuvieron en SG (Tabla 2). Esta especie se extendió hasta Canal 7 (aproximadamente 18 km de la boca, observación personal) siendo el único risoideo hallado en esta área. Se observaron algunos ejemplares aislados de *H. parchappii* en algunas de las muestras tomadas en la zona estuarina de Quequén Grande, aunque su número fue muy bajo (Tabla 1), con lo cual no se pudo considerar que se trate de poblaciones estables sino probablemente ejemplares ocasionales transportados desde río arriba por la corriente.

El MANOVA realizado sobre las variables ambientales reveló diferencias significativas entre sitios y estaciones en Quequén Grande (Tabla 3). Sin embargo, la interacción entre los dos factores fue insignificante (Tabla 3) lo que indica que el efecto de cada factor es independiente. Solamente la salinidad mostró diferencias significativas entre los sitios (Tabla 3). El sitio VA presentó en promedio salinidades más altas que los sitios internos (Figura 7). La salinidad decreció significativamente a lo largo del gradiente estuárico (test de Sheffé, $p < 0,01$). Por otra parte, todas las variables ambientales difirieron entre estaciones. La salinidad y la temperatura mostraron diferencias significativas entre verano e invierno (Figura 7). Excepcionalmente, en septiembre de 1998 se registraron valores muy bajos de salinidad (0,1 ‰; Figura 7) en todos los sitios de muestreo como consecuencia de un período lluvioso inusual que provocó el desborde del río. El aporte de agua dulce proveniente de las cabeceras fue tan grande que modificó extraordinariamente el patrón de salinidades registrado en el estuario. En este sentido, la zona de la desembocadura (escollera del Puerto Quequén Grande) que usualmente presentaba valores de salinidad similares a los marinos (33–35 ‰), registró en esta ocasión salinidades de 7 ‰ (observación personal). Se observaron gran cantidad de gasterópodos dulceacuícolas (*H. parchappii*, *Chilina parchappii*, *Biomphalaria peregrina*) transportados por flotación junto a restos de vegetación hasta la desembocadura del río y depositados posteriormente en las playas aledañas. Este episodio se consideró como un valor no representativo (*outlier*) del patrón general en el análisis estadístico y fue eliminado. Sin embargo, su mención aquí es importante a los fines de dar una idea de la magnitud de los cambios que pueden ocurrir en este tipo de estuarios. El pH fue muy básico y uniforme durante el año, revelando sólo valores significativamente más altos en invierno ($p < 0,05$). De manera similar, el OD fue estable, mostrando sólo valores significativamente más bajos en verano ($p < 0,01$).

En Mar Chiquita, S, T, pH y OD mostraron diferencias significativas entre estaciones (Figura 8, Tabla 3). Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre sitios como así en la interacción de los dos factores (Tabla 3). La salinidad fue mayor en verano y otoño (Scheffé, $p < 0,05$). La temperatura fue más baja en invierno (Figura 8, $p < 0,001$) pero no difirió significativamente durante el resto del año. Las mayores fluctuaciones se observaron en los sitios más internos (Figura 8). El pH fue significativamente más básico en invierno-primavera ($p < 0,05$). De manera similar al estuario de Quequén Grande, el OD fue muy constante y mostró sólo valores significativamente más bajos en verano ($p < 0,01$).

El análisis de correspondencia canónica (CCA) proveyó información útil sobre la relación entre los factores ambientales y la abundancia de *Heleobia* en cada estuario. En Quequén Grande, los dos primeros ejes del CCA explicaron en conjunto el 82% de la varianza en la relación *Heleobia*-ambiente. La salinidad estuvo altamente correlacionada con el eje 1 (Tabla 4). La mayor longitud del vector de salinidad en el gráfico bidimensional indicó una importancia significativa de esta variable para explicar la variación en la abundancia de gasterópodos (Figura 9A). Dado que el vector corre paralelo al eje 1, éste refleja un gradiente salino desde la izquierda a la derecha con *H. australis* alcanzando su máxima abundancia a salinidades más altas (6-17‰), *H. parchappii* en las salinidades más bajas (<0,1‰) y *H. conexa* en salinidades intermedias (4-7‰) (Figura 9A). Por otra parte, el tipo de sustrato estuvo altamente correlacionado con el eje 2, sobre el que *H. australis* y *H. parchappii* mostraron las mayores abundancias. Por el contrario, la abundancia de *H. conexa* se correlacionó negativamente con este factor, lo que se debió a su muy baja abundancia en sedimentos. Aunque no tan altamente correlacionado como la salinidad, un mayor valor de OD y EO fueron coincidentes con una mayor abundancia de *H. australis* (Figura 9A).

En Mar Chiquita, los dos primeros ejes del CCA explicaron el 51% de la varianza de los datos. El eje 1 estuvo fuertemente relacionado con la exposición al oleaje y la profundidad (Tabla 4). El diagrama de ordenación indicó que el eje 1 reflejaba un gradiente de condiciones de energía ambiental (Figura 9B). En este sentido, *H. australis* alcanzó su máxima abundancia en los sitios más profundos donde la acción del oleaje fue significativa, mientras que *H. conexa* y *H. parchappii* fueron más abundantes en los sitios internos más someros con escasa circulación de agua (Figura 9B). Por otra parte, el pH estuvo más altamente correlacionado con el eje 2, sobre el cual *H. conexa* presentó las mayores abundancias.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran una fuerte correlación entre la distribución de *Heleobia* y la salinidad en Quequén Grande. Se observa un patrón de gradación en la abundancia de las especies desde *H. australis* a *H. parchappii* que es coincidente con una gradación salina. La abundancia de *H. australis* fue mayor a salinidades más altas (6-17‰), mientras que *H. parchappii* fue más abundante a salinidades menores a 1‰. Entre ambas especies, *H. conexa* presentó una mayor abundancia a salinidades intermedias (4-7‰). Numerosos estudios han demostrado que la salinidad es un factor importante que afecta la distribución de los risoideos dentro de los estuarios (Muus, 1967; Fenchel, 1975a; Cherrill y James, 1985; Hylleberg, 1986; Chomenko y Schäfer, 1984; Darrigran, 1995; López Armengol y Darrigran, 1998). Al igual que en Quequén Grande, Darrigran (1995) observó una segregación similar de *Heleobia* a lo largo de

un gradiente salino en el estuario del Río de La Plata. Este gradiente salino se debe al efecto significativo de las mareas en estos grandes estuarios que condiciona el desarrollo de patrones estables a lo largo del año.

Los resultados demostraron una correlación insignificante entre la distribución de *Heleobia* y la salinidad en Mar Chiquita. Pese a que las mismas especies se distribuyen de manera similar a como lo hacen en el estuario del río Quequén Grande, sus tolerancias salinas se solapan y las especies se hallan menos mezcladas que en la localidad previa. Los valores de salinidad varían entre 1 y 40‰ para *H. australis* y *H. conexa* y entre 4 y 34‰ para *H. parchappii*. Este patrón diferente podría atribuirse al régimen hidrológico particular de la laguna (mayormente relacionado con las lluvias y vientos) y a la poca profundidad, lo que impide el desarrollo de un gradiente salino estable como ocurre en Quequén Grande. En la ausencia de una amplitud mareal significativa (las mareas no se extienden significativamente más allá del puente de CELPA), la salinidad varía estacionalmente en relación con el ingreso de agua en la cuenca producto de las lluvias (Isla, 1997). Por lo tanto, la laguna en su totalidad desarrolla salinidades más altas que el mar durante el verano (estación más seca) y condiciones dulceacuícolas durante el otoño lluvioso. Consecuentemente, los gasterópodos aparecen relacionados a la profundidad y la exposición al oleaje, que son los dos factores ambientales que no muestran cambios estacionales significativos y están principalmente relacionados con los aspectos geomorfológicos diferentes de la zona externa e interna de la laguna.

Las especies están distribuidas espacialmente de manera similar en Quequén Grande y Mar Chiquita. En este sentido, *H. australis* alcanza la misma distancia geográfica desde la boca que es coincidente con la máxima extensión de la marea. Este hecho evidencia fuertemente la restricción de esta especie a la extensión de las mareas, lo que fuera ya sugerido por Chomenko y Schäfer (1984). Por otra parte, *H. conexa* es más abundante en la zona interna del estuario, y reemplaza a *H. australis* en un gradiente espacial. De acuerdo con los resultados obtenidos, *H. conexa* puede tolerar fluctuaciones significativas de la salinidad en Mar Chiquita como consecuencia de la marcada variabilidad estacional presente en la zona interna más somera. Este hecho podría explicar su presencia en una salina de Península Valdés (Cazzaniga, 1982a). Por otra parte, aunque *H. parchappii* ha sido considerada por autores previos como una especie dulceacuícola (Gaillard y Castellanos, 1976; Castellanos y Landoni, 1995), los resultados obtenidos aquí demuestran que es capaz de desarrollar y mantener poblaciones estables en aguas salobres con valores promedios entre 17 y 23 ‰ (hasta 34‰) a lo largo del año. Esta capacidad de *H. parchappii* de tolerar salinidades más altas podría explicar la gran abundancia de conchas fósiles de esta especie en depósitos estuáricos con altos valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (Bonadonna *et al.*, 1995). En vista de los resultados presentados aquí, se concluye que *H. parchappii* puede ser igualmente clasificada como especie dulceacuícola-salobre.

Los factores que restringen la distribución de *H. conexa* a la zona más interna de la laguna se desconocen al presente. Posiblemente, la dispersión juegue un papel importante en la distribución y abundancia de esta especie. Una tasa de migración muy baja hacia la zona estuarina como consecuencia del bajo flujo de agua podría impedir que *H. conexa* se extienda más allá del puente de CELPA. Además, la dominancia de esta especie en la zona interna más somera podría deberse a una mortalidad menor de los

caracoles en este tipo de ambientes. Probablemente la especie sobreviva mejor que *H. australis* a las fluctuaciones ambientales significativas, lo que le otorgaría una ventaja en áreas protegidas. Otra posibilidad para explicar este patrón es la existencia de una competencia interespecífica significativa entre ambas especies. Es posible que *H. conexa* domine en sitios donde *H. australis* se halla limitada por un bajo influjo de corriente. Barnes (1999) postuló que la distribución de los risoideos en las lagunas costeras es dependiente en gran medida del balance entre la dispersión y la competencia interespecífica.

Los resultados presentados en el presente capítulo indican claramente que la salinidad es una variable significativa para explicar la distribución de *Heleobia* en estuarios de mezcla. Los caracoles responden a las variables físicas probablemente modificadas por procesos biológicos, de los cuales la competencia resultaría el más probable (véase Fenchel, 1975b; Fenchel y Kofoed, 1976; Cherril y James, 1987a b; Morrisey, 1987; Gorbushin, 1996; Grudemo y Johanneson, 1999; Grudemo y Bohlin, 2000; Barnes, 1999). Otras fuentes potenciales con menos sustento para influenciar la distribución de los risoideos son el parasitismo, la depredación y la contaminación. De todos modos, aún desconociendo la influencia de los factores biológicos se puede explicar una porción significativa de la distribución de los caracoles usando solamente la salinidad. Es necesario un estudio posterior para verificar si la salinidad es una variable adecuada para el desarrollo de una función de transferencia a nivel regional, incluyendo datos sobre las variaciones en lagunas costeras. Sin embargo, la relación entre la abundancia de *Heleobia* y la salinidad en Quequén Grande es lo suficientemente robusta como para desarrollar una función de transferencia para estuarios de mezcla de Argentina, que permitirá llevar a cabo reconstrucciones de salinidad usando los gasterópodos preservados en secuencias estuáricas similares.

CONCLUSIONES

- 1) La salinidad es el factor principal que influencia la distribución de *Heleobia* en estuarios de mezcla.
- 2) Este patrón de distribución se haya modificado en las lagunas costeras como consecuencia del diferente régimen hidrológico y salino, que está íntimamente asociado a los aspectos geográficos locales.
- 3) En ambos estuarios, la distribución de *H. australis* se restringe a la zona de influencia de las mareas.
- 4) Las tres especies tienen amplios rangos de tolerancia salina, solapándose sus valores.
- 5) *H. parchappii* es una especie dulceacuícola-salobre pudiendo tolerar salinidades de hasta 34‰ en ambientes alejados de la influencia marina.

Tabla 1. Promedio de las abundancias de *H. australis*, *H. conexa* y *H. parchappii* bajo piedras ($n^{\circ}.100\text{cm}^{-2} \pm$ error estándar) en Quequén Grande.

	VA	PP	PC	CR	LC
<i>H. australis</i>	3,18 \pm 2,87	1,69 \pm 1,69	0,35 \pm 0,29	-	-
<i>H. conexa</i>	0,96 \pm 0,71	1,82 \pm 1,16	2,55 \pm 1,93	5,74 \pm 4,39	-
<i>H. parchappii</i>	< 0,05	< 0,05	< 0,05	< 0,05	19,5 \pm 11,5

Tabla 2. Promedio de las abundancias de *H. australis*, *H. conexa* y *H. parchappii* en arrecifes de *F. enigmaticus* en los sitios CA, SG, SO y EA ($n^{\circ}. \text{cm}^{-3} \pm$ error estándar) en Mar Chiquita. La abundancia de *H. australis* en CE corresponde a la abundancia bajo piedras ($n^{\circ}.100\text{cm}^{-2} \pm$ error estándar) debido a la escasez de arrecifes presentes en este sitio.

	CA	CE	SG	SO	EA
<i>H. australis</i>	9,27 \pm 3,67	11,19 \pm 5,72	1,40 \pm 1,23	-	-
<i>H. conexa</i>	-	-	3,30 \pm 3,16	0,95 \pm 0,53	-
<i>H. parchappii</i>	-	-	-	-	1,85 \pm 1,57

Tabla 3. Resultados del análisis multivariado de la varianza de dos vías, testeando por diferencias en salinidad, temperatura, pH y oxígeno disuelto entre estación del año, sitio y su interacción en Quequén Grande y Mar Chiquita (entre paréntesis): A) efectos generales B) efectos específicos. df= grados de libertad.

A					
Fuente de variación	Wilk's λ	Rao's R	df1	df2	p
Estación	0,03 (0,07)	9,74 (14,41)	12 (12)	45 (98)	<0,0001 (<0,0001)
Sitio	0,01 (0,67)	11,37 (0,97)	16 (16)	28 (113)	<0,0001 (0,4878)
Estación x sitio	0,29 (0,40)	0,537 (0,81)	48 (48)	67 (144)	0,9875 (0,7924)
B					
	Variables	F	df1	df2	p
Estación	S	5,29 (14,71)	3 (3)	20 (40)	0,0075 (<0,0001)
	T	14,25 (14,88)	3 (3)	20 (40)	<0,0001 (<0,0001)
	pH	7,28 (8,96)	3 (3)	20 (40)	0,0017 (<0,0001)
	OD	9,75 (6,04)	3 (3)	20 (40)	<0,0001 (0,0017)
Sitio	S	291,96 (0,37)	4 (4)	20 (40)	<0,0001 (0,8249)
	T	0,04 (0,34)	4 (4)	20 (40)	0,9963 (0,8505)
	pH	0,20 (0,66)	4 (4)	20 (40)	0,9348 (0,6213)
	OD	0,14 (1,38)	4 (4)	20 (40)	0,9639 (0,2567)
Estación x sitio	S	1,46 (1,43)	12 (12)	20 (40)	0,2202 (0,1938)
	T	0,03 (0,27)	12 (12)	20 (40)	1,0000 (0,9915)
	pH	0,08 (0,33)	12 (12)	20 (40)	0,9999 (0,9788)
	DO	0,10 (0,29)	12 (12)	20 (40)	0,9999 (0,9875)

Tabla 4. Correlación de las variables ambientales con los dos primeros ejes del análisis de correspondencia canónica (CCA) en Quequén Grande y Mar Chiquita (entre paréntesis).

Variable	Coeficientes de correlación	
	Eje 1	Eje 2
Salinidad	-0,98 (0,00)	0,07 (-0,37)
Temperatura	-0,03 (0,05)	-0,17 (-0,30)
pH	0,02 (-0,10)	-0,11 (-0,66)
Oxígeno disuelto	-0,11 (0,00)	0,38 (0,21)
Tipo de sustrato	0,08 (-0,17)	0,85 (0,10)
Profundidad	-0,00 (-0,59)	0,12 (-0,08)
Exposición a olas	-0,13 (-0,95)	0,22 (0,06)

Figura 6. Distribución de *Heleobia australis*, *H. conexa* y *H. parchappii* en Quequén Grande y Mar Chiquita.

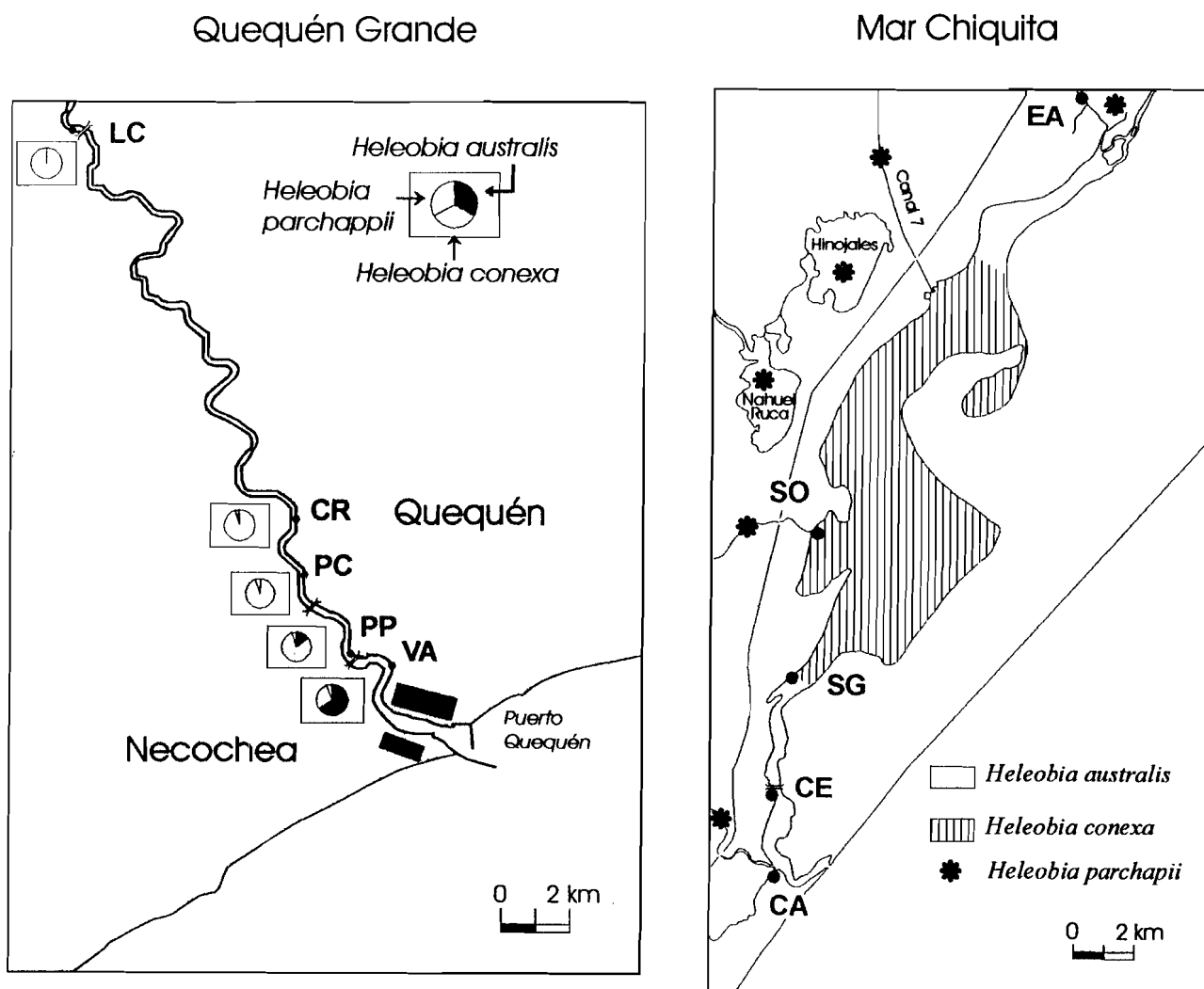


Figura 7. Distribución anual de la salinidad, temperatura, pH y oxígeno disuelto en Quequén Grande.

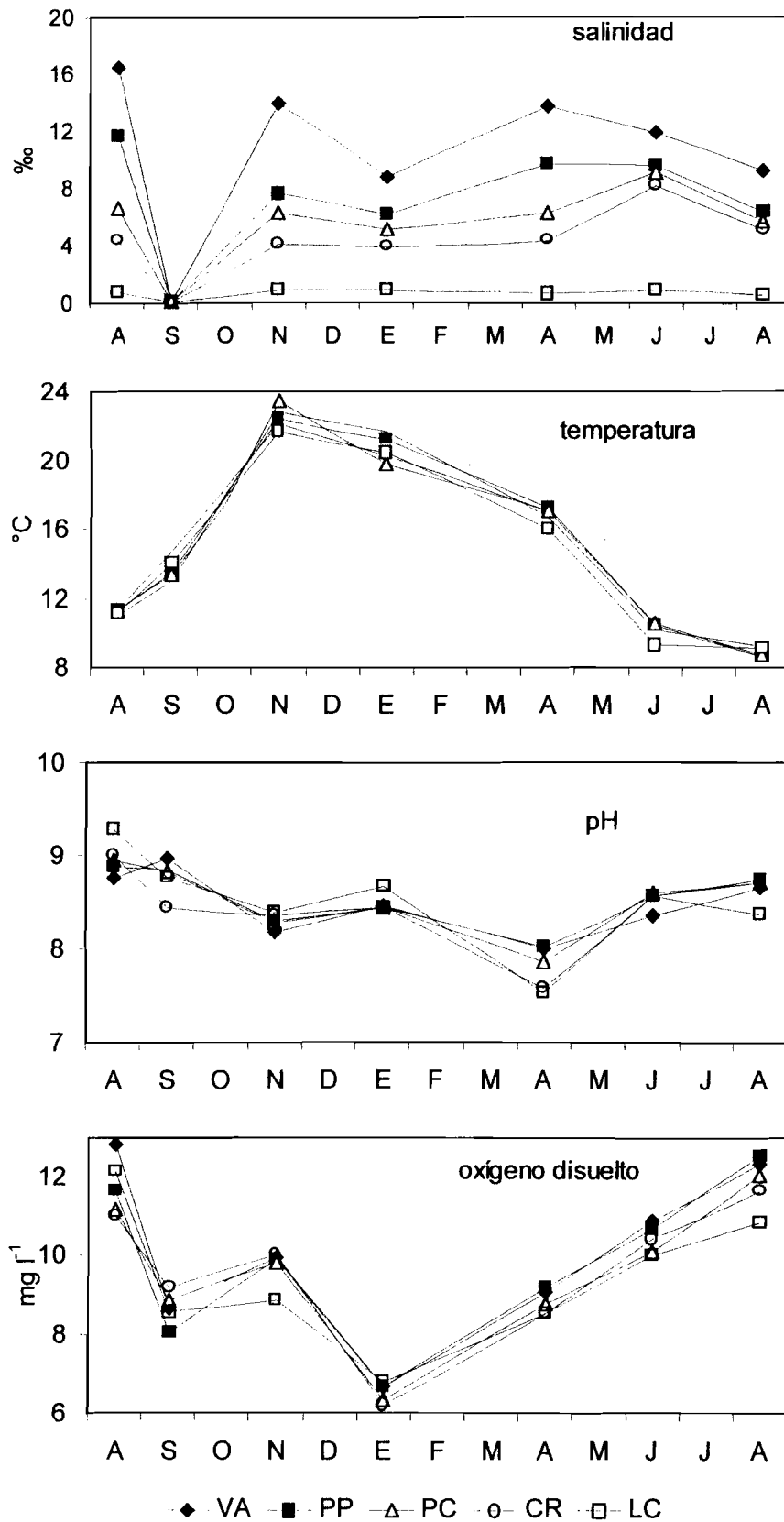


Figura 8. Distribución anual de la salinidad, temperatura, pH y oxígeno disuelto en Mar Chiquita.

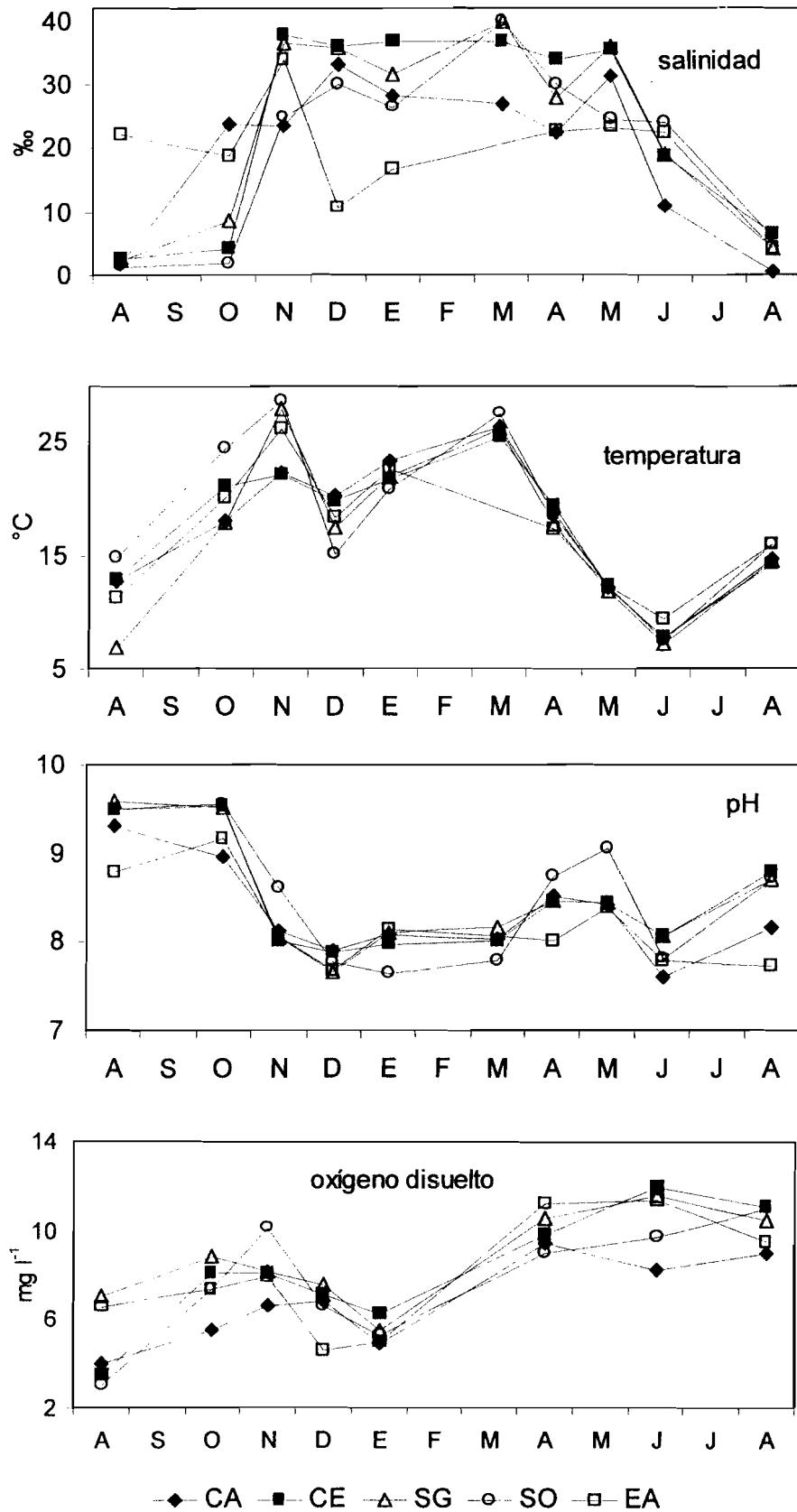
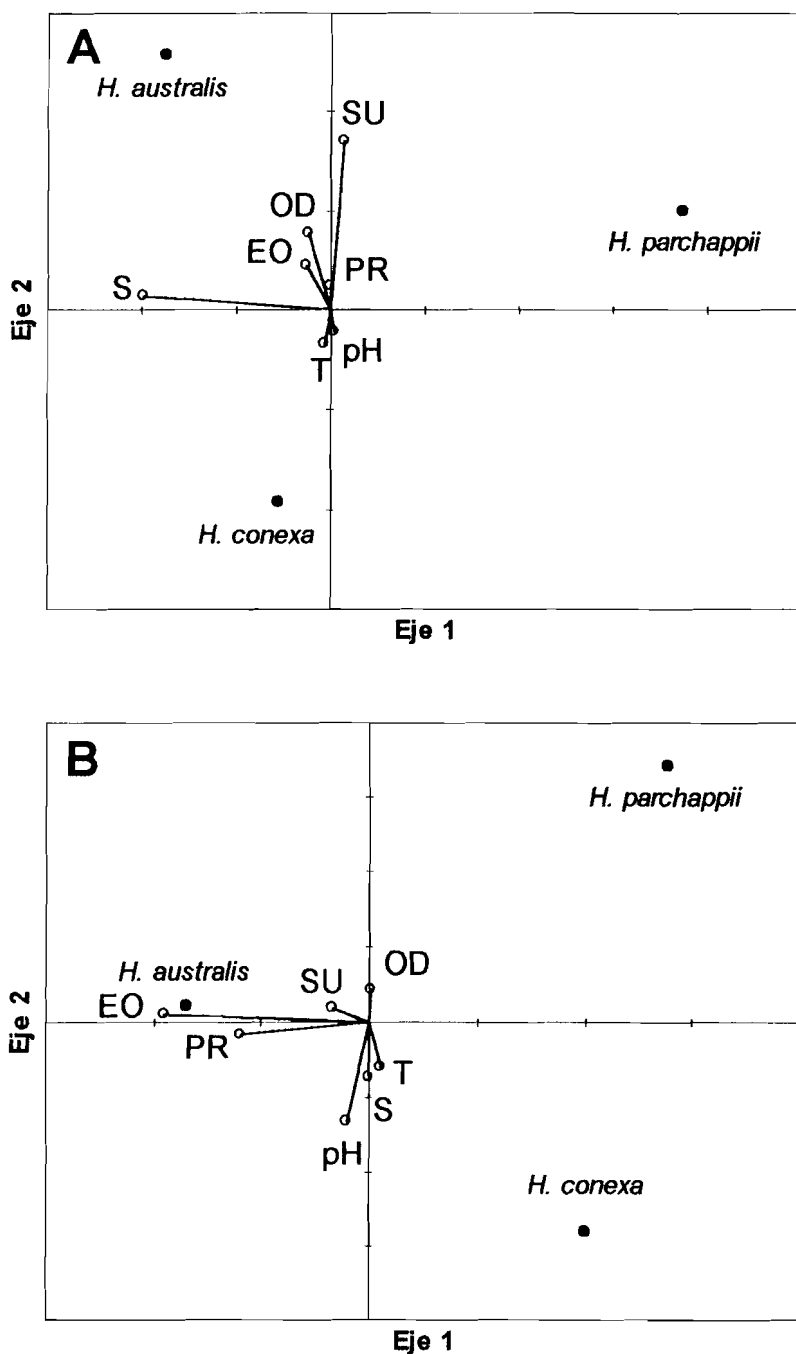


Figura 9. Diagrama de ordenación del análisis de correspondencia canónica (CCA) mostrando la relación entre las especies de *Heleobia* y las variables ambientales en A) Quequén Grande y B) Mar Chiquita.



DIFERENCIAS EN LOS CICLOS DE VIDA Y TASAS DE CRECIMIENTO DE *H. AUSTRALIS*, *H. CONEXA* Y *H. PARCHAPPII* A LO LARGO DE UN GRADIENTE ESTUARIAL EN LA LAGUNA MAR CHIQUITA

INTRODUCCIÓN

Aunque resulta sorprendente, muchos aspectos básicos de la biología de los risoideos de Sudamérica se desconocen al presente y los escasos trabajos llevados a cabo en este tema se han realizado sólo en poblaciones de *H. australis* de Brasil (Gonçalves *et al.*, 1998). Es importante subrayar que un buen conocimiento de los ciclos de vida y sus principales variaciones espaciales en ambientes estuáricos resulta una fuente importante de datos para ajustar las interpretaciones paleobiológicas y paleoambientales. Por esta razón, el objetivo del presente capítulo es analizar las variaciones en los ciclos de vida y tasas de crecimiento de las tres especies del género *Heleobia* a lo largo de un gradiente estuárico de condiciones ambientales.

El presente capítulo sólo se llevó a cabo en la laguna Mar Chiquita debido a la abundancia de gasterópodos y a la poca mezcla existente entre las especies en cada estación de muestreo, lo que brinda una confiable identificación sistemática de los estadios juveniles (<0,5 mm de longitud total), que son imposibles de diferenciar en sitios donde existen más de una especie en simpatria.

MATERIALES Y MÉTODOS

De acuerdo con la distribución de las tres especies obtenida en el capítulo 2 (Figura 6), los ciclos de vida fueron analizados para cada especie solamente en aquellos sitios en los que dicha especie se presentó en dominancia. En este sentido, *H. australis* fue analizada en CA y CE mientras que *H. conexa* se estudió en SG y SO. Por su parte, *H. parchappii* fue analizada en EA. En SO, el muestreo comenzó en Septiembre de 1998. Las condiciones climáticas no permitieron la realización del muestreo en Septiembre de 1998 y Febrero de 1999 en la mayoría de los sitios. Por otra parte, CE no pudo ser muestreado en Diciembre de 1998.

En el laboratorio, se midió la longitud máxima de la concha (la distancia desde el apex hasta el margen anterior de la abertura) como un estimador de la talla. Se analizaron doscientos gasterópodos ($n=200$) por muestra (cuando fue posible) y se confeccionaron las distribuciones de frecuencias de talla (DFT). Los datos sobre los períodos reproductivos, tasas de crecimiento y tallas fueron deducidos a partir de las comparaciones de los diagramas de DFT a lo largo del año.

Las distribuciones de frecuencias de talla fueron analizadas para reconocer grupos de talla dominantes usando el procedimiento descrito por MacDonald y Pitcher (1979). Este análisis denominado MIX, usa los estimadores iniciales de la mezcla de la distribución por máxima probabilidad para hallar el mejor ajuste de los datos asumiendo una distribución normal para cada componente. El programa estima la

proporción de la mezcla y los promedios y desvíos estándar de las distribuciones así como el ajuste del modelo a los datos. Los resultados obtenidos con el MIX fueron empleados para separar cohortes y seguir el crecimiento específico de la cohorte a lo largo del año. El patrón de crecimiento fue determinado por medio del análisis gráfico de la progresión de los componentes detectados en DFT sucesivas. Se relacionaron los resultados obtenidos a la variación de los principales parámetros ambientales (temperatura y salinidad, véase capítulo 2).

RESULTADOS

Cohortes y períodos reproductivos

Las distribuciones de frecuencia de tallas mensuales de *H. australis* se ajustaron a una distribución normal en Agosto, Octubre, Noviembre, Abril, Mayo y Junio en CA, y en Agosto, Octubre, Noviembre, Enero, Mayo y Junio en CE. Durante el resto del año fueron bimodales (Figura 10). Por otra parte, en SG, las DFT de *H. conexa* se ajustaron a una distribución normal en Agosto, Octubre, Marzo, Abril, Mayo y Junio y a distribuciones bimodales en Noviembre, Diciembre y Enero (Figura 11). En SO las DFT fueron bimodales o polimodales a lo largo del año (Figura 11). Las DFT de *H. parchappii* se ajustaron a una distribución normal en Agosto, Noviembre, Diciembre y Enero, mientras que el resto del año resultaron bimodales (Figura 12).

Se detectaron dos cohortes en CA, CE y SG (Tablas 5 y 6; Figuras 13 y 14). La cohorte 1, formada por los caracoles adultos en Agosto de 1998 ($3,68 \pm 0,54$ mm en CA, $3,20 \pm 0,81$ mm en CE y $2,16 \pm 0,96$ mm en SG) desapareció a principios del otoño en CA y CE (Marzo de 1999: $4,10 \pm 0,69$ mm y Abril de 1999: $4,06 \pm 1,03$ mm, respectivamente) y a comienzos del verano en SG (Enero de 1999: $3,30 \pm 0,73$ mm). La cohorte 2 se inició en CA en Diciembre de 1998 ($0,81 \pm 0,22$ mm) y fue registrada por primera vez en CE en Marzo de 1999 ($1,91 \pm 0,35$ mm), mientras que comenzó a finales de la primavera en SG (Noviembre de 1998: $0,80 \pm 0,27$ mm). En todos los sitios, la cohorte 2 permaneció hasta el final del período de muestreo, en donde los caracoles alcanzaron las tallas máximas ($2,81 \pm 0,72$ mm, $2,05 \pm 0,48$ mm y $1,86 \pm 0,65$ mm en CA, CE y SG, respectivamente). En SO se establecieron cuatro cohortes (Figura 14; Tabla 6). Las cohortes 1, 2 y 3 se iniciaron en Septiembre de 1998. La cohorte 1 desapareció en Enero de 1999, mientras que las cohortes 2 y 3 permanecieron durante el muestreo anual. La cohorte 4 apareció en Abril de 1998 ($0,98 \pm 0,52$ mm) y mostró una tendencia decreciente durante el otoño. Por otra parte, la población de *H. parchappii* de EA estuvo caracterizada por la presencia de tres cohortes (Figura 15; Tabla 7). La cohorte 1, presente en Agosto de 1998 ($2,11 \pm 0,64$ mm) permaneció hasta Octubre del mismo año ($2,95 \pm 1,98$ mm), donde desapareció en coincidencia con el inicio de la cohorte 2 ($0,65 \pm 0,28$ mm) que se mantuvo hasta el final del período de muestreo, en donde los caracoles alcanzaron las tallas máximas ($3,98 \pm 0,85$ mm). La cohorte 3 se inició en Marzo de 1999 y permaneció hasta el final del período de muestreo. Esta cohorte mostró, al igual que en SO, una tendencia decreciente durante el otoño.

El período reproductivo de la población de *H. australis* de CA tuvo lugar en Diciembre-Enero (principios del verano), de acuerdo con la presencia de los gasterópodos más pequeños de la cohorte 2 (Figuras 10 y 13), así como debido a la presencia de cápsulas de huevos sobre las conchas y sobre el

sustrato. Se registró a temperaturas que fluctuaron entre 20 y 23 °C y a salinidades de entre 28 y 33 ‰ (Figura 8). En CE, esta misma situación se produjo unos dos meses más tarde (Febrero–Marzo de 1999; Figuras 10 y 13) a temperaturas entre 21 y 24 °C y salinidades de 37 ‰ (Figura 8). El período reproductivo de la población de *H. conexa* de SG sólo fue registrado en Noviembre (Figuras 11 y 14) a temperaturas más altas que aquéllas de la estación reproductiva de *H. australis* (28 °C) y a salinidades similares a las de CE (36 ‰; Figura 8). Por otra parte, en SO se registraron dos picos reproductivos principales, uno a principios de la primavera (Septiembre–Octubre) y el otro durante el otoño (Abril a Junio; Figuras 11 y 14). Sin embargo, las cápsulas de huevos estuvieron presentes durante todo el período. El segundo pico fue más importante, de acuerdo con la mayor abundancia de ejemplares juveniles (cohorte 4). Ambos picos se iniciaron a temperaturas de 20 y 18 °C, respectivamente. Entre ambos se registró un descenso de temperatura (15 °C). La salinidad varió significativamente en esta estación: 1,5–1,7 ‰ al comienzo del primer pico, y 29 ‰ al comienzo del segundo (Figura 8). El período reproductivo de *H. parchappii* de EA tuvo lugar entre Octubre de 1998 y Abril de 1999, registrándose al igual que para la población de *H. conexa* de SO, dos picos reproductivos principales, uno en primavera (Octubre de 1998) y el otro durante el otoño (Marzo a Mayo de 1999; Figuras 12 y 15).

Tasas de crecimiento

En CA, los caracoles crecieron a una tasa de 0,05 mm mes⁻¹ desde Agosto a Octubre de 1998. Esta tasa se incrementó a fines de la primavera y comienzos del verano (Octubre–Noviembre: 0,6 mm mes⁻¹) y permaneció sin cambios hasta Diciembre. En verano (Diciembre de 1998–Enero de 1999), la talla media de los adultos de la cohorte 1 decreció en coincidencia con la aparición de la cohorte 2 que mostró una talla similar durante estos meses. Desde el verano hasta comienzos del invierno (Enero–Junio de 1999) ambas cohortes crecieron a una tasa de 0,50 mm mes⁻¹. En CE las tasas de crecimiento de *H. australis* mostraron un comportamiento estacional similar aunque con un desfase de un mes en cada etapa y con valores menores (aproximadamente la mitad) a aquéllos calculados en CA para primavera y verano (Figura 13). Los caracoles crecieron a una tasa de 0,02 mm mes⁻¹ desde Agosto a Noviembre de 1998. Esta tasa se incrementó a fines de la primavera y comienzos del verano (Noviembre de 1998–Enero de 1999: 0,34 mm mes⁻¹). Durante Enero y Marzo, la talla media de los adultos de la cohorte 1 decreció en coincidencia con la aparición de la cohorte 2. Desde Marzo hasta Abril de 1999 se obtuvo el máximo crecimiento de la cohorte 1 (0,61 mm mes⁻¹). Durante otoño y comienzos del invierno (Marzo–Junio de 1999) los caracoles crecieron a una tasa de 0,13 mm mes⁻¹.

De manera similar a lo observado en la población de *H. australis* de CA, la población de *H. conexa* de SG creció durante el invierno y comienzos de la primavera (Agosto–Octubre de 1998) a una tasa muy baja (0,075 mm mes⁻¹), que se incrementó a finales de la primavera y verano (Octubre de 1998–Marzo de 1999) hasta los máximos valores del ciclo (0,33 y 0,15 mm mes⁻¹ para las cohortes 1 y 2, respectivamente; Figura 15). Durante el otoño y el invierno (Marzo–Junio de 1999) los caracoles crecieron otra vez a una tasa muy baja (0,03 mm mes⁻¹). En SO los caracoles crecieron durante el invierno y el principio de la primavera (Septiembre–Noviembre de 1998) a una tasa baja (0,05 mm mes⁻¹). Esta tasa se incrementó

desde finales de la primavera hasta comienzos del otoño (Noviembre 1998 a Abril 1999) hasta los máximos valores obtenidos (0,25, 0,63 y 0,44 mm mes⁻¹ para las cohortes 1, 2 y 3, respectivamente). Durante el otoño y el invierno (Abril–Junio de 1999) las tallas decrecieron gradualmente (Figura 14).

La población de *H. parchappii* de EA creció a una tasa aproximada de 0,40 mm mes⁻¹ entre Agosto y Diciembre de 1998. Esta tasa se incrementó en verano hasta un valor de 1,07 mm mes⁻¹ (Diciembre–Enero). No se registró crecimiento entre Enero y Marzo de 1999 debido a que el canal se secó durante Febrero y Marzo como consecuencia de la escasez de lluvias. Entre Marzo y Mayo de 1999 la cohorte 2 creció a una tasa de 0,77 mm mes⁻¹, mientras que durante el otoño y el invierno (Mayo–Junio de 1999) las tallas decrecieron gradualmente. Lo mismo ocurrió con la cohorte 3 que mostró una tendencia decreciente desde Marzo a Mayo de 1999 (Figura 15).

DISCUSIÓN

Las tres especies estudiadas tienen un ciclo estacional de actividad reproductiva, que va desde primavera a otoño. En general, este período es más largo en las especies más continentales (alejadas de la influencia marina) *H. conexa* y *H. parchappii* comparado con *H. australis* presente en la zona estuarina. En este sentido, las cápsulas de huevos y los nuevos reclutas de *H. conexa* y *H. parchappii* estuvieron presentes por un período más largo (Septiembre–Mayo), mientras que aquéllos de *H. australis* sólo fueron hallados desde Diciembre hasta Marzo. Estas diferencias en la longitud de la estación reproductiva podrían deberse al comportamiento diferente de la temperatura entre la parte interna de la laguna y la zona estuarina. Este factor está sujeto a una fluctuación más amplia en el área interna donde vive *H. conexa* y en el canal en que se presenta *H. parchappii* debido principalmente a la menor profundidad (0,40–0,50 m) y a la ausencia de un “efecto de atenuación” producido por la continua acción de la marea que se produce en la zona de la desembocadura (véase capítulo 2). Diferencias similares en los períodos reproductivos entre las zonas estuarina e interna fueron hallados en otros invertebrados de la laguna Mar Chiquita. En este sentido, los cangrejos estuarinos *Cyrtograpsus angulatus* Dana, 1851 y *Uca uruguayensis* Nobili, 1901 tienen una estación reproductiva en primavera–verano con un solo pico reproductivo (Spivak *et al.*, 1991; 1996). Mientras que el serpulido *F. enigmaticus*, que habita la misma área interna de la laguna que *H. conexa*, tiene dos picos reproductivos en Noviembre–Diciembre y Abril–Mayo, respectivamente (Obenat y Pezzani, 1994).

Las tasas de crecimiento de las tres especies muestran un patrón estacional y espacial de variación. Las tasas más altas tienen lugar a fines de la primavera y verano. Por otra parte, en otoño e invierno ocurren tasas de crecimiento muy bajas o decrecimiento en algunos casos. Los valores de las tasas de crecimiento de *H. australis* disminuyen hacia dentro (los valores son más bajos en CE) mientras que para *H. conexa* se observa el patrón opuesto durante la estación reproductiva (los caracoles de SG crecen a una tasa más baja que los de SO). Estos resultados indican una clara diferenciación de hábitats a lo largo del gradiente estuarino, definidos fundamentalmente por diferencias en los principales factores ambientales (temperatura, salinidad, nivel de energía, profundidad). Mientras que *H. australis* alcanza su máximo crecimiento cerca de la boca, *H. conexa* tiene su máximo desarrollo hacia la zona más interna. SG debe ser considerado como

un ambiente transicional entre la zona estuarina y el área interna, representando un ecotono para la distribución de las especies estuáricas y no estuáricas.

Dentro de la zona interna de la laguna, la fluctuación más marcada de la temperatura podría afectar significativamente la actividad reproductiva de *H. conexa*. Los dos picos principales de reproducción registrados en SO podrían responder a una cesación de la reproducción durante el verano debido al brusco descenso de la temperatura (de 29 °C a 15 °C) que tuvo lugar en Diciembre. Este descenso de temperatura no fue registrado en la zona estuárica (la temperatura fue mayor a 18 °C durante el período reproductivo completo) no afectando la actividad reproductiva de *H. australis*, que fue continua desde Diciembre. Por lo tanto, la temperatura parece ser un factor más limitante para el desarrollo de los ciclos de vida de *H. conexa* que de *H. australis*.

Por otra parte, los dos picos reproductivos obtenidos en el ciclo de *H. parchappii* de EA coinciden con los obtenidos por Cazzaniga (1982b) en los canales de drenaje del valle del río Colorado para esta misma especie. Se ha demostrado que la salinidad es un factor limitante muy severo para el establecimiento de poblaciones permanentes de esta especie, aunque igualmente llega a ser dominante en este tipo de ambientes de mayor salinidad debido a la ausencia de una efectiva competencia interespecífica que oponga resistencia a su capacidad como especie invasora (Cazzaniga, 1982b). Los resultados obtenidos en EA indican claramente que *H. parchappii* es capaz de sostener poblaciones estables a lo largo del año en condiciones extremas de salinidad (variaciones entre 10 y 34 ‰) sin verse afectada significativamente su estructura de edades a lo largo del año. A la vez, las variaciones estacionales en las tasas de crecimiento responden a características ambientales generales del área más que a los efectos locales del canal. Por lo tanto, se concluye que el ciclo de vida de *H. parchappii* es bastante constante y está sujeto a menores variaciones locales que el de las otras especies.

El comportamiento diferente de la salinidad a lo largo de la zona estuarina podría explicar el desfase de un mes en los períodos reproductivos y tasas de crecimiento de *H. australis* entre CA y CE. Lassen y Clark (1979) hallaron un efecto marcado de la temperatura y la salinidad sobre el éxito en la eclosión de los rizoideos estuáricos. También demostraron que el número de huevos por cápsula obtenidos en aquellas especies estuvo negativamente correlacionado con el grado de exposición a la marea. De acuerdo con esto, la población de *H. australis* de CE está sujeta a fluctuaciones salinas más fuertes y a una mayor acción de la marea que la de CA. La salinidad se incrementó gradualmente en CA desde 23 ‰ en Octubre hasta 33 ‰ en Diciembre (cuando tuvo lugar el pico reproductivo), mientras que en CE esto ocurrió abruptamente. La salinidad fue muy baja durante Agosto-Octubre (2-4 ‰) y rápidamente se incrementó hasta valores de 38 ‰ en Noviembre.

CONCLUSIONES

- 1) *H. australis* tiene un pico reproductivo hacia fines de la primavera y verano mientras que *H. conexa* y *H. parchappii* muestran dos picos reproductivos principales entre la primavera y el comienzo del otoño, aunque sin un cese completo de la reproducción entre ambos.

- 2) Las tres especies muestran una mayor tasa de crecimiento en primavera-verano y una tasa muy baja durante el invierno.
- 3) Las tasas de crecimiento de *H. australis* decrecen hacia el interior de la laguna, a la vez que se incrementan las de *H. conexa*. Esto indica que la temperatura es un factor más limitante para el desarrollo de poblaciones estables de *H. conexa*. Por otra parte, la salinidad constituiría un factor limitante para *H. australis* dando lugar a diferencias en los ciclos de vida en un gradiente espacial.
- 4) *H. parchappii* es capaz de sostener poblaciones estables a lo largo del año en condiciones extremas de salinidad (variaciones entre 10 y 34 ‰) sin verse afectada significativamente su estructura de edades ni su actividad reproductiva a lo largo del año.

Tabla 5. Longitud media de la concha, desviación estándar y proporción de cada cohorte de *H. australis* en CA y CE (a partir de los resultados del programa MIX).

CA

Mes	Cohorte 1			Cohorte 2			X ²	df	n	p
	Prop.	L	SD	Prop.	L	SD				
Ago. 1998	1,00	3,68	0,54	-	-	-	1,41	4	12	0,84
Oct.	1,00	3,78	0,86	-	-	-	19,21	13	72	0,12
Nov.	1,00	4,37	0,98	-	-	-	7,16	14	92	0,93
Dic.	0,11	4,42	1,24	0,89	0,81	0,22	28,55	18	200	0,05
Ene. 1999	0,39	3,21	1,09	0,61	0,80	0,21	5,66	13	51	0,96
Mar.	0,04	4,10	0,69	0,96	1,56	0,55	32,33	14	200	0,01
Abr.	-	-	-	1,00	2,58	0,73	17,84	12	200	0,12
May	-	-	-	1,00	2,26	0,69	14,50	11	200	0,21
Jun.	-	-	-	1,00	2,81	0,72	18,62	14	200	0,18

CE

Mes	Cohorte 1			Cohorte 2			X ²	df	n	p
	Prop.	L	SD	Prop.	L	SD				
Ago. 1998	1,00	3,20	0,81	-	-	-	11,38	14	74	0,66
Oct.	1,00	3,22	0,71	-	-	-	27,97	14	121	0,01
Nov.	1,00	3,26	0,77	-	-	-	9,96	10	86	0,44
Ene. 1999	1,00	3,94	0,74	-	-	-	2,76	8	30	0,95
Mar.	0,28	3,45	0,80	0,72	1,91	0,35	5,40	11	87	0,91
Abr.	0,17	4,06	1,03	0,83	2,01	0,67	22,65	17	200	0,16
May	-	-	-	1,00	2,17	0,69	22,47	13	200	0,05
Jun.	-	-	-	1,00	2,05	0,48	9,87	9	200	0,36

L=longitud media de la concha; SD=desviación estándar; prop.=proporción del componente; X²=test de bondad de ajuste entre lo observado y lo esperado; df=grados de libertad; n=tamaño muestral; p=nivel de significación para el test de bondad de ajuste.

Tabla 6. Longitud media de la concha, desviación estándar y proporción de cada cohorte de *H. conexa* en SG y SO (a partir de los resultados del programa MIX).

Mes	Cohorte 1			Cohorte 2			X ²	df	n	p
	Prop.	L	SD	Prop.	L	SD				
Ago. 1998	1,00	2,16	0,96	-	-	-	31,97	16	121	0,01
Oct.	1,00	2,31	0,66	-	-	-	16,29	11	104	0,13
Nov.	0,75	2,65	0,94	0,25	0,80	0,27	12,09	14	200	0,60
Dic.	-	ND	-	1,00	1,57	0,54	8,20	8	200	0,41
Ene. 1999	0,09	3,30	0,73	0,91	1,18	0,30	2,20	12	200	1,00
Mar.	-	-	-	1,00	1,77	0,87	12,41	11	50	0,33
Abr.	-	-	-	1,00	1,80	0,79	17,52	12	130	0,13
May	-	-	-	1,00	1,82	0,76	20,47	13	102	0,08
Jun.	-	-	-	1,00	1,86	0,65	9,49	7	15	0,22

SG

Mes	Cohorte 1			Cohorte 2			Cohorte 3			Cohorte 4			X ²	df	N	p
	Prop.	L	SD	Prop.	L	SD	Prop.	L	SD	Prop.	L	SD				
Sep. 1998	0,45	4,16	0,51	0,44	2,42	0,71	0,11	0,70	0,35	-	-	-	10,91	7	200	0,14
Oct.	0,60	4,15	0,81	-	ND	-	0,40	0,71	0,39	-	-	-	16,30	9	200	0,06
Nov.	0,69	4,26	0,93	0,18	2,52	0,96	0,13	1,01	0,77	-	-	-	17,44	11	200	0,10
Dic.	0,17	4,52	0,64	0,70	2,63	0,79	0,13	1,63	0,63	-	-	-	17,98	14	200	0,21
Ene. 1999	0,37	4,76	0,52	0,48	3,25	0,90	0,14	2,18	1,05	-	-	-	13,47	16	200	0,64
Mar.	-	-	-	0,72	3,82	0,65	0,28	2,42	1,01	-	-	-	26,21	16	200	0,05
Abr.	-	-	-	0,77	5,16	0,56	0,11	3,23	1,08	0,12	0,98	0,52	20,59	19	200	0,36
May	-	-	-	0,47	4,71	0,50	0,22	3,01	1,72	0,31	0,71	0,17	14,83	14	200	0,39
Jun.	-	-	-	0,22	4,29	0,57	0,26	3,08	1,01	0,52	0,65	0,19	23,70	14	200	0,05

SO

L=longitud media de la concha; SD=desviación estándar; prop.=proporción del componente; X²=test de bondad de ajuste entre lo observado y lo esperado; df=grados de libertad; n=tamaño muestral; p=nivel de significación para el test de bondad de ajuste.

Tabla 7. Longitud media de la concha, desviación estándar y proporción de cada cohorte de *H. parchappii* en EA (a partir de los resultados del programa MIX).

Mes	Cohorte 1			Cohorte 2			Cohorte 3			X ²	df	n	p
	Prop.	L	SD	Prop.	L	SD	Prop.	L	SD				
Ago. 1998	1,00	2,11	0,64	-	-	-	-	-	-	6,13	4	200	0,19
Oct.	0,23	2,95	1,39	0,77	0,65	0,28	-	-	-	4,43	5	200	0,49
Nov.	-	-	-	1,00	1,05	0,38	-	-	-	8,32	6	200	0,22
Dic.	-	-	-	1,00	1,21	0,29	-	-	-	9,66	4	200	0,05
Ene. 1999	-	-	-	1,00	2,28	0,70	-	-	-	12,8	5	200	0,03
Mar.	-	-	-	0,25	2,47	0,57	0,75	0,83	0,62	1,54	2	200	0,46
Abr.	-	-	-	0,16	3,27	0,55	0,84	0,66	0,28	2,39	3	200	0,50
May	-	-	-	0,30	4,02	0,82	0,70	0,40	0,30	3,83	6	200	0,70
Jun.	-	-	-	0,39	3,98	0,85	0,61	0,57	0,30	5,73	6	200	0,45

L=longitud media de la concha; SD=desviación estándar; prop.=proporción del componente; X²=test de bondad de ajuste entre lo observado y lo esperado; df=grados de libertad; n=tamaño muestral; p=nivel de significación para el test de bondad de ajuste.

Figura 10. Distribución de frecuencias de talla de *H. australis* en los sitios Cangrejito (CA) y CELPA (CE) (Mar Chiquita).

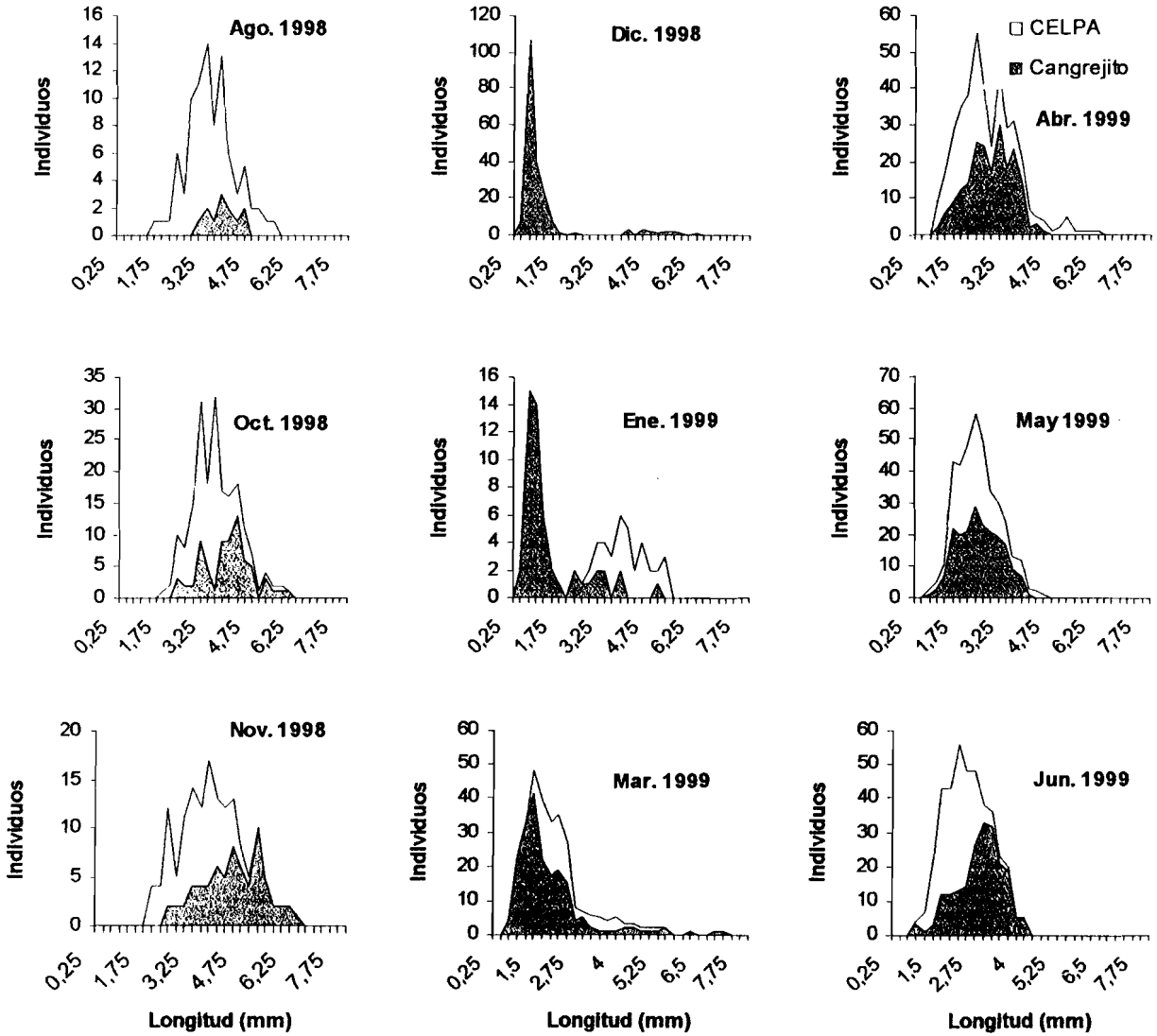


Figura 11. Distribución de frecuencias de talla de *H. conexa* en los sitios San Gabriel (SG) y Sotelo (SO) (Mar Chiquita).

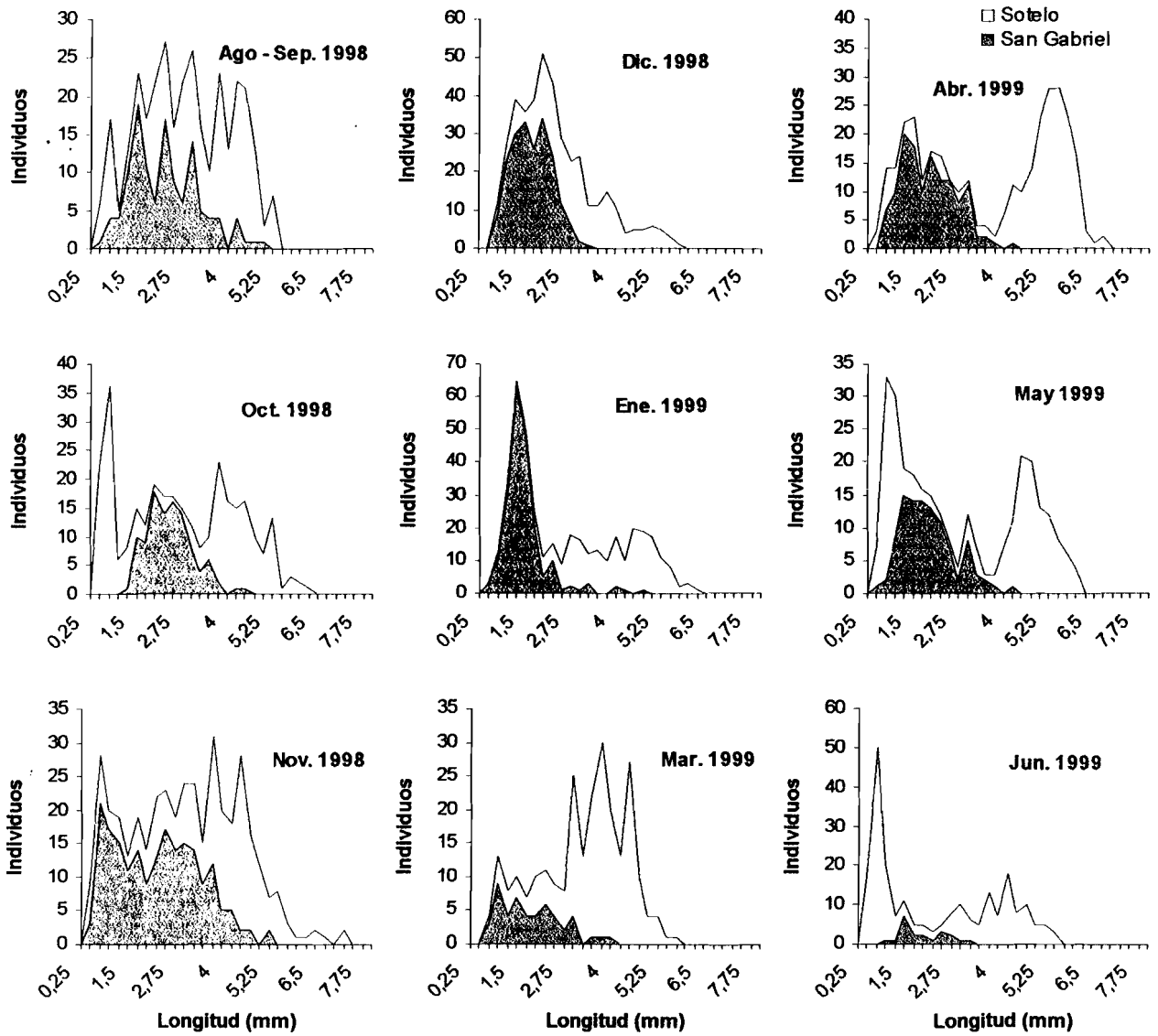


Figura 12. Distribución de frecuencias de talla de *H. parchappii* en EA (Mar Chiquita).

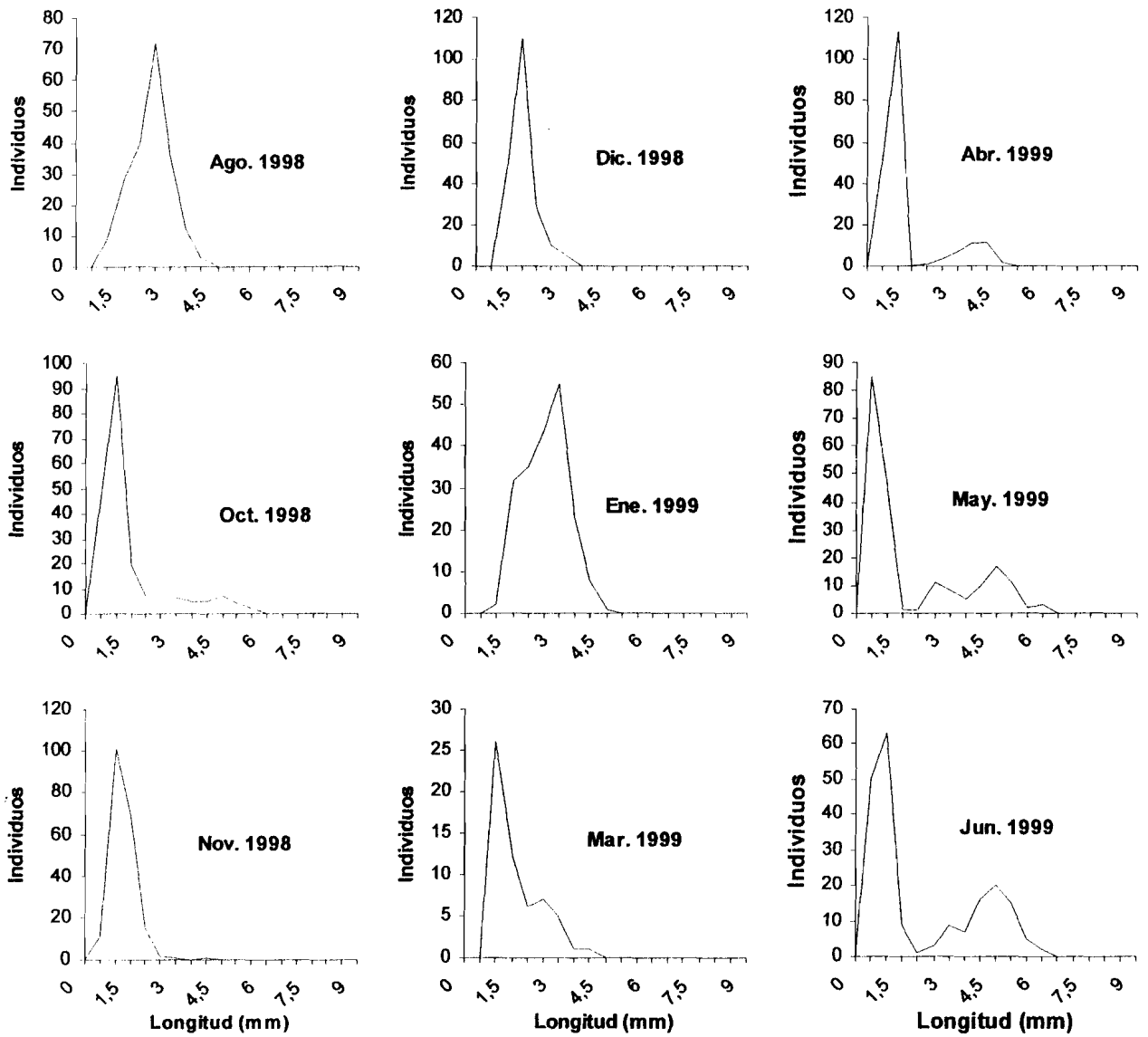


Figura 13. *Heleobia australis*. Longitud promedio y desviación estándar (véase Tabla 5) de cada componente de las muestras obtenidas a lo largo del año en Cangrejito (CA) y CELPA (CE) (Mar Chiquita) basado en los resultados obtenidos del programa MIX.

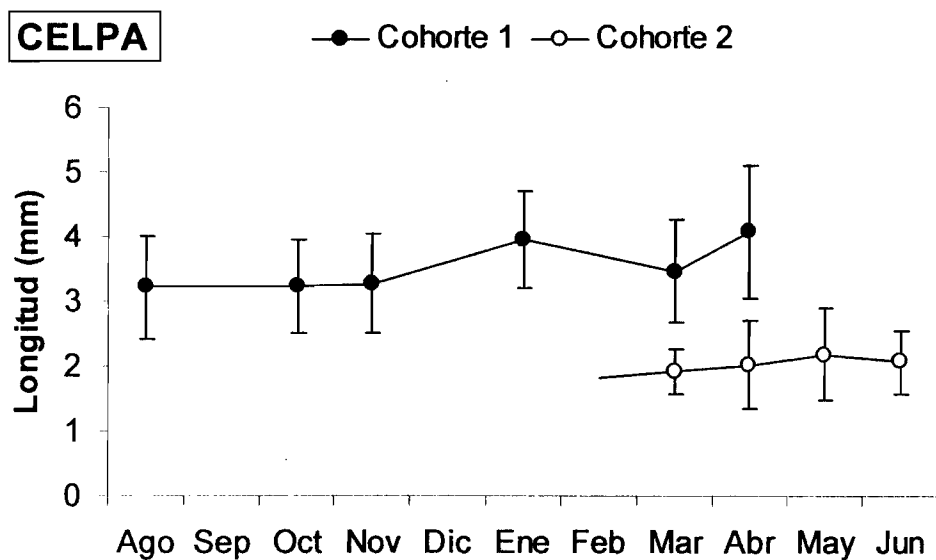
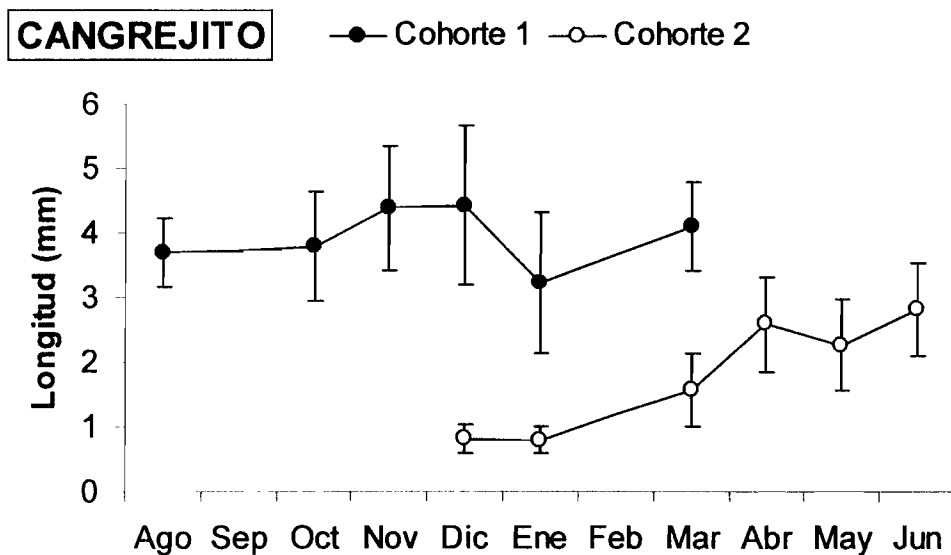


Figura 14. *Heleobia conexa*. Longitud promedio y desviación estándar (véase Tabla 6) de cada componente de las muestras obtenidas a lo largo del año en San Gabriel (SG) y Sotelo (SO) (Mar Chiquita) basado en los resultados obtenidos del programa MIX.

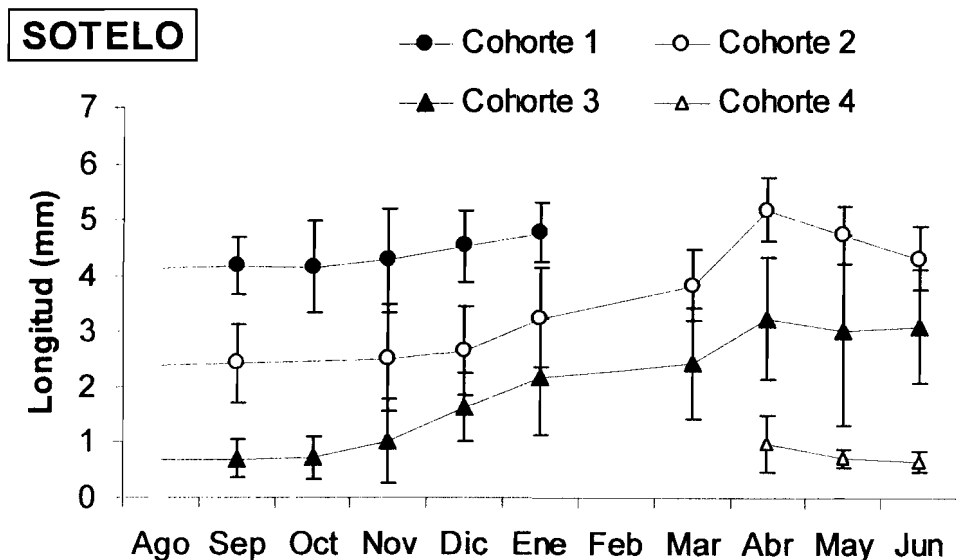
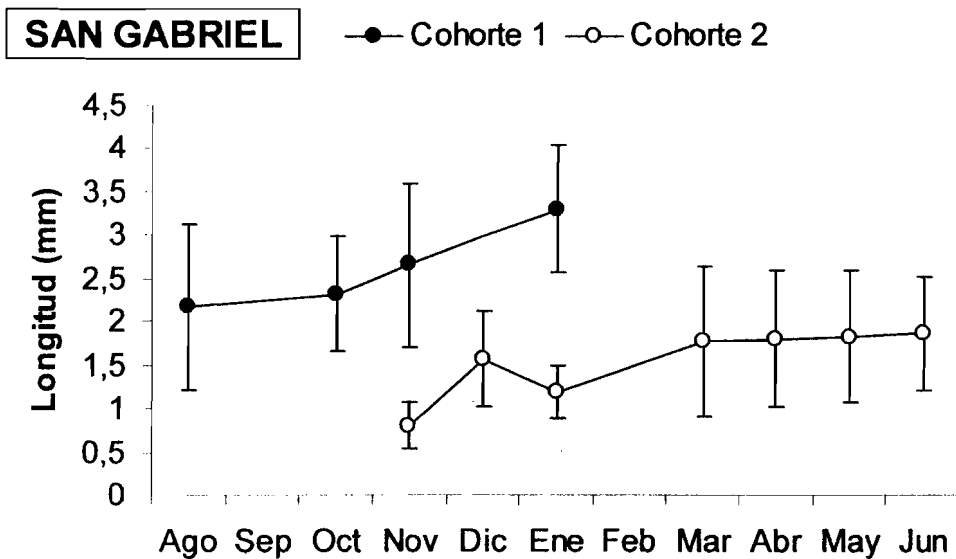
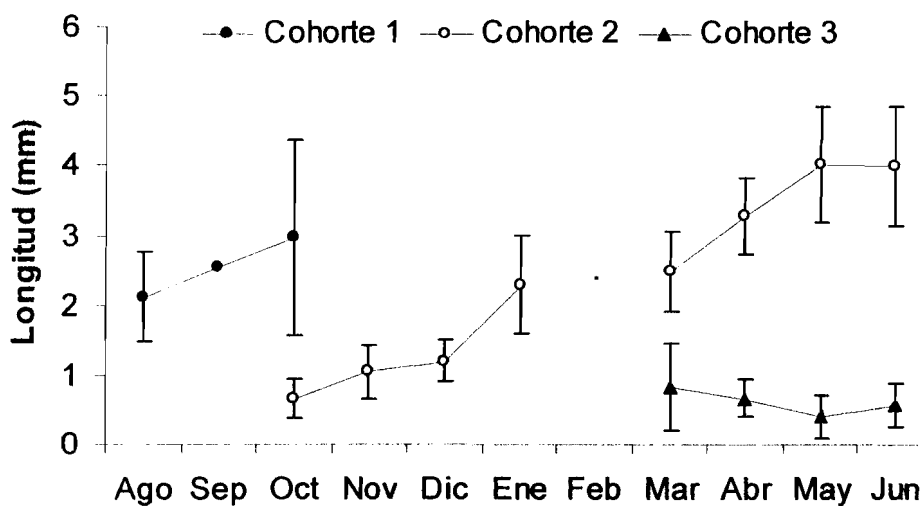


Figura 15. *Heleobia parchappii*. Longitud promedio y desviación estándar (véase Tabla 7) de cada componente de las muestras obtenidas a lo largo del año en EA (Mar Chiquita) basado en los resultados obtenidos del programa MIX.



DISCRIMINACIÓN MORFOMÉTRICA DE *H. AUSTRALIS*, *H. CONEXA* Y *H. PARCHAPPII*: IMPLICANCIAS PALEOBIOLÓGICAS DE LA APLICACIÓN DEL CONCEPTO DE MORFOESPECIE

INTRODUCCIÓN

Uno de los problemas básicos para integrar la Ecología y la Paleontología reside en la dificultad de reconocer especies biológicas a partir de los limitados caracteres morfológicos preservados en los fósiles. En otras palabras, se presenta la dificultad de establecer una clara correspondencia entre especie biológica y morfoespecie. Los caracteres utilizados en la identificación de los fósiles consisten en las partes duras del organismo que, en general, sólo constituyen un pequeño subgrupo de la totalidad de los caracteres utilizados en la definición de las especies biológicas (Riccardi, 1985; Schopf *et al.*, 1975; Smith, 1994). Este problema de resolución taxonómica se agrava en aquellas especies que presentan una marcada plasticidad fenotípica o que están definidas sobre la base de caracteres no preservables. En capítulos previos se ha mencionado el hecho de que los Rissooidea presentan una anatomía muy simple con pocos caracteres diagnósticos y con una gran plasticidad fenotípica que lleva a convergencias en la morfología de la concha, lo que la mayoría de las veces impide una correcta asignación específica. Esto hace que la discriminación específica en el registro fósil resulte dificultosa, lo que lleva a poner en duda la validez de la identificación de las especies y especialmente de las subespecies mencionadas en los trabajos paleontológicos para el Holoceno de Argentina (véase capítulo 1). Desafortunadamente, toda la inferencia paleoecológica que podamos realizar a partir de los resultados obtenidos en las especies actuales depende de la correcta identificación de estas mismas especies en el registro fósil, lo que sólo es posible a partir de las características de la concha.

Durante muchos años se ha supuesto que la resolución taxonómica es una función de la complejidad morfológica (Schopf *et al.*, 1975). En este sentido, resulta más fácil distinguir modificaciones en los organismos si tienen partes duras numerosas y complejas, que si las tienen simples y relativamente indiferenciadas. Recientemente, Kowalewski *et al.* (1997) hallaron una excepción a esta predicción intuitiva mediante la aplicación de técnicas estadísticas multivariadas en la identificación de cuatro especies de braquiópodos con morfologías muy simples. Los resultados obtenidos permitieron delinear grupos, basados solamente en los caracteres preservables, que fueron consistentes con la clasificación neontológica. Sin desechar la existencia de una correlación estadística entre complejidad morfológica y resolución taxonómica, estos autores demostraron que dicha correlación no es lo suficientemente fuerte como para ofrecer un poder predictivo confiable y que, consecuentemente, si un organismo tiene una morfología simple no necesariamente debe presentar un registro fósil sin resolución.

El objetivo del presente capítulo es evaluar por medio de técnicas estadísticas multivariadas el grado de resolución taxonómica provista por la morfoespecie en las tres especies del género *Heleobia* presentes en Quequén Grande y Mar Chiquita.

MATERIALES Y MÉTODOS

En cada localidad (Quequén Grande y Mar Chiquita) se seleccionaron 50 ejemplares de cada una de las tres especies *H. australis*, *H. conexa* y *H. parchappii*. Las muestras se recolectaron en seis sitios de muestreo (tres en cada estuario) a lo largo de su área de distribución, de acuerdo con los resultados obtenidos en el capítulo 2 (véase Figura 6). De esta manera, *H. australis* fue recolectada en la zona de la desembocadura, en los sitios CA (en Mar Chiquita) y VA (en Quequén Grande). Mientras que *H. conexa* fue muestreada en la zona más interna: SO (Mar Chiquita) y CR (Quequén Grande). Por su parte, *H. parchappii* se recolectó en los sitios EA en Mar Chiquita y LC en Quequén Grande.

En el presente capítulo se asume la validez de las especies biológicas definidas, a pesar de que éstas necesitan aún ser evaluadas mediante técnicas moleculares. Consecuentemente, se siguen los criterios nomenclaturales establecidos por los autores originales (d'Orbigny, 1835; Gaillard, 1974b) para las tres especies y se omiten las posibles variedades involucradas como así las sinonimias sugeridas posteriormente por Aguirre y Farinati (2000).

En las conchas de los ejemplares recolectados se midieron seis variables morfométricas (Figura 16): longitud total (L), anchura máxima (A), longitud del último anfracto (LU), longitud de la abertura (LA), anchura de la abertura (AA) y anchura del penúltimo anfracto (AP). Estas variables son las que más comúnmente se utilizan para caracterizar conquiológicamente a los Rissoida (véase Gaillard y Castellanos, 1976; Ponder *et al.*, 1994; López Armengol, 1996; López Armengol y Martorelli, 1997; Ponder *et al.*, 1999; Ramos *et al.*, 2000) y fueron seleccionadas a partir de los resultados obtenidos en un análisis de componentes principales preliminar sobre un número total de 12 variables conquiológicas. A los fines de reducir la variabilidad ontogenética, sólo se consideraron los ejemplares de cinco anfractos, que corresponden a gasterópodos adultos (Cazzaniga, 1982b) y están presentes en gran número en las muestras obtenidas. Todas las mediciones se efectuaron bajo una lupa estereoscópica binocular Wild M5A a la resolución de 0,01 mm. Las variables medidas fueron transformadas a su logaritmo previamente al análisis estadístico, para cumplir con los supuestos de normalidad y homoscedasticidad.

El análisis empleado incluyó tres aspectos: (1) análisis intrapoblacionales para cada sitio de muestreo a los fines de evaluar el rango de variación morfológica, alometría en el crecimiento de la concha y presencia de múltiples morfos dentro de cada población; (2) análisis exploratorio para detectar grupos en el morfoespacio de la totalidad de las poblaciones de *Heleobia*; y (3) análisis confirmatorios para evaluar la significación de los grupos y su poder clasificatorio. Para ello se llevaron a cabo análisis de componentes principales (PCA) y análisis discriminantes (DA) (Bookstein *et al.*, 1985; Johnson, 1998). El análisis de componentes principales fue utilizado para explorar el morfoespacio de *Heleobia* en busca de la existencia de grupos morfológicos naturales. El análisis discriminante se llevó a cabo para validar la robustez estadística de los grupos analizados. Este análisis incluyó una estimación de la significación de las

distancias de Mahalanobis (cuadrado de las distancias entre los centroides de los grupos morfológicos en el espacio discriminante) y una estimación de la tasa de error en la clasificación *a posteriori*. La significación de las distancias de Mahalanobis fue estimada por medio de una aproximación paramétrica (MANOVA). La tasa de error *a posteriori* (probabilidad de clasificación errónea) fue estimada por la proporción de observaciones mal clasificadas por la función discriminante.

Finalmente, con los datos discriminados por medio de las técnicas multivariadas se confeccionaron índices con las variables que mostraron mayores diferencias en la separación de los grupos. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en los valores de los índices entre los grupos definidos se contrastó por medio de un análisis de la varianza (ANOVA). Las comparaciones *a posteriori* fueron efectuadas con un test de Tukey (Zar, 1984).

RESULTADOS

Según se observa cualitativamente, las especies presentan una gran variabilidad intraespecífica (Figura 17), hallándose formas desde anfractos convexos a marcadamente rectos. El análisis de componentes principales (PCA) efectuado separadamente para cada sitio de muestreo brindó resultados consistentes (Tabla 8): el primer componente explicó más del 85% de la variabilidad observada y todas las variables mostraron una alta correlación con éste ($r > 0,87$). Posteriormente, los datos fueron analizados en conjunto para conocer la variabilidad tanto intra como interespecífica. En este caso, los dos primeros componentes dieron cuenta de una fracción muy significativa de la varianza original de los datos (96%). El primer componente explicó el 90,3% de la varianza total y todas las variables estuvieron altamente correlacionadas con éste ($r > 0,87$, Tabla 8). Según se observa en el gráfico de distribución de las seis muestras en el morfoespacio definido por ambos ejes (Figura 18) todas las muestras se solaparon en el componente 1. Solamente la población de *H. australis* de Mar Chiquita presentó los menores valores que, aunque se solaparon al resto, tuvieron una distribución más homogénea (menor variabilidad de tallas).

Por otra parte, en el segundo componente se obtuvieron correlaciones tanto positivas como negativas (Tabla 8). La variable que presentó una mayor correlación negativa con el segundo componente fue la longitud total (L), mientras que la anchura (A) y la longitud de la abertura (LA) se destacaron entre las variables de mayor correlación positiva. La distribución de las seis muestras en el morfoespacio definido por ambos ejes (Figura 19) permite apreciar que las dos poblaciones de *H. parchappii* (3 y 6) junto con la población de *H. australis* de Mar Chiquita (1) se sitúan mayormente sobre valores negativos, mientras que la población de *H. australis* de Quequén Grande (4) tiende a ocupar proyecciones positivas, quedando ambos grupos relativamente individualizados. *H. conexa*, por su parte, presentó la mayor variabilidad a lo largo de ambos componentes, ocupando casi la totalidad del morfoespacio entre las formas mencionadas.

El análisis discriminante efectuado para los seis sitios de muestreo presentó diferencias significativas ($F=31,9$, $p < 0,0001$), aunque se observó un gran solapamiento entre las unidades analizadas (Figura 20). Las variables canónicas 1 y 2 dieron cuenta del 90,8% de la varianza total. La separación de los grupos ocurrió a lo largo de ambos ejes. En este sentido, sobre el eje 1 se diferenciaron las poblaciones de *H. australis* de Mar Chiquita (1) y *H. parchappii* (3 y 6) del resto. Por otra parte, las dos poblaciones de *H.*

parchappii (3 y 6) fueron discriminadas de la población de *H. australis* de Mar Chiquita en el segundo eje. En ambos ejes, tanto las poblaciones de *H. conexa* (2 y 4) como las de *H. parchappii* (3 y 6) mostraron el mayor solapamiento en la ordenación canónica respecto del resto de las especies, siendo imposible su discriminación. Por otra parte, la población de *H. australis* de Quequén Grande presentó una distribución algo solapada a la de *H. conexa*.

Las distancias entre los centroides de los grupos (distancias de Mahalanobis) fueron significativas en todos los casos (Tabla 9). Las menores distancias estuvieron entre las muestras 2 y 5 y entre las muestras 3 y 6, lo que refleja la proximidad de los centroides. El análisis discriminante mostró que la tasa aparente de error (proporción de especímenes mal clasificados) fue bastante alta (Tabla 10) con una tasa total de error de 33,7%. Estas altas tasas de error fueron mayormente debidas a la clasificación indistinta de las muestras 2, 4 y 5 (las dos poblaciones de *H. conexa* y la población de *H. australis* de Quequén Grande) como así a la no discriminación de las dos poblaciones de *H. parchappii* (3 y 6).

Los resultados obtenidos indican que la muestra 1 (*H. australis* de Mar Chiquita) forma un morfogrupo distintivo, a pesar del solapamiento existente con *H. parchappii*. Por otra parte, las muestras 3 y 6 (*H. parchappii*) resultan estadísticamente indistinguibles y lo mismo ocurre con las muestras 2 y 5 (ambas corresponden a *H. conexa*). En ambos casos las distancias entre los centroides son muy bajas, los grupos se solapan fuertemente en el espacio discriminante y sus especímenes son frecuentemente clasificados de manera indistinta entre ellos. Por su parte, la muestra 4 (*H. australis* de Quequén Grande) está parcialmente discriminada de las muestras 2 y 5 (*H. conexa*), sin diferenciarse claramente en un morfogrupo distintivo. En resumen, los análisis sugieren la presencia de tres grupos: (1) muestra 1 (*H. australis* de Mar Chiquita); (2) muestras 2, 4 y 5 (*H. conexa* de Mar Chiquita y Quequén Grande y *H. australis* de Quequén Grande) y (3) muestras 3 y 6 (*H. parchappii*).

Con estos tres grupos definidos se llevó a cabo un nuevo análisis discriminante a los fines de valorar estadísticamente el poder de resolución obtenido. La variación explicada por los dos ejes discriminantes y las correlaciones de dichos ejes con las variables originales fueron comparables a aquéllas obtenidas en el análisis de los seis sitios de muestreo (Figura 21). Asimismo las distancias de Mahalanobis entre los tres grupos fueron altas y significativas (Tabla 11). Las tasas de error *a posteriori* fueron mucho menores, obteniéndose solamente un 9% de clasificación errónea, el que se debió fundamentalmente a la clasificación de especímenes de *H. australis* y *H. conexa* dentro de *H. parchappii*.

Finalmente, de acuerdo con el análisis de las variables involucradas, los tres grupos definidos pudieron ser discriminados a partir de la confección de un índice ancho/largo (Tabla 15, Figura 22). La comparación de este índice entre los tres grupos brindó resultados estadísticamente significativos (ANOVA, $F=257,8$, $p<0,0001$). En este sentido, la población de *H. australis* de Mar Chiquita presentó el menor valor (Tukey, $p<0,0001$), mientras que los valores máximos estuvieron representados por *H. conexa* y por la población de *H. australis* de Quequén Grande ($p<0,001$). Por su parte, *H. parchappii* presentó valores intermedios entre ambos ($p<0,0001$).

DISCUSIÓN

De acuerdo con las altas correlaciones positivas y de valores muy similares obtenidas en el análisis de componentes principales (PCA) tanto individual como de conjunto, se deduce que el primer componente constituye un vector de tamaños. Es decir que cada población sigue un modelo de crecimiento alométrico simple donde la variación intrapoblacional en la morfología de la concha involucra principalmente variación en tamaño y en cambios de forma relacionados con el tamaño (Bookstein *et al.*, 1985). El gran solapamiento existente en este eje indica una variabilidad de tallas semejante para cada grupo. Por otra parte, la obtención de correlaciones tanto positivas como negativas en el segundo componente sugiere que se trataría de un vector de formas. Concretamente, el eje 2 representaría un gradiente de variación en la anchura relativa de la concha, de acuerdo con las variables que presentan mayor correlación con este eje (A y LA en el extremo positivo y L en el negativo). En este sentido, tanto *H. parchappii* como *H. australis* de Mar Chiquita se caracterizan por presentar conchas con una menor anchura y una menor longitud de la abertura en relación a la longitud total. Por el contrario, la población de *H. australis* de Quequén Grande presenta el patrón inverso: conchas relativamente más globosas. *H. conexa*, por su parte, presenta un gradiente de formas entre los dos extremos observados. Por lo tanto, el análisis de componentes principales indica la ausencia de grupos claramente separados en *Heleobia*. Este resultado no es sorprendente dada la variación limitada en la morfología de la concha de los Risssooidea. La ausencia clara de grupos discretos podría llevar a la conclusión prematura de que las morfoespecies de este género no pueden ser reconocidas usando sólo la morfología de la concha. Sin embargo, la separación de los sitios 1 y 4 (*H. australis*) a lo largo del componente 2 sugiere la existencia de diferencias morfológicas no relacionadas con el crecimiento. Por lo tanto, aunque tales diferencias pudieran ser insuficientes para diferenciar grupos usando una técnica de ordenación (PCA), las poblaciones podrían distinguirse usando métodos tales como el análisis discriminante (DA). En este sentido, en el análisis discriminante (DA), la separación de los seis grupos a lo largo del eje 1 reflejó fundamentalmente variaciones en la anchura y en la longitud de la abertura en relación a la longitud total, en coincidencia con los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales. Por otra parte, el eje 2 reflejó mayormente diferencias en la longitud relativa de la abertura, que fue mayor para *H. australis*.

Los resultados obtenidos a partir del análisis multivariado de las conchas de *Heleobia* muestran algunas diferencias sustanciales respecto de la clasificación neontológica. Si bien se identificaron 3 morfogrupos independientes de la ontogenia, fácilmente discriminados a partir de la comparación de la relación ancho/largo, solamente dos de estos grupos fueron consistentes con la clasificación neontológica. Los sitios 3 y 6, identificados en el análisis como pertenecientes al mismo morfogrupo, representan dos poblaciones de la misma especie: *H. parchappii*. Mientras que el sitio 1, identificado como un morfogrupo aparte, corresponde a *H. australis*. Por otra parte, los grupos 2, 4 y 5 no pudieron ser discriminados, quedando agrupados en un mismo morfogrupo dos especies distintas: *H. conexa* y *H. australis*.

Estas diferencias obtenidas en los morfogrupos se deben fundamentalmente a la influencia de tres variables: la anchura de la concha, la longitud de la abertura y la longitud total. Esto significa que la mayoría de la variación morfológica involucra variación en la globosidad relativa de la concha. En este

sentido, las dos poblaciones de *H. conexa* junto con la población de *H. australis* de Quequén Grande presentan conchas más globosas que el resto. Por otra parte, las conchas de *H. australis* de Mar Chiquita exhiben las formas menos globosas, quedando la población de *H. australis* de Mar Chiquita en un estado intermedio.

Estas diferencias observadas tienen interesantes implicancias metodológicas y paleobiológicas. Entre las implicancias metodológicas se destaca la validez de las aproximaciones multivariadas para la identificación morfológica de las especies de *Heleobia*, ya que minimizan las variaciones ontogenéticas y permiten una comparación directa de las muestras (poblaciones). La ventaja obvia de estas aproximaciones multivariadas es que eliminan el sesgo producido por los cambios que sufre la percepción de los taxónomos (y paleontólogos) con respecto a las diferencias morfológicas observadas. Esto es particularmente importante en el caso de *Heleobia*, debido a que presentan pocos caracteres diagnósticos y un alto grado de convergencia.

Por otra parte, la presencia de dos morfogrupos de *H. australis* tiene importantes implicancias paleobiológicas. Aguirre y Farinati (2000) propusieron a *H. australis* (*L. australis* según su criterio) como especie politípica con tres ecomorfos principales que representarían adaptaciones a diferentes condiciones de salinidad en un gradiente longitudinal desde la boca del estuario: el morfo A (que incluiría a la especie *H. conexa*, sinonimizada a *H. australis*) caracterizado por un contorno subtriangular corto y ensanchado, con formas en general globosas; el morfo B idéntico al lectotipo y semejante a *H. australis crassa* (Gaillard, 1974c) y el morfo C, notablemente elongado semejante a *H. australis nana* (Marcus y Marcus, 1963). De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente análisis, los *H. australis* de Mar Chiquita corresponderían mayormente al morfo B de Aguirre y Farinati (2000), mientras que los *H. australis* presentes en Quequén Grande podrían ser incluidos en el morfo A. Aunque es importante destacar el hecho de que ambos morfos habitan en ambos estuarios a las mismas distancias desde la boca donde existe una marcada influencia de las mareas, mientras que *H. conexa* se ubica hacia la zona más interna. Si bien los resultados obtenidos en el presente análisis coinciden con los de Aguirre y Farinati (2000) en el carácter de especie politípica asignado a *H. australis*, no ocurre lo mismo con el nivel taxonómico asignado a *H. conexa*. Esta especie no constituiría un ecomorfo de *H. australis* como ha sido propuesto por estos autores, sino que la semejanza conquiológica con el morfo A de esta última especie, impediría su reconocimiento solamente a partir de la morfología de la concha. Esto se debe a la gran variabilidad conquiológica existente en esta especie, con formas que van desde fuertemente globosas (semejantes al morfo A de *H. australis*) a formas alargadas que se asemejan a *H. parchappii*. En este sentido, las formas más globosas (que solamente representan un extremo del gradiente de variabilidad de *H. conexa*) son las que llevan a esta confusión taxonómica. Por otra parte, de acuerdo a lo analizado en capítulos previos (2 y 3), ambas especies presentan distribuciones diferentes y ciclos de vida característicos, además de diferencias significativas en los caracteres endosomáticos.

La ausencia de *H. conexa* en el registro holoceno podría explicarse por la imposibilidad de poder discriminar esta especie del morfo A de *H. australis*. Sin embargo, el hecho de que ambos morfos no coexisten dentro de un mismo estuario, como así la posibilidad de poder identificar al morfo B como un

morfogrupo distintivo, brinda una ventaja adicional para el reconocimiento de las especies fósiles. En este sentido, la sola presencia del morfo A en las secuencias fósiles impediría una exacta asignación específica y los organismos podrían corresponder a cualquiera de las dos especies: *H. australis* y *H. conexa*. Por otra parte, la presencia de ambos morfos (A y B) en un mismo estrato con características tafonómicas de autoctonía o parautoctonía estaría indicando que los ejemplares del morfo A presentes en dicho nivel estratigráfico corresponderían solamente a *H. conexa*. En este caso, se podría inferir la presencia de *H. conexa*, independientemente de la discriminación morfológica obtenida. Afortunadamente, el morfo A se presenta en baja abundancia en las secuencias costeras holocenas (Aguirre y Farinati, 2000) con lo cual se incrementa la probabilidad de una identificación específica confiable de los gasterópodos presentes.

Los dos morfos de *H. australis* podrían responder a diferentes características ambientales de los estuarios (estuario parcialmente estratificado y laguna costera) sugiriendo que esta especie presentaría una significativa plasticidad fenotípica en comparación a las otras dos. En oposición a la propuesta de Aguirre y Farinati (2000) estos morfos no estarían directamente relacionados a variaciones en la salinidad, ya que ambos morfos se distribuyen en la zona de influencia de las mareas (véase capítulo 2). Probablemente representen variaciones ecológicas como consecuencia de la diferente dinámica hidrológica y geomorfología de los estuarios. Aunque no debe descartarse la posibilidad de variaciones latitudinales o factores biológicos como la competencia interespecífica.

CONCLUSIONES

- 1) Los resultados obtenidos indican la presencia de tres morfogrupos independientes de la ontogenia, que varían en relación a la globosidad de la concha.
- 2) Solamente *H. parchappii* presenta una correspondencia entre morfoespecie y morfogrupo.
- 3) *H. australis* constituye una especie politípica con dos morfos ambientales distintivos, uno de los cuales es reconocible como entidad independiente (Mar Chiquita: morfo B), mientras que el otro (Quequén Grande: morfo A) no puede ser discriminado de *H. conexa*.
- 4) *H. conexa* presenta una globosidad de la concha variable desde formas relativamente elongadas semejantes a *H. parchappii* hasta formas muy globosas.
- 5) Las diferencias de los morfos de *H. australis* se relacionan con las características ambientales de cada estuario, independientemente de las tolerancias salinas y rangos de distribución de cada especie.
- 6) La morfoespecie presenta una resolución taxonómica pobre en el caso de organismos con marcada plasticidad fenotípica.
- 7) El morfogrupo resulta una unidad de transferencia más adecuada para las inferencias uniformistas, aunque sus restricciones sean mayores.

Tabla 8. Análisis de componentes principales.

	Sitio de muestreo						Total
	1	2	3	4	5	6	
Tamaño muestral (n)	50	50	50	50	50	50	300
% de la varianza explicada por el componente 1:	87,8	85,4	93,0	95,2	90,5	88,7	90,3
% de la varianza explicada por el componente 2:	5,3	6,8	2,9	2,2	4,6	3,7	5,5
Correlación de la variable con el componente 1:							
L	0,952	0,933	0,961	0,979	0,928	0,937	0,877
LU	0,966	0,976	0,984	0,991	0,955	0,966	0,978
LA	0,942	0,937	0,969	0,979	0,937	0,932	0,948
A	0,938	0,870	0,982	0,984	0,975	0,958	0,966
AP	0,891	0,899	0,924	0,949	0,938	0,925	0,931
AA	0,936	0,922	0,956	0,969	0,964	0,941	0,969
Correlación de la variable con el componente 2:							
L	-0,234	-0,304	-0,187	-0,149	-0,341	-0,200	-0,455
LU	-0,003	-0,008	0,052	-0,000	-0,089	-0,013	-0,008
LA	0,126	0,108	0,024	0,035	0,268	0,043	0,199
A	0,243	0,356	0,074	0,117	0,110	-0,181	0,181
AP	-0,424	-0,387	-0,306	-0,270	-0,270	0,231	-0,293
AA	0,134	0,211	0,230	0,176	0,112	-0,297	0,129

Tabla 9. Distancia cuadrada de Mahalanobis entre los centroides de los seis grupos.

Muestras comparadas	Distancia cuadrada de Mahalanobis	F	p
1 y 2	13,42	53,89	<0,0001
1 y 3	7,43	29,84	<0,0001
1 y 4	15,17	60,89	<0,0001
1 y 5	14,55	58,40	<0,0001
1 y 6	6,04	24,23	<0,0001
2 y 3	9,16	36,75	<0,0001
2 y 4	3,69	14,81	<0,0001
2 y 5	1,74	6,98	<0,0001
2 y 6	15,60	62,61	<0,0001
3 y 4	16,49	66,21	<0,0001
3 y 5	9,41	37,79	<0,0001
3 y 6	2,15	8,64	<0,0001
4 y 5	4,33	17,40	<0,0001
4 y 6	22,20	89,10	<0,0001
5 y 6	16,07	64,52	<0,0001

Tabla 10. Resumen de la clasificación *a posteriori* del análisis discriminante efectuado en los seis sitios de muestreo.

Muestra	n	Clasificados correctamente		Mal clasificados		Número de especímenes mal clasificados					
		Número	%	Número	%	1	2	3	4	5	6
1	50	48	96,0	2	4,0	-	0	1	0	0	1
2	50	25	50,0	25	50,0	2	-	5	12	9	0
3	50	32	64,0	18	36,0	3	1	-	1	1	12
4	50	36	72,0	14	28,0	1	8	0	-	5	0
5	50	28	56,0	22	44,0	1	7	5	8	-	1
6	50	36	72,0	14	28,0	3	0	10	1	0	-
Total	300	300	68,3	101	33,7	10	16	21	22	15	14

Tabla 11. Distancia cuadrada de Mahalanobis entre los centroides de los tres grupos

Muestras comparadas	Distancia cuadrada de Mahalanobis	F	p
1 y 2,4,5	12,23	73,93	<0,000001
1 y 3,6	5,54	29,76	<0,000001
2,4,5 y 3,6	11,73	114,38	<0,000001

Tabla 12. Resumen de la clasificación *a posteriori* del análisis discriminante efectuado para los tres sitios de muestreo.

Muestra	n	Clasificados correctamente		Mal clasificados		Número de especímenes mal clasificados		
		Número	%	Número	%	1	2,4,5	3y6
1	50	43	86,0	7	14,0	-	0	7
2, 4 y 5	150	137	91,3	13	8,7	2	-	11
3 y 6	100	93	93,0	7	7,0	4	3	-
Total	300	273	91,0	27	9,0	6	3	18

Tabla 13. Distancia cuadrada de Mahalanobis entre los centroides de los cuatro grupos

Muestras comparadas	Distancia cuadrada de Mahalanobis	F	p
1 y 2-5	12,42	66,68	<0,000001
1 y 3-6	6,15	33,04	<0,000001
1 y 4	14,27	57,31	<0,000001
2-5 y 3-6	10,83	87,82	<0,000001
2-5 y 4	3,56	19,10	<0,000001
3-6 y 4	18,23	97,91	<0,000001

Tabla 14. Resumen de la clasificación *a posteriori* del análisis discriminante efectuado para los cuatro sitios de muestreo.

Muestra	n	Clasificados correctamente		Mal clasificados		Número de especímenes mal clasificados			
		Número	%	Número	%	1	2 y 5	3 y 6	4
1	50	45	90,0	5	10,0	-	0	5	0
2 y 5	100	77	77,0	23	23,0	1	-	11	11
3 y 6	100	95	95,0	5	5,0	2	2	-	1
4	50	33	66,0	17	34,0	1	16	0	-
Total	300	250	83,3	50	16,7	4	18	16	12

Tabla 15. Valor (promedio±desvío estándar) del índice ancho/largo calculado para los tres grupos definidos a partir del análisis discriminante. Las diferencias son significativas a un nivel de 0,001 (ANOVA; F=257,8; df=2).

	Valor del índice ancho/largo	n
Grupo 1	0,364 ± 0,06	50
Grupo 2	0,556 ± 0,06	150
Grupo 3	0,433 ± 0,05	100

Figura 16. Variables morfométricas medidas en las conchas de las tres especies de *Heleobia*. L= Longitud total; A= Anchura máxima; LA= Longitud de la abertura; AA= Anchura de la abertura; LU= Longitud del último anfracto; AP= Anchura del penúltimo anfracto.

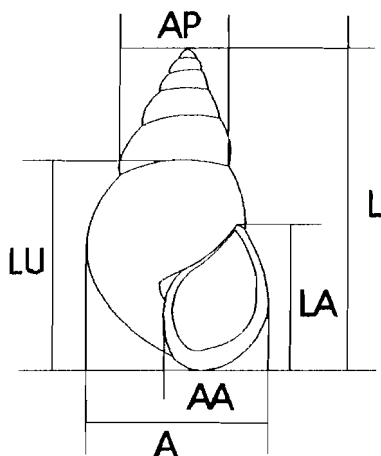


Figura 17. Variabilidad conquiológica de *Heleobia* en Quequén Grande (izquierda) y Mar Chiquita (derecha). Los dibujos fueron realizados con cámara clara.

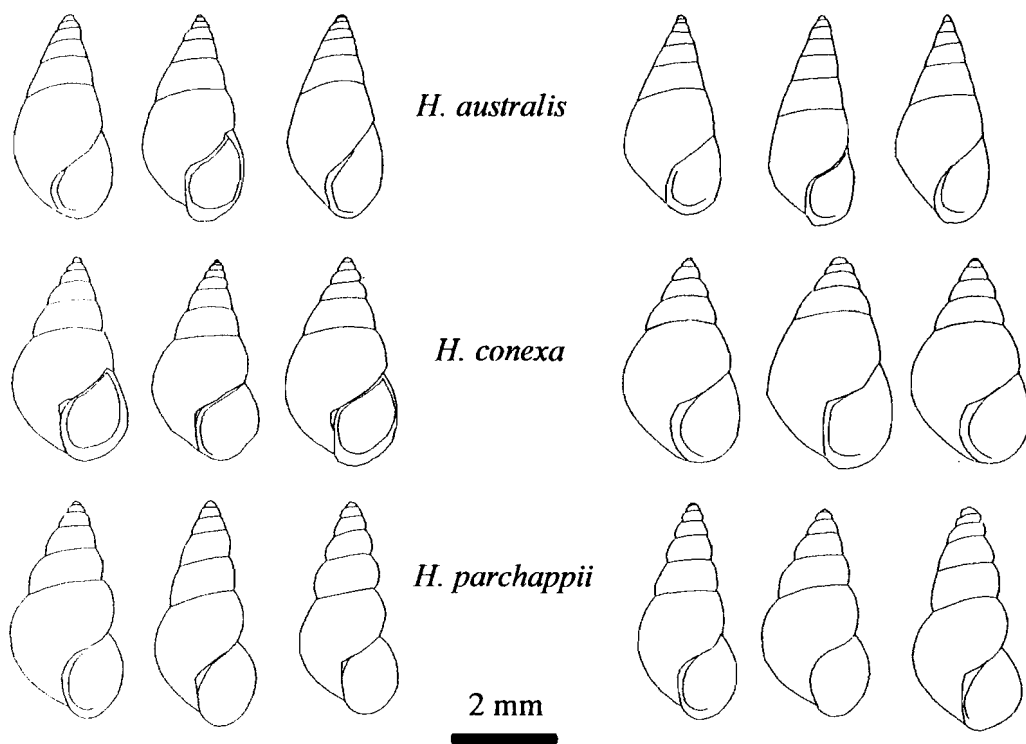


Figura 18. Ordenación por componentes principales de las conchas de *H. australis*, *H. conexa* y *H. parchappii* en los seis sitios de muestreo de Mar Chiquita y Quequén Grande. Referencias: 1=*H. australis* de Mar Chiquita; 2=*H. conexa* de Mar Chiquita; 3=*H. parchappii* de Mar Chiquita; 4=*H. australis* de Quequén Grande; 5=*H. conexa* de Quequén Grande; 6=*H. parchappii* de Quequén Grande.

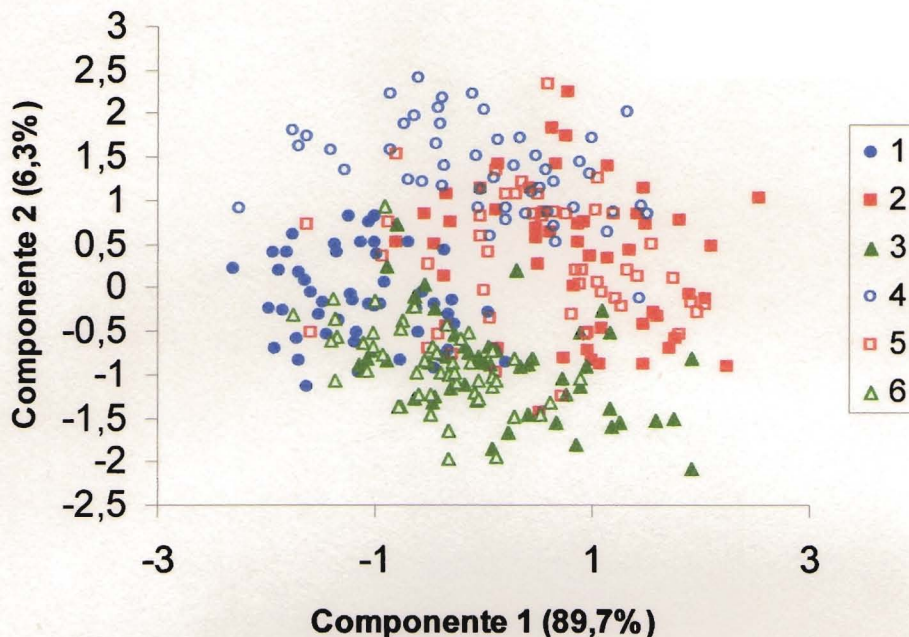


Figura 19. Ordenación por componentes principales de las variables medidas en los seis sitios de muestreo.

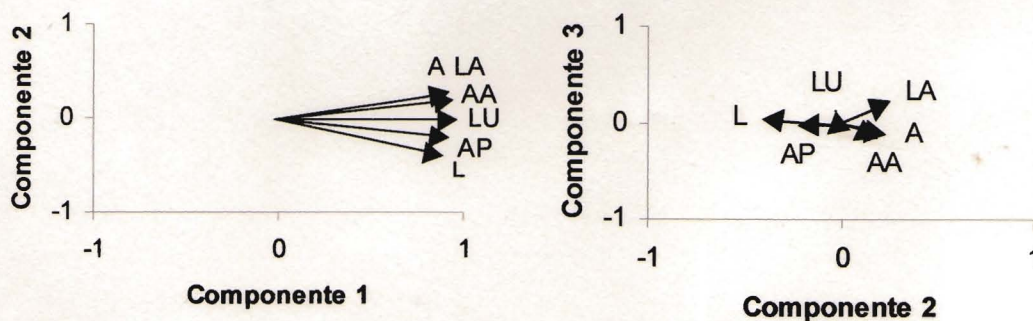


Figura 20. Ordenación por ejes canónicos de las conchas de *H. australis*, *H. conexa* y *H. parchappii* en los seis sitios de muestreo de Mar Chiquita y Quequén Grande. Referencias: 1=*H. australis* de Mar Chiquita; 2=*H. conexa* de Mar Chiquita; 3=*H. parchappii* de Mar Chiquita; 4=*H. australis* de Quequén Grande; 5=*H. conexa* de Quequén Grande; 6=*H. parchappii* de Quequén Grande.

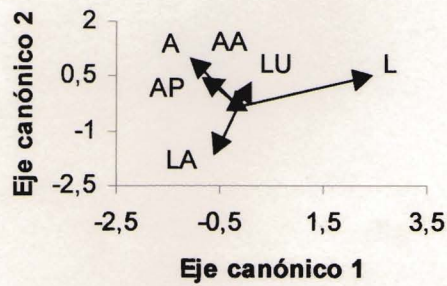
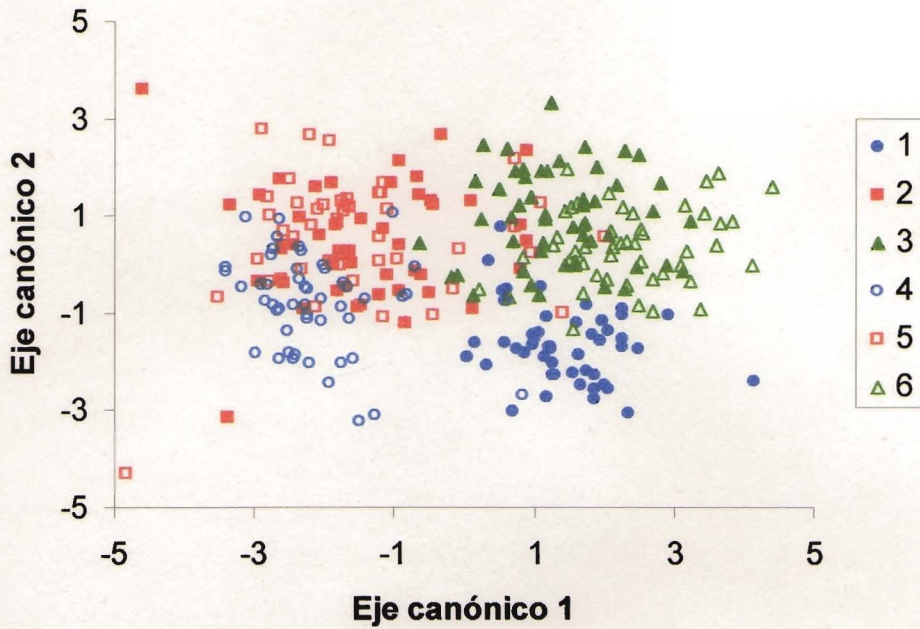


Figura 21. Ordenación por ejes canónicos de las conchas de *H. australis*, *H. conexa* y *H. parchappii* en los tres grupos definidos a partir del análisis discriminante de los seis sitios de muestreo en Mar Chiquita y Quequén Grande. Referencias: 1=*H. australis* de Mar Chiquita; 2=*H. conexa* de Mar Chiquita; 3=*H. parchappii* de Mar Chiquita; 4=*H. australis* de Quequén Grande; 5=*H. conexa* de Quequén Grande; 6=*H. parchappii* de Quequén Grande.

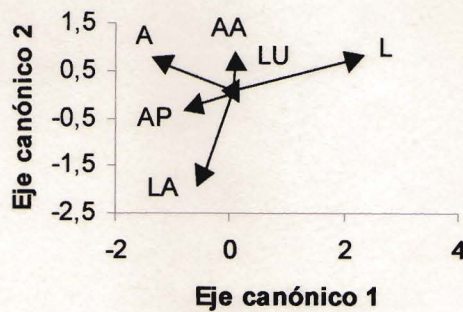
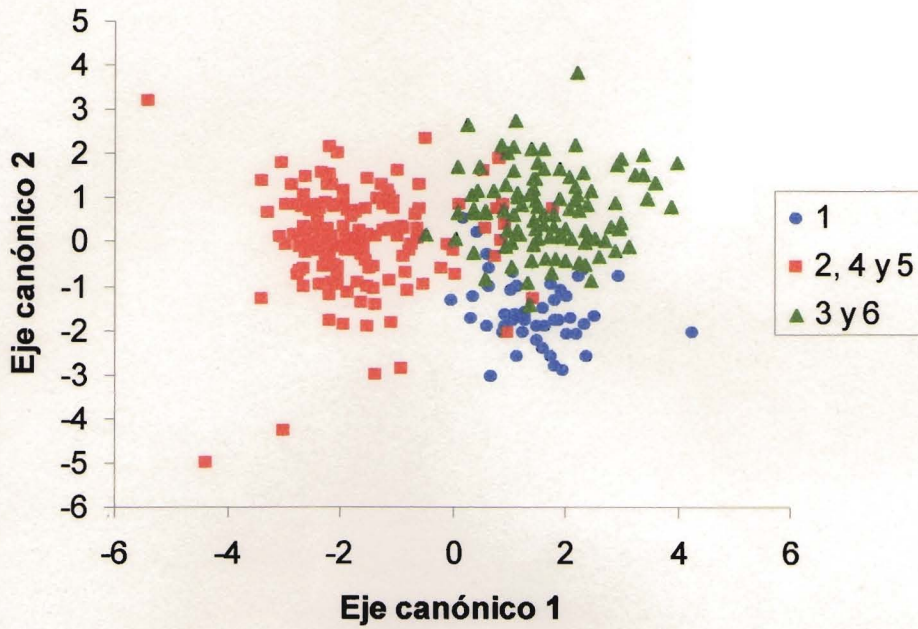
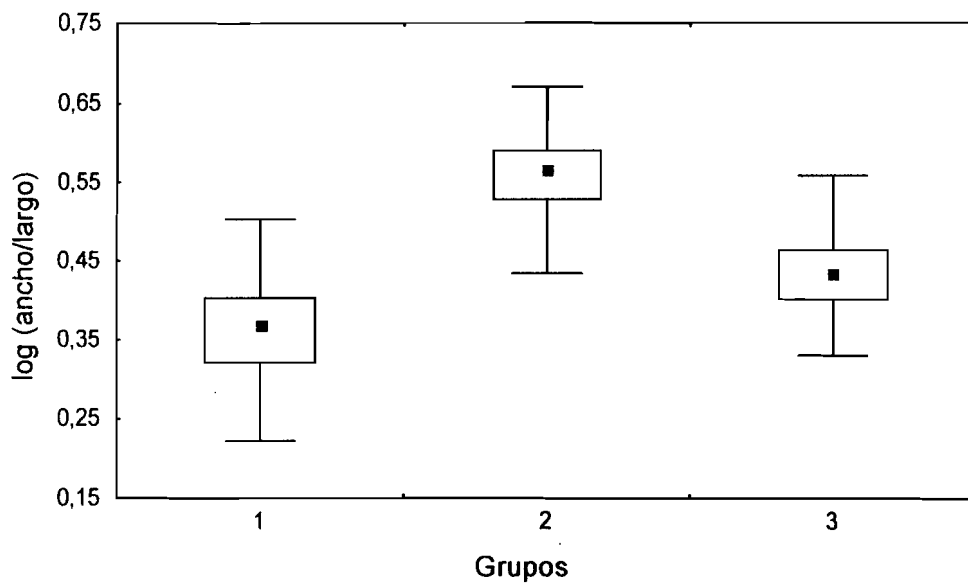


Figura 22. Gráfico de la distribución del logaritmo del índice largo/ancho en los tres grupos definidos a partir del análisis discriminante. 1= *H. australis* de Mar Chiquita; 2= *H. conexa* + *H. australis* de Quequén Grande y 3= *H. parchappii*.



SEGUNDA PARTE
HELEOBIA FÓSILES

INTRODUCCIÓN

En esta segunda etapa se llevó a cabo un análisis paleoecológico de las concentraciones fósiles de *Heleobia* presentes en sedimentos estuáricos holocenos del sudeste de la provincia de Buenos Aires. En particular, se estudiaron las variaciones en la abundancia de las distintas especies y las variaciones de talla en un gradiente espacial y temporal. Las inferencias paleoecológicas se realizaron en conjunto con otros indicadores paleoambientales (diatomeas, polen, ostrácodos) previamente estudiados en estas mismas secuencias. El objetivo principal del presente análisis fue comprender el significado paleobiológico de las acumulaciones de *Heleobia* presentes en los ambientes estuáricos holocenos y comparar los resultados obtenidos con aquéllos procedentes del análisis de los ambientes estuáricos actuales (primera etapa). Esta segunda etapa consta de tres capítulos, cada uno de los cuales es un análisis e interpretación de una secuencia estratigráfica costera del Holoceno de la provincia de Buenos Aires, donde se registra el máximo transgresivo del nivel del mar, originalmente referida al Querandinense por Frenguelli (1928). Las secuencias están ubicadas geográficamente en una zona intermedia entre los dos ambientes actuales analizados (Mar Chiquita y Quequén Grande). En el **capítulo 5** se analiza la secuencia Vanoli, ubicada en la desembocadura del río Quequén Grande, constituyendo el registro más meridional de la presente Tesis. En el **capítulo 6** se estudia una secuencia presente en la desembocadura del arroyo la Ballenera y finalmente en el **capítulo 7** se analiza la secuencia Punta Hermengo aflorante en las proximidades de la ciudad de Miramar. Con la totalidad de las secuencias analizadas se procede luego a una interpretación regional para los cambios ambientales del Holoceno del sudeste bonaerense.

METODOLOGÍA DE TRABAJO

En todos los perfiles se utilizó la misma metodología de muestreo y análisis. Las muestras se extrajeron de todos los niveles estratigráficos presentes, los que fueron definidos de acuerdo a sus características litológicas. Se tomaron aproximadamente 0,5 kg de muestra de cada nivel. En el laboratorio se obtuvieron submuestras volumétricas (31,8 cm³) que fueron lavadas a través de tamices de 0,35 mm de abertura de malla y se separaron los ejemplares de *Heleobia* de los demás organismos.

Los análisis llevados a cabo fueron: 1) la abundancia de las especies 2) la condición tafonómica y 3) las distribuciones de frecuencia de talla. La determinación específica de los gasterópodos se realizó por medio de un análisis de correspondencia sobre la matriz de datos morfométricos establecidos para las especies actuales (capítulo 4). La condición tafonómica de los fósiles se evaluó por medio de rangos tafonómicos semicuantitativos. Para ello se tuvieron en cuenta la fragmentación, la abrasión, el redondeamiento y la textura, estableciéndose tres grados tafonómicos. De esta manera, todos los especímenes se clasificaron en términos de su preservación total como “pobre”, “intermedia” o “buena” (*sensu* Kowalewski *et al.*, 1994, 1995). Aquellos especímenes caracterizados por conchas fuertemente abradidas, bordes fragmentados o redondeados y pérdida de las capas externas de la concha fueron categorizados como de condición tafonómica “pobre”. Aquellos especímenes que mostraron el apex y la espira abradidos pero que presentaban las líneas de crecimiento fueron categorizados como “intermedios”. Finalmente, aquellos ejemplares que no mostraron signos de abrasión o solamente en el apex fueron

categorizados como de preservación “buena”. Las distribuciones de frecuencia de talla se compararon para cada especie entre los distintos niveles estratigráficos, mediante el test de Kruskal-Wallis (Zar, 1984) y posteriormente, aquella especie que mostró diferencias significativas en su talla entre los niveles, se analizó con un test de Tukey de comparación múltiple no paramétrica (Zar, 1984), a los fines de conocer entre qué niveles se hallaban las diferencias.

**PERFIL DESEMBOCADURA DEL RÍO QUEQUÉN GRANDE
(6.810±90 – 5.340±80 AÑOS ¹⁴C A. P.)**

INTRODUCCIÓN

La secuencia aflora en la margen izquierda del estuario del río Quequén Grande, exactamente en el sitio de muestreo actual denominado Astillero Vanoli (38°34'35''S, 58°42'45''W; véase Figura 2). Tiene 3,70 m de potencia y presenta densas concentraciones de *H. australis* y *H. parchappii* y niveles con gran abundancia del bivalvo *T. plebeius* en posición de vida y con las valvas articuladas (Figura 23). En esta sección se han llevado a cabo estudios geológicos que determinaron la naturaleza estuárica de los sedimentos (Isla *et al.*, 1986; Fasano *et al.*, 1987) y se efectuaron numerosas dataciones radiocarbónicas (Fasano *et al.*, 1987; Golfieri *et al.*, 1998) que indicaron una edad acotada entre 6.810±90 años ¹⁴C AP (LP-691, sobre materia orgánica) en la base y 5.340±80 años ¹⁴C AP en el tope (GrN-11564, sobre *T. plebeius* redepositados). Se efectuaron además tres dataciones radiocarbónicas en la parte intermedia de la secuencia (nivel D, Figura 23), dos de ellas sobre valvas de *T. plebeius* en posición de vida de la base y el tope de dicho nivel, respectivamente (6.840±100 años ¹⁴C AP/LP-703 y 6.760±70 años ¹⁴C AP/LP-710). La tercera datación se llevó a cabo sobre conchas de *H. parchappii* (6.950±100 años ¹⁴C A.P/LP-718). Los sedimentos consisten principalmente en arena fina a media y limo-arcilla (Figura 23).

Los estudios paleoecológicos llevados a cabo sobre diatomeas (Espinosa, 1988), ostrácodos (Ferrero, 1996) y *T. plebeius* (Golfieri *et al.*, 1998; De Francesco y Zárate, 2001) como así los análisis tafonómicos efectuados sobre *H. australis* y *H. parchappii* (De Francesco y Zárate, 1999) han permitido reconocer diferentes etapas en la evolución del estuario durante el Holoceno medio. Éste se inicia con posterioridad a los 6.810±90 años ¹⁴C AP y rápidamente pasa a condiciones de baja salinidad y circulación restringida (laguna estuarina). Hacia los *circa* 6.700 años ¹⁴C AP se produce un cambio neto hacia condiciones de mayor influencia marina y mayor energía, caracterizadas por una salinidad mayor que la actual, que remata en un ambiente de playa hacia el tope de la secuencia (5.340±80 años ¹⁴C AP).

De acuerdo con los análisis tafonómicos realizados, los *T. plebeius* en posición de vida representan concentraciones autóctonas, el 87,5% de los cuales constituyen acumulaciones debidas a la depredación del ostrero americano *Haematopus palliatus* (Golfieri *et al.*, 1998). Se ha demostrado que las valvas predadas por esta ave permanecen enterradas en el sedimento o son elevadas hacia la superficie, sin alterar su posición de vida (Iribarne *et al.*, 1998). Por su parte, las concentraciones de *Heleobia* presentan diferente composición y características tafonómicas a lo largo de la secuencia. Mientras que en los niveles intermedios (L-D) domina el gasterópodo dulceacuícola *H. parchappii*, depositado en condiciones estuariales de baja energía, en los niveles superiores (C-A) es más abundante *H. australis*. Esta especie aumenta su abundancia hacia el tope de la secuencia. Estas concentraciones habrían estado sometidas a procesos de transporte y redepositación (De Francesco y Zárate, 1999).

RESULTADOS

De los 15 niveles estratigráficos definidos a partir de la litología (Figura 23) sólo se muestrearon 13 (M-A). De los niveles E, F, G y H sólo se tomó una muestra de conjunto dadas sus exiguas potencias. En todos los niveles se hallaron ejemplares de *H. australis* (morfo B *sensu* Aguirre y Farinati, 2000) y *H. parchappii*. La especie *H. conexa* no se registró. Por medio de un análisis de correspondencia efectuado sobre la matriz de datos obtenidos en el análisis discriminante de las especies actuales (capítulo 4), todas aquellas formas semejantes a *H. conexa* fueron ubicadas como *H. parchappii*. En cuanto a la variación de las dos especies a lo largo de la secuencia, se halló que *H. australis* estuvo presente en el nivel basal M y en los niveles superiores (D-A). Su abundancia se incrementó hacia el tope de la secuencia (Figura 24). Por otra parte, *H. parchappii* sólo se presentó en dominancia en los niveles intermedios de la secuencia (L-D) con abundancias fluctuantes.

La variación de talla a lo largo de la secuencia fue significativa de acuerdo con el test de Kruskal-Wallis ($H=63,6$; $p<0,0001$ para *H. australis* y $H=131,3$; $p<0,0001$ para *H. parchappii*). Estas diferencias sólo fueron debidas a las tallas menores presentes en el nivel B ($q=6,06-7,65$; $p<0,05$), no observándose diferencias en las tallas entre los demás niveles de la secuencia. En este sentido, las tallas de *H. australis* variaron entre $3,88\pm 1,48$ mm y $4,35\pm 1,93$ mm, mientras que las tallas de *H. parchappii* resultaron más pequeñas, variando entre $2,59\pm 1,28$ mm y $3,32\pm 1,60$ mm. La distribución de frecuencias de talla de *H. australis* presentó variaciones a lo largo de la secuencia (Figura 25). Mientras que resultó acampanada a levemente bimodal en el nivel basal (M), en los niveles superiores varió entre bimodal (niveles A y C), unimodal (nivel B) y polimodal (nivel D). Por otra parte, todas las distribuciones de *H. parchappii* resultaron bimodales, con un pico dominante hacia las tallas mayores.

El análisis tafonómico previamente llevado a cabo en esta secuencia (De Francesco y Zárate, 1999) indicó valores mayores de fragmentación en los niveles superiores (A-D) que en los niveles basales e intermedios (M-I). Los gasterópodos no presentaron marcas de abrasión, con excepción de unos pocos ejemplares de *H. australis* de los niveles superiores. La secuencia completa puede categorizarse como de preservación “buena”, con leves variaciones temporales.

DISCUSIÓN

En la secuencia de la desembocadura del río Quequén Grande se registran solamente dos especies de risoideos: *H. australis* y *H. parchappii*, que varían en abundancia y condición tafonómica en un gradiente temporal. La presencia exclusiva del morfo B de *H. australis* (*sensu* Aguirre y Farinati, 2000) sugiere un ambiente estuárico de características lénticas (véase capítulo 4). Se descarta la presencia de *H. conexa* debido a la ausencia de conchas morfométricamente asignables a esta especie.

La condición tafonómica de las conchas sugiere una preservación diferente para *H. australis* y *H. parchappii*. Mientras que en los niveles basales e intermedios, *H. parchappii* representaría concentraciones autóctonas depositadas en condiciones estuariales de baja energía, los niveles superiores en que domina *H. australis* sugieren una depositación y posterior retrabajo en un ambiente de mayor energía. Probablemente, los niveles superiores fueron depositados como consecuencia de la acción continua de las corrientes dentro

del estuario en los momentos en que éste presentaba su máxima conexión con el mar. El efecto de las mareas produciría una selección de tallas, lo que está avalado por las modas coincidentes de las distribuciones de talla en el nivel B para las dos especies como así por el mayor grado de fragmentación y abrasión obtenido aquí.

En los niveles basales e intermedios (L-D), *H. parchappii* resulta importante para interpretar las variaciones ambientales ocurridas entre los 6.800 y los *circa* 6.500 años AP debido fundamentalmente a que representa depósitos autóctonos. Con posterioridad a los 6.810 ± 90 años ^{14}C AP puede reconocerse un cambio brusco hacia condiciones de menor energía. Este descenso en la energía relativa del ambiente habría favorecido la acumulación gradual de *H. parchappii* en planos horizontales (nivel L; Figura 23). En este sentido, esta especie presentó la máxima abundancia en el nivel L, que contrastó con el escaso número presente en el nivel subyacente. Esta gran abundancia sería consecuencia de un momento favorable para el desarrollo y proliferación de *H. parchappii*, debido a su carácter de especie oportunista. La gran abundancia de esta especie registrada en el nivel L coincide con un cambio significativo desde condiciones netamente estuariales (niveles N-M) a un ambiente con circulación restringida (laguna estuarina) con mayor aporte dulceacuícola. Esto podría explicarse por la restricción del ingreso de agua salada desde el mar posiblemente mediante el desarrollo de barreras medanosas. En estas circunstancias *H. australis* no habría podido desarrollarse y, consecuentemente, el ambiente se habría vuelto favorable a *H. parchappii*. Además, la escasa abundancia obtenida en los niveles suprayacentes K, J, E, F, G y H indica condiciones ambientales adversas para *H. parchappii*. La brusca disminución de la abundancia de esta especie en el nivel K responde a condiciones de circulación más restringida, con menor oxigenación (cuerpo de agua estancado), según se infiere de la disminución granulométrica (limos areno-arcillosos) y el color oliva de los sedimentos (Figura 23) que habría impedido la proliferación de los caracoles. En los niveles J e I, si bien continúa la influencia dulceacuícola, el ambiente se caracteriza por un incremento en la energía, reflejado por un aporte sedimentario clástico de mayor granulometría. Este aumento en la tasa de sedimentación relativa se vincularía con episodios fluviales de inundación, lo que favorecería nuevamente la proliferación de *H. parchappii*, lo que se observa en el incremento de la abundancia de esta especie en el nivel I (Figura 24). Finalmente, en los niveles H, G, F y E el ambiente cambiaría nuevamente a condiciones de muy baja energía (disminución granulométrica), rematando en un ambiente de escasa circulación con decantación de arcillas en un medio poco oxigenado (colores oliva del sedimento), a lo que se vincularía la baja densidad de ejemplares. Estos cambios cíclicos en la abundancia de *H. parchappii* entre los 6.800 y los *circa* 6.500 años AP sugieren un ambiente léntico de salinidad variable, que habría estado sometido a regulares incrementos de su caudal como consecuencia de variaciones climáticas.

Por otra parte, la variación en la abundancia de *H. australis* en los niveles superiores de la secuencia respondería principalmente al grado de transporte sufrido previamente a la depositación. En este sentido los niveles C, B y A, con abundancias crecientes de *H. australis*, testimonian el predominio de la influencia marina en el estuario y condiciones de energía que se van incrementando hacia el tope de la secuencia (fragmentación moderada a alta). Estos depósitos con estratificación de playa se han asociado a

una estabilización del nivel del mar, correlacionable con el máximo transgresivo (Fasano *et al.*, 1987). Se trataría de playas internas dentro del estuario, de acuerdo con la naturaleza de los fósiles presentes.

Las tallas bimodales de *H. parchappii* coinciden con aquellas obtenidas en ambientes actuales (véase capítulo 3) y, por lo tanto, reflejan la estructura poblacional de esta especie en condiciones salobres. Se ha visto que en el canal de la Ea. Mar Chiquita las poblaciones de esta especie sometidas a salinidades altas (hasta 34‰) presentan curvas mensuales con gran dominancia de ejemplares juveniles, lo que se debe a la alta tasa reproductiva obtenida en este tipo de ambientes. Esto refleja una vez más el desarrollo de un ambiente lagunar sin conexión con el mar, con condiciones netamente salobres (producto de la evaporación en un ambiente con conchillas y sedimentos estuáricos) donde *H. parchappii* hallaría un ambiente favorable para su desarrollo entre los 6.800 y los circa 6.500 años AP. Probablemente, la ausencia de *H. conexa* en este período haya favorecido a su vez la proliferación de *H. parchappii* en zonas tan cercanas a la comunicación marina, lo que no ocurre actualmente.

CONCLUSIONES

- 1) En la secuencia de la desembocadura del río Quequén Grande se registran solamente dos especies del género *Heleobia*: *H. australis* morfo B y *H. parchappii*, no registrándose la presencia de *H. conexa*.
- 2) Las dos especies presentan una preservación diferente a lo largo de la secuencia. Mientras que en los niveles basales e intermedios, *H. parchappii* indica concentraciones autóctonas depositadas en condiciones estuariales de baja energía (laguna estuarina), en los niveles superiores el dominio de *H. australis* sería consecuencia de un ambiente de mayor energía.
- 3) El ambiente estuárico se inicia con posterioridad a los 6.800 años ¹⁴C AP. Entre esta fecha y los circa 6.500 años AP se desarrolla un ambiente léntico de salinidad variable, que habría estado sometido a regulares incrementos del caudal aportado al cuerpo estuárico.
- 4) Entre los 6.500 y los circa 5.300 años ¹⁴C AP se registra la máxima influencia marina en el estuario que es correlacionable con el máximo transgresivo del Holoceno.
- 5) *H. parchappii* ocupaba durante el Holoceno ambientes salobres cercanos a la costa, en zonas donde actualmente habita *H. conexa*.

Figura 23. Descripción litológica de la secuencia de la desembocadura del río Quequén Grande.

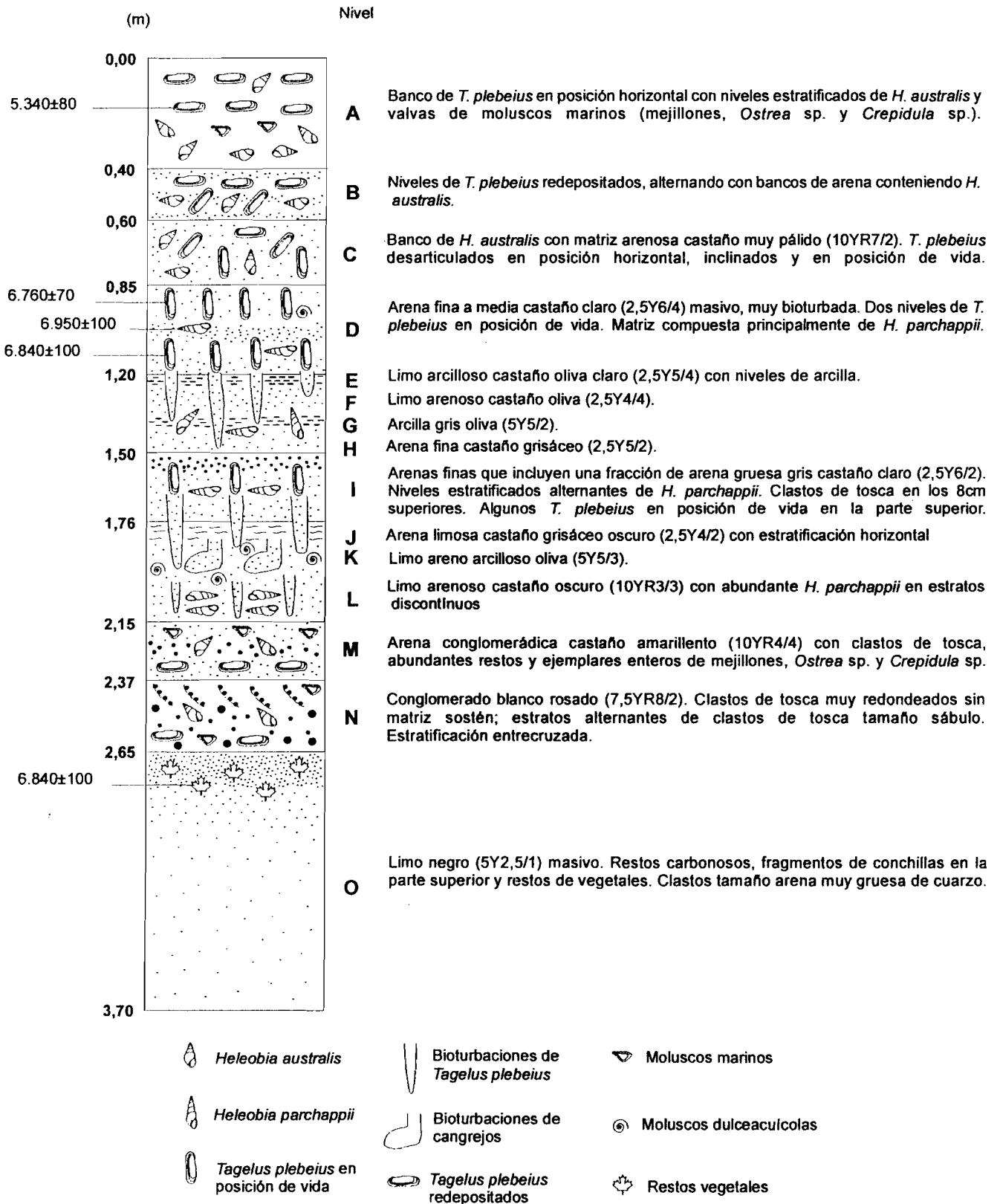


Figura 24. Abundancia de *H. australis* (negro) y *H. parchappii* (blanco) en el perfil desembocadura del río Quequén Grande (véase la Fig. 23 para las referencias estratigráficas).

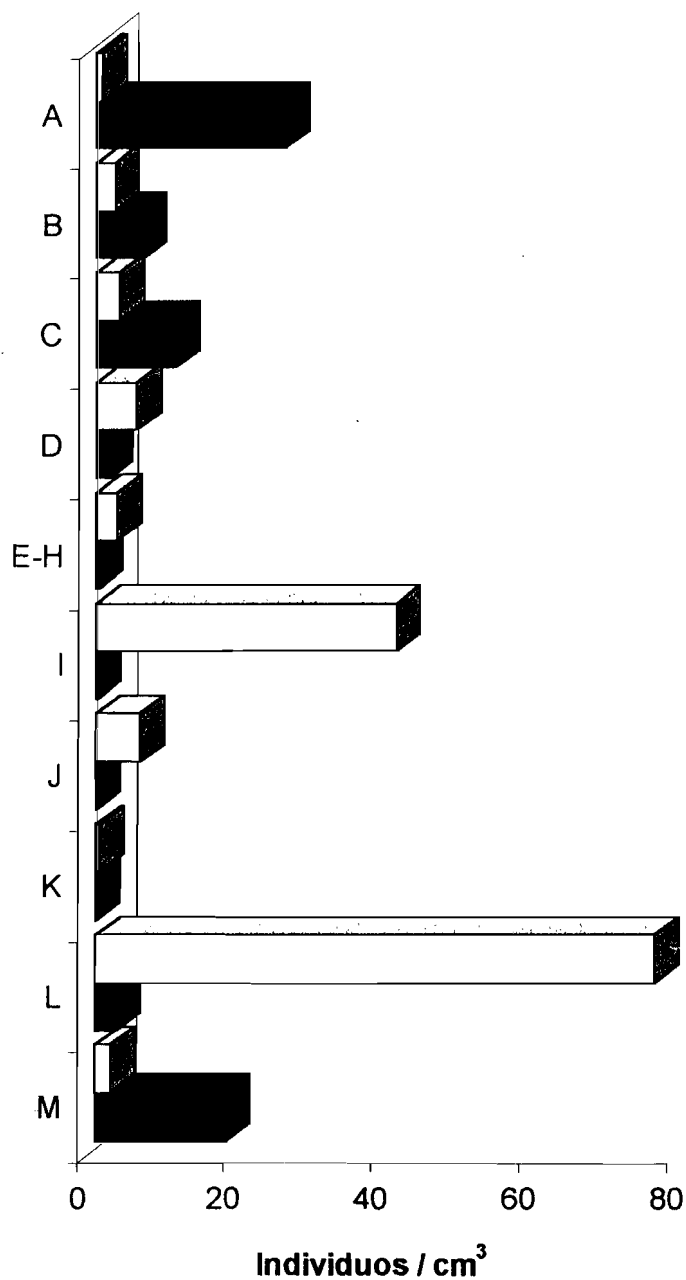
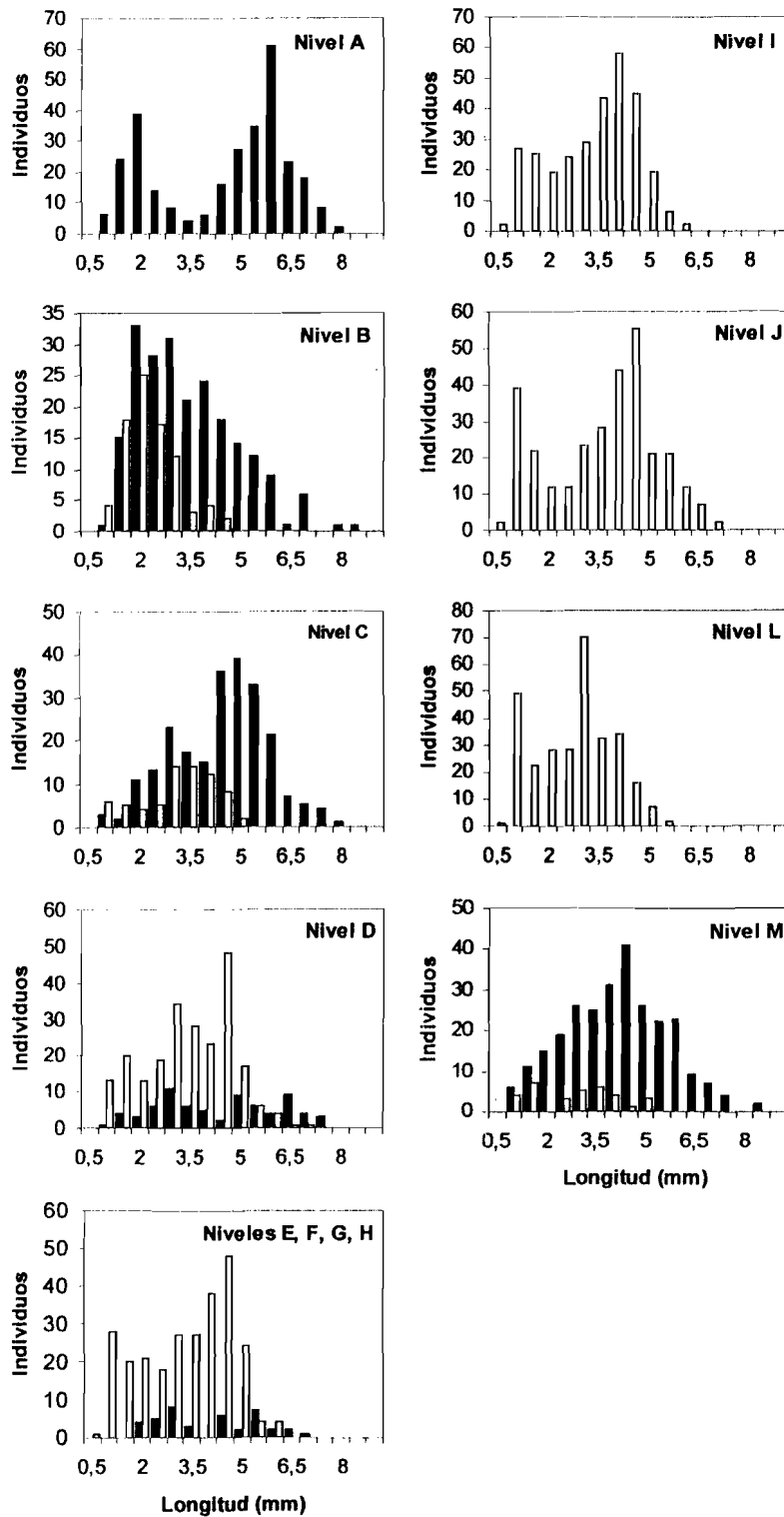


Figura 25. Distribuciones de frecuencias de talla de *H. australis* (negro) y *H. parchappii* (blanco) en el perfil desembocadura del río Quequén Grande (véase Fig. 23 para las referencias estratigráficas).



PERFIL DESEMBOCADURA DEL ARROYO LA BALLENERA (6.790±90 – 4.120±60 AÑOS ¹⁴C A. P.)

INTRODUCCIÓN

La secuencia aflora en la margen izquierda del arroyo La Ballenera, cerca de su desembocadura en las proximidades de la ciudad de Miramar (38°19'S y 57°56'W). Tiene una potencia de 3,15 m y presenta niveles con concentraciones variables de *H. australis* y *H. parchappii*. En esta secuencia se han llevado a cabo estudios palinológicos (Stutz *et al.*, 1999; Stutz, 2000), geológicos (Isla y Espinosa, 1998) y de diatomeas y moluscos (Espinosa *et al.*, *en prensa*) que determinaron la naturaleza estuárica de los sedimentos en vinculación con procesos relacionados con las variaciones del nivel del mar. Se efectuaron tres dataciones radiocarbónicas, que indicaron una edad acotada entre 6.790±90 años ¹⁴C AP en la base y 4.120±60 años ¹⁴C AP en el tope, con una edad intermedia de 6.120±90 años ¹⁴C AP.

La secuencia ha sido interpretada como la colmatación de un pequeño estuario (Isla y Espinosa, 1998; Stutz *et al.*, 1999), representado por tres fases evolutivas correspondientes a tres ambientes diferentes (Espinosa *et al.*, *en prensa*). La primera fase se desarrolla entre los 6.790 y los 6.120 años ¹⁴C y se caracteriza por el inicio y máximo desarrollo del estuario en relación con un aumento del nivel del mar. En este período se registra la máxima influencia marina. Entre los 6.120 y los *circa* 4.800 años ¹⁴C AP se establece un ambiente de laguna estuarina, de manera similar a lo que ocurre en otros ambientes cercanos (Las Brusquitas; Espinosa, 1998). Finalmente, entre los 4.800 y los 4.120±60 años ¹⁴C AP el ambiente evoluciona hacia una marisma (Espinosa *et al.*, *en prensa*).

RESULTADOS

Se tomaron muestras de 18 niveles estratigráficos definidos sobre la base de la litología (A-R; Figura 26). En todos los niveles se hallaron ejemplares de *H. parchappii* con abundancias variables entre 4 y 92 individuos por cm³ (Figura 27). Solamente se hallaron ejemplares de *H. australis* (morfo B *sensu* Aguirre y Farinati, 2000) en los niveles K, L y M con abundancias fluctuantes entre 0,6 y 7,7 ind/cm³. Al igual que en la secuencia de Quequén Grande, la especie *H. conexa* no se registró. El análisis de correspondencia ubicó a todas aquellas formas semejantes a *H. conexa* como *H. parchappii*. La abundancia de ambas especies fue máxima en los niveles L y M (Figura 27). *H. parchappii* presentó abundancias altas en los niveles D y E (Figura 27). Con excepción de los niveles intermedios (O-H), todos los demás presentaron ejemplares de los caracoles pulmonados *Biomphalaria peregrina* y *Succinea meridionalis*.

Las tallas de *H. parchappii* fueron muy pequeñas variando entre 0,66±0,33 mm y 2,88±1,01 mm. Esta variación de talla a lo largo de la secuencia fue significativa de acuerdo con el test de Kruskal-Wallis (H=154,0; p<0,0001). Las comparaciones *a posteriori* mediante el test de Tukey no paramétrico (Zar, 1984) indicaron tallas significativamente mayores para los caracoles del nivel K (q=5-9,65; p<0,05). Por otra

parte, los niveles superiores A-H presentaron tallas mayores que los niveles intermedios y basales I a R ($q=4,56-5,98$; $p<0,05$). Por otra parte, la forma de las distribuciones de frecuencias de talla no presentó variaciones a lo largo de la secuencia (Figura 28). Todas se caracterizaron por presentar una moda significativa hacia las tallas pequeñas y, en algunas, se observó una moda menor hacia las tallas mayores. Las tallas de *H. australis* fueron también pequeñas en comparación con las obtenidas en la desembocadura del río Quequén Grande (las distribuciones no fueron graficadas debido a la escasa representatividad de esta especie en la secuencia) presentando valores de $3,61\pm 0,66$ mm.

La condición tafonómica de las conchas se categorizó como “buena”, presentando valores muy bajos de fragmentación y abrasión. Las conchas más abradidas correspondieron a aquéllas de *H. australis* de los niveles L y M.

DISCUSIÓN

En la secuencia de la desembocadura del arroyo La Ballenera (al igual que en Vanoli) se registran dos especies del género *Heleobia*: *H. australis* y *H. parchappii*. Solamente el morfo B (*sensu* Aguirre y Farinati, 2000) de la primera especie está presente. Esto sugiere el desarrollo de un ambiente estuárico de características lénticas (véase capítulo 4).

La condición tafonómica de las conchas de *H. parchappii* fue muy semejante a lo largo de la secuencia, presentando un grado muy bajo de fragmentación y abrasión, lo que sugiere el desarrollo de concentraciones autóctonas de esta especie. Por otra parte, el mayor grado de desgaste observado en las conchas de *H. australis*, junto con su escasa representatividad en la secuencia (sólo está presente en tres niveles) sugiere la aloctonía del material presente. Esta especie sólo se presenta en abundancia en los niveles L y M, que constituyen los niveles más densos de toda la secuencia. Probablemente, estos niveles correspondan a condiciones energéticas mayores que el resto de la secuencia (episodios de tormenta) y estarían indicando un transporte hacia dentro del estuario desde los sitios más cercanos a la desembocadura. Estos niveles, datados en 6.120 ± 90 años ^{14}C A.P, representan la máxima influencia marina dentro del estuario.

Las distribuciones de frecuencias de talla de *H. parchappii* obtenidas, con gran dominancia de ejemplares juveniles, reflejan la estructura poblacional de esta especie en condiciones salobres (véase capítulo 3), debido a la alta tasa reproductiva obtenida en este tipo de ambientes. Esto refleja, al igual que para el perfil de la desembocadura del río Quequén Grande, el desarrollo de un ambiente lagunar sin conexión con el mar, con condiciones netamente salobres, lo que está avalado por la presencia de diatomeas marino-salobres (Espinosa *et al.*, *en prensa*). Las tallas mayores presentes en los niveles superiores responderían a condiciones ambientales más favorables, que podrían estar relacionadas con la menor energía relativa presente en la marisma.

En relación con la reconstrucción paleoambiental de esta secuencia puede establecerse el inicio del ambiente estuárico con posterioridad a los 6.790 ± 90 años. La presencia de *H. parchappii* junto con *Biomphalaria peregrina* en estos niveles indica el establecimiento de un ambiente dulceacuícola a levemente salobre. De manera similar a *H. parchappii*, *B. peregrina* es capaz de tolerar salinidades algo

elevadas (Rumi, 1991). Esta especie se distribuye preferentemente en ambientes lénticos, como lagunas y estanques dominados por vegetación acuática (Rumi, 1991; Landoni, 1992). El estuario continúa desarrollándose hasta alcanzar su máxima influencia marina a los 6.120 ± 90 años ^{14}C A.P, de acuerdo con la presencia de *H. australis*. Hacia los *circa* 4.800 años ^{14}C AP, se produce un cambio en la composición malacológica, caracterizado por la desaparición de *H. australis* y la dominancia de *H. parchappii*, lo que sugiere un aislamiento del mar con la consecuente reducción del efecto de mareas. La gran abundancia de *H. parchappii* con grado bajo de fragmentación a los 4.120 años ^{14}C AP sugiere un ambiente con circulación restringida. El incremento de *S. meridionalis* junto con la presencia de polen de Chenopodiinae indican el desarrollo de una marisma para este momento. Actualmente, *S. meridionalis* habita a lo largo de todo el año en la marisma de la laguna costera Mar Chiquita sobre plantas de *Spartina densiflora* (observación personal).

Basados en los porcentajes de elementos marinos (dinoflagelados y acritarcos), Stutz *et al.* (1999) concluyeron que la “máxima influencia marina” ocurrió entre 4.700 y 4.120 años ^{14}C AP. Los resultados obtenidos aquí contradicen dicha afirmación, lo que se debe a un error en la interpretación que los autores hicieron de los cambios paleoambientales (Stutz, comunicación personal). Ellos se refirieron a la máxima influencia marina en el estuario como aquella en la que se desarrolló la vegetación más halófila, que tuvo lugar entre 4.700 y 4.120 años ^{14}C AP. Sin embargo, el desarrollo de la marisma se relaciona con un momento de regresión marina, que tuvo lugar con posterioridad al máximo transgresivo. Estas diferencias se deben a las variaciones en las tasas de desarrollo de los distintos organismos. Las diatomeas y los moluscos habitan en el cuerpo de agua y responden rápidamente a cambios en las condiciones físicas o químicas. En especial, los gasterópodos oportunistas (como *Heleobia* spp.) desarrollan poblaciones en tiempos muy breves (véase capítulo 3). En cambio, la vegetación de marisma necesita un sustrato estable y, por lo tanto, un tiempo mayor para su desarrollo. En un análisis multidisciplinario realizado con posterioridad, se pudo constatar la coincidencia de los tres indicadores y ajustar mejor la interpretación paleoambiental de esta secuencia (véase Stutz *et al.*, 2002).

CONCLUSIONES

- 1) En la secuencia de la desembocadura del arroyo La Ballenera se registran solamente dos especies del género *Heleobia*: *H. australis* morfo B y *H. parchappii*, no registrándose la presencia de *H. conexa*. *H. australis* se encuentra muy poco representada en la secuencia, en comparación con la gran abundancia de *H. parchappii* presente en todos los niveles.
- 2) *H. parchappii* representaría concentraciones autóctonas depositadas en condiciones estuariales de baja energía, mientras que los escasos ejemplares de *H. australis* presentes en los niveles intermedios habrían sido transportados desde zonas cercanas a la boca del estuario en un ambiente de mayor energía.
- 3) El ambiente estuárico se inicia con posterioridad a los 6.790 años ^{14}C AP y continúa desarrollándose hasta alcanzar su máxima influencia marina entre los 6.120 años ^{14}C AP y los *circa* 4.800 años ^{14}C AP. Con posterioridad a esta fecha, se desarrolla un ambiente léntico de salinidad variable (aunque menor a

la obtenida en el perfil de la desembocadura del río Quequén Grande), que evoluciona hacia un ambiente de marisma.

- 4) *H. parchappii* se presenta en ambientes salobres cercanos a la costa, acompañada por *Biomphalaria peregrina*, en zonas donde actualmente habita *H. conexa*.

Figura 26. Descripción litológica de la secuencia de la desembocadura del arroyo La Ballenera. Para las referencias véase la Figura 23

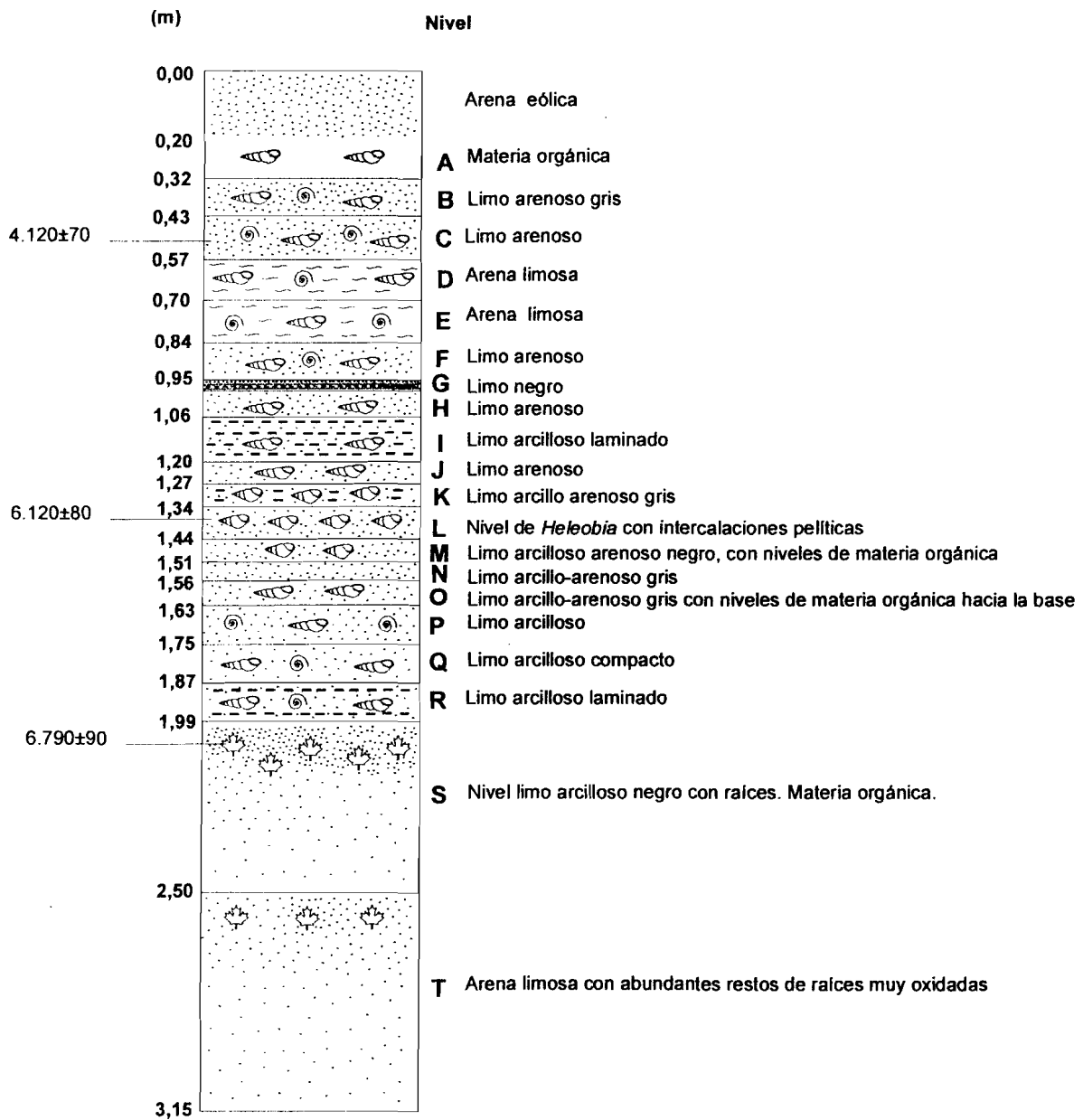


Figura 27. Abundancia de *H. australis* (negro) y *H. parchappii* (blanco) en el perfil arroyo La Ballenera (véase la Fig. 26 para las referencias estratigráficas).

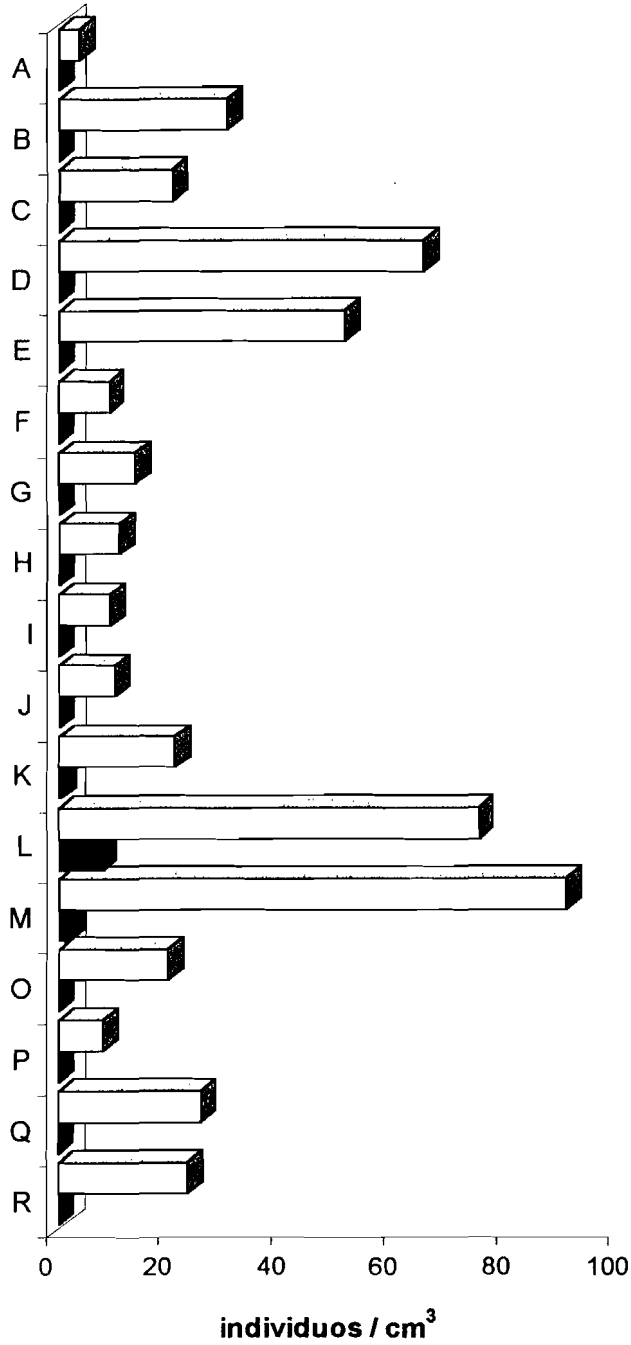
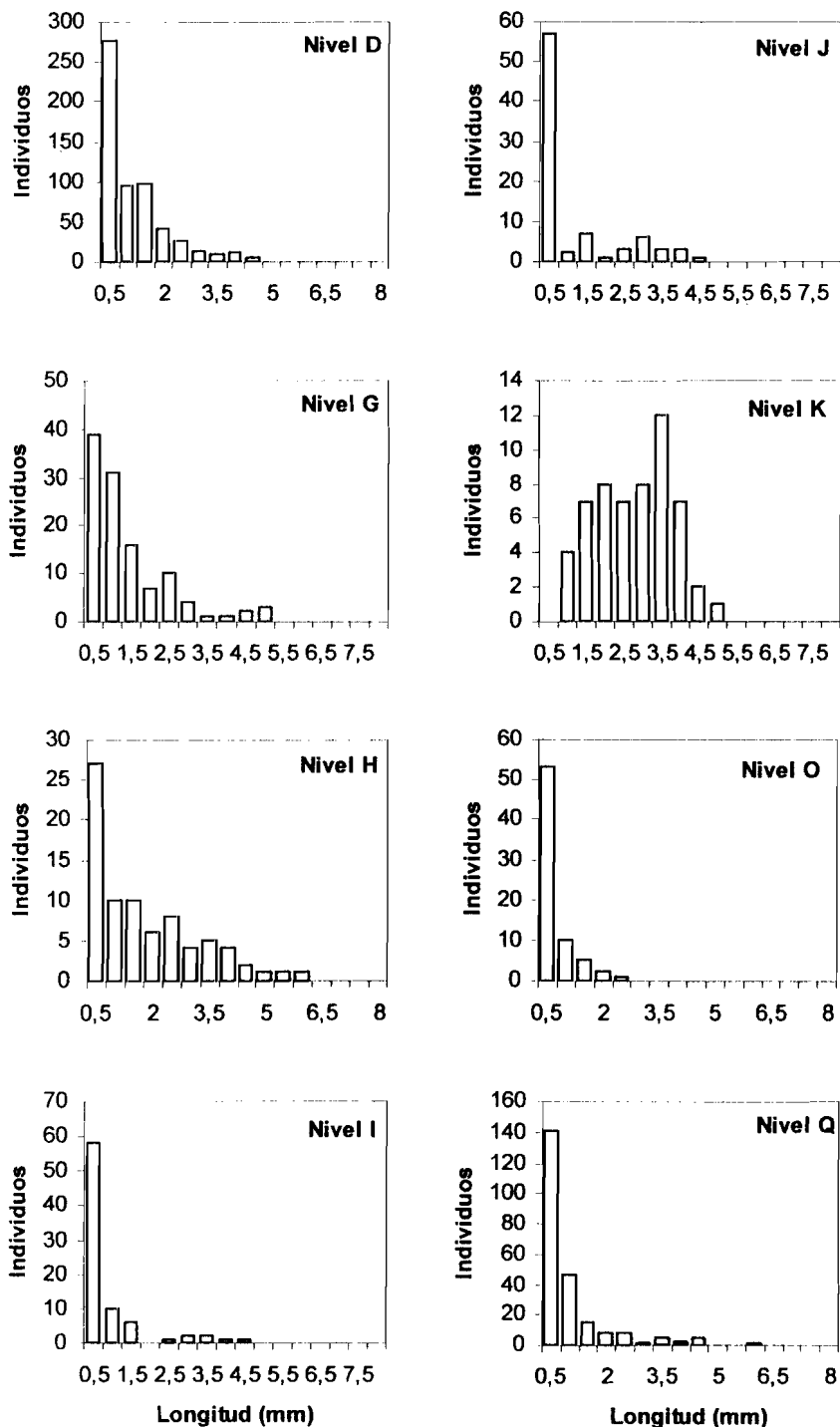


Figura 28. Distribuciones de frecuencias de talla de *H. parchappii* en el perfil desembocadura del arroyo La Ballenera. Debido a la gran similitud existente, sólo se grafican niveles representativos (véase la Fig. 26 para las referencias estratigráficas).



PERFIL PUNTA HERMENGO (6.680±136 – 2.690±60 AÑOS ¹⁴C A. P.)

INTRODUCCIÓN

La secuencia aflora en un acantilado bajo en las proximidades de la ciudad de Miramar (Figura 2), a unos 200 m hacia el sur del actual muelle de pesca (38°17'30''S; 57°50'07''W). Esta secuencia estratigráfica ha sido objeto de la atención de numerosos estudiosos del Cuaternario desde principios del siglo pasado, debido fundamentalmente a la supuesta existencia de yacimientos vinculados con el hombre (Torres y Ameghino, 1913; Ameghino, 1918). Se han llevado a cabo estudios estratigráficos y micropaleontológicos (diatomeas) (Frenguelli, 1921, 1945a b; Espinosa *et al.*, 1984; Espinosa, 1998, 2001; Isla *et al.*, 1986), como así una descripción cualitativa de los invertebrados y vertebrados presentes (Frenguelli, 1945; Fidalgo y Tonni, 1983; Figini *et al.*, 1999). Entre los invertebrados, se mencionan los gasterópodos *H. parchappii*, *Biomphalaria peregrina* y *Lymnaea columella* como así restos fragmentados de bivalvos marinos y estuáricos: *Mytilus platensis*, *Brachidontes rodriguezii* y *Tagelus plebeius* (Fidalgo y Tonni, 1983; Figini *et al.*, 1999). Frenguelli (1945b) menciona también a *H. australis*, *Physa rivalis*, *Succinea meridionalis*, *Succinea parchappii* y *Ostrea spreta*, lo que no ha sido revalidado por los autores que trabajaron posteriormente en este mismo perfil. Se han llevado a cabo análisis de las variaciones en la composición isotópica del oxígeno y del carbono en las conchas de *H. parchappii* (Aristegui *et al.*, 2001).

Las dataciones radiocarbónicas efectuadas (Fidalgo y Tonni, 1983; Figini *et al.*, 1999) indicaron una edad acotada entre 6.680±136 años ¹⁴C AP en la base (LP-87: datación efectuada sobre *H. parchappii*) y 2.690±60-2.860±60 años ¹⁴C AP (LP-1115: materia orgánica y LP-1116: carbonatos, respectivamente) en el tope. Estas edades muestran un orden estratigráfico coherente con la obtenida a partir de carbonatos cerca del tope de la secuencia: 3.395±107 años ¹⁴C AP (LP-86). La secuencia representa la colmatación de un pequeño cuerpo de aguas tranquilas con una débil conexión con el mar, que se habría originado a partir del relleno de un canal de mareas (Espinosa, 2001).

RESULTADOS

De los 12 niveles estratigráficos definidos por Espinosa *et al.* (1984) a partir de la litología (Figura 29) sólo se muestrearon 10 (niveles B al K). El nivel A no fue hallado en la secuencia probablemente como consecuencia de un proceso de erosión reciente. De los niveles D y H se tomaron dos submuestras (D1-D2 y H1-H2, respectivamente) debido a que los caracoles se presentan en dos niveles discontinuos. De igual manera, en el nivel I se tomaron tres submuestras (I1, I2 e I3). En todos los niveles se hallaron ejemplares de *H. parchappii*. No se registró *H. australis* ni *H. conexa*. Algunas conchas cuya morfología se asemejaba a la de esta última especie fueron contrastadas morfométricamente con la matriz obtenida para los ejemplares actuales de ambos ambientes (capítulo 4). El análisis de correspondencia ubicó a estas conchas

en la especie *H. parchappii*. Se hallaron en la base de la secuencia algunos ejemplares de *B. peregrina*. Sin embargo, en el resto de los niveles sólo se presentaron niveles monotípicos de *H. parchappii*.

Esta especie presentó su máxima abundancia en los niveles H e I (entre 38 y 99 individuos por cm³; Figura 30). En los niveles superiores (G-B) su abundancia fue muy baja (1,85-11,10 individuos por cm³) observándose una tendencia creciente hacia el tope (Figura 30). En el nivel basal J no se obtuvo ningún gasterópodo.

Las tallas de *H. parchappii* fueron muy pequeñas variando entre 0,97±0,70 mm y 2,39±1,60 mm. Esta variación de talla a lo largo de la secuencia fue significativa de acuerdo con el test de Kruskal-Wallis (H=52,9; p<0,0001). Las comparaciones *a posteriori* mediante el test de Tukey no paramétrico (Zar, 1984) indicaron tallas significativamente mayores para los caracoles de los niveles basales F-J (q=4,53-5,32; p<0,05). Por otra parte, la forma de las distribuciones de frecuencias de talla no presentó variaciones a lo largo de la secuencia (Figura 31). Todas se caracterizaron por presentar distribuciones bimodales con una moda mayor hacia las tallas pequeñas.

El análisis tafonómico indicó valores semejantes y bajos de fragmentación y ausencia de abrasión en todos los niveles muestreados. La secuencia completa puede categorizarse como de preservación "buena".

DISCUSIÓN

En la secuencia de Punta Hermengo, la única especie del género *Heleobia* presente es *H. parchappii*, lo que coincide con los hallazgos de Fidalgo y Tonni (1983) y Figini *et al.* (1999). Sin embargo, no concuerda con los datos obtenidos por Frenguelli (1945a b) quien menciona también la presencia de *H. australis*. Por otra parte, en el presente estudio tampoco se hallaron valvas de pelecípodos de filiación marino-estuarina (*e. g.* *Mytilus platensis*, *Brachidontes rodriguezii* y *Tagelus plebeius*) como se menciona en los trabajos previos. Probablemente, la erosión costera (evidenciada por la eliminación del nivel A de la secuencia) haya desgastado la secuencia, eliminando los registros próximos a la costa que manifestaban el carácter estuarino de dicha secuencia. De acuerdo con los escasos ejemplares de *H. australis* hallados en la secuencia de la desembocadura del arroyo La Ballenera, interpretados como concentraciones depositadas por eventos de tormenta (véase capítulo 6), es posible que en Punta Hermengo, esta especie también haya estado presente pero, debido a la menor energía relativa del ambiente, su presencia sólo quedaría registrada en las secuencias más cercanas a la costa, hoy erosionadas.

De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente estudio, la secuencia representaría el desarrollo de un ambiente de muy baja salinidad o con relativa salinidad pero sin influencia de la acción de las mareas.

La condición tafonómica de las conchas de *H. parchappii* fue muy semejante a lo largo de la secuencia, presentando un grado muy bajo de fragmentación y abrasión, lo que sugiere el desarrollo de concentraciones autóctonas de esta especie y evidencian el carácter de ambiente de baja energía (léntico) inferido en reconstrucciones previas de este perfil (Espinosa, 2001).

Las distribuciones de frecuencias de talla de *H. parchappii* presentan diferencias en la estructura a lo largo de la secuencia. Pueden reconocerse dos etapas caracterizadas por marcadas diferencias de talla. La primera de ellas, que abarca desde la base de la secuencia hasta aproximadamente los 3.395 ± 107 años ^{14}C AP (nivel F) presenta tallas mayores que la parte superior de la secuencia. Esto es correlacionable con diferencias litológicas, ya que a partir de los 3.395 ± 107 años ^{14}C AP la secuencia se hace más arenosa, más carbonática y de colores blancos (Espinosa, 2001). Estas diferencias se interpretan en términos de condiciones ambientales más favorables para el desarrollo de las poblaciones de *H. parchappii* entre los 6.680 ± 107 años ^{14}C AP y los 3.395 ± 107 años ^{14}C AP, en coincidencia con el desarrollo del ambiente lagunar. Las tallas menores presentes en la parte superior de la secuencia podrían responder a condiciones de mayor salinidad en relación con la reducción del cuerpo de agua, posiblemente como consecuencia de un incremento en la tasa de evaporación. Esta interpretación está avalada por el incremento de diatomeas polihalobias hacia la parte superior de la secuencia (Espinosa, 2001).

CONCLUSIONES

- 1) En la secuencia de Punta Hermengo sólo se registra *H. parchappii*, no hallándose presente las otras dos especies del género *Heleobia* comunes en ambientes estuáricos.
- 2) *H. parchappii* indica concentraciones autóctonas depositadas en condiciones estuariales de baja energía.
- 3) La secuencia representa la colmatación de un ambiente lagunar de muy baja energía que tuvo su máximo desarrollo entre los 6.680 y los 3.395 años ^{14}C AP. A partir de los 3.395 años ^{14}C AP, el ambiente comenzó a reducirse (menor profundidad) hasta desaparecer hacia el tope de la secuencia (circa 2.800 años ^{14}C AP).

Figura 29. Descripción litológica de la secuencia Punta Hermengo. Para las referencias véase la Figura 23

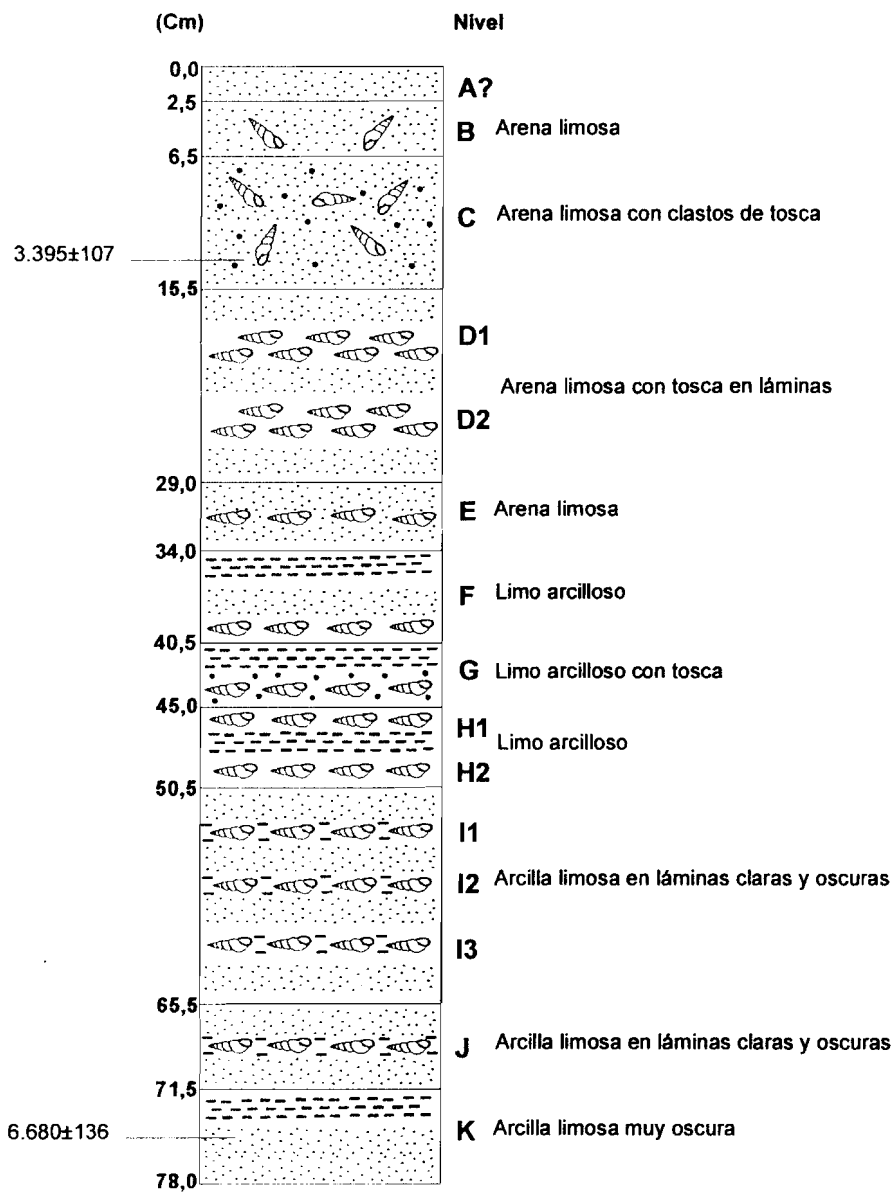


Figura 30. Abundancia de *H. parchappii* en el perfil Punta Hermengo (véase Fig. 27 para las referencias estratigráficas de cada nivel).

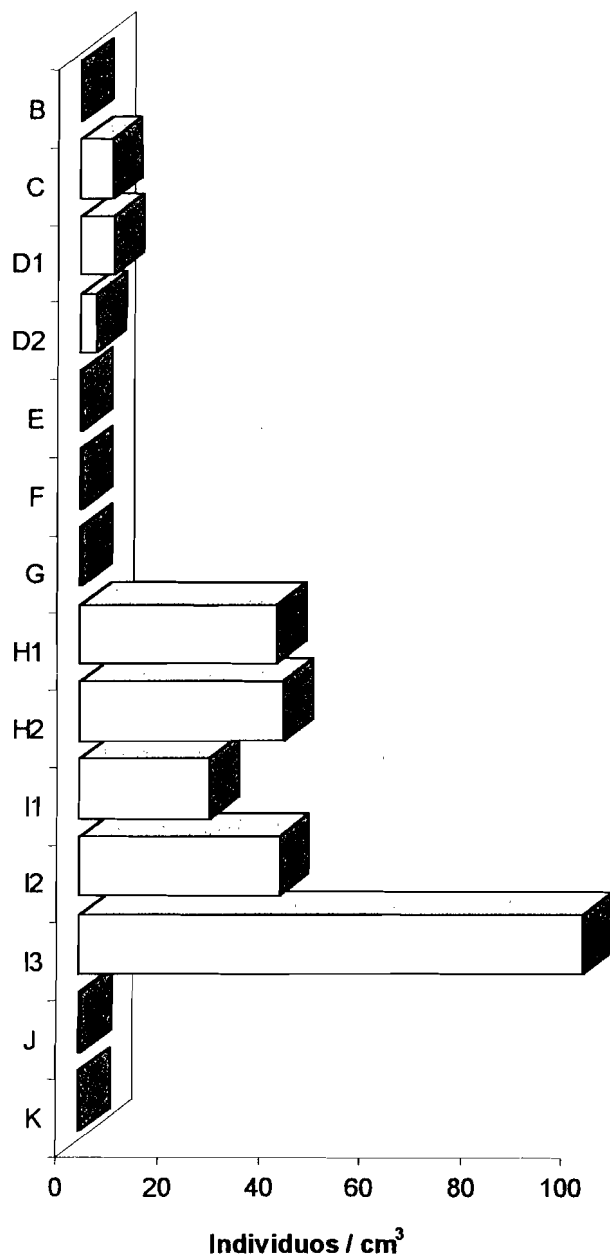
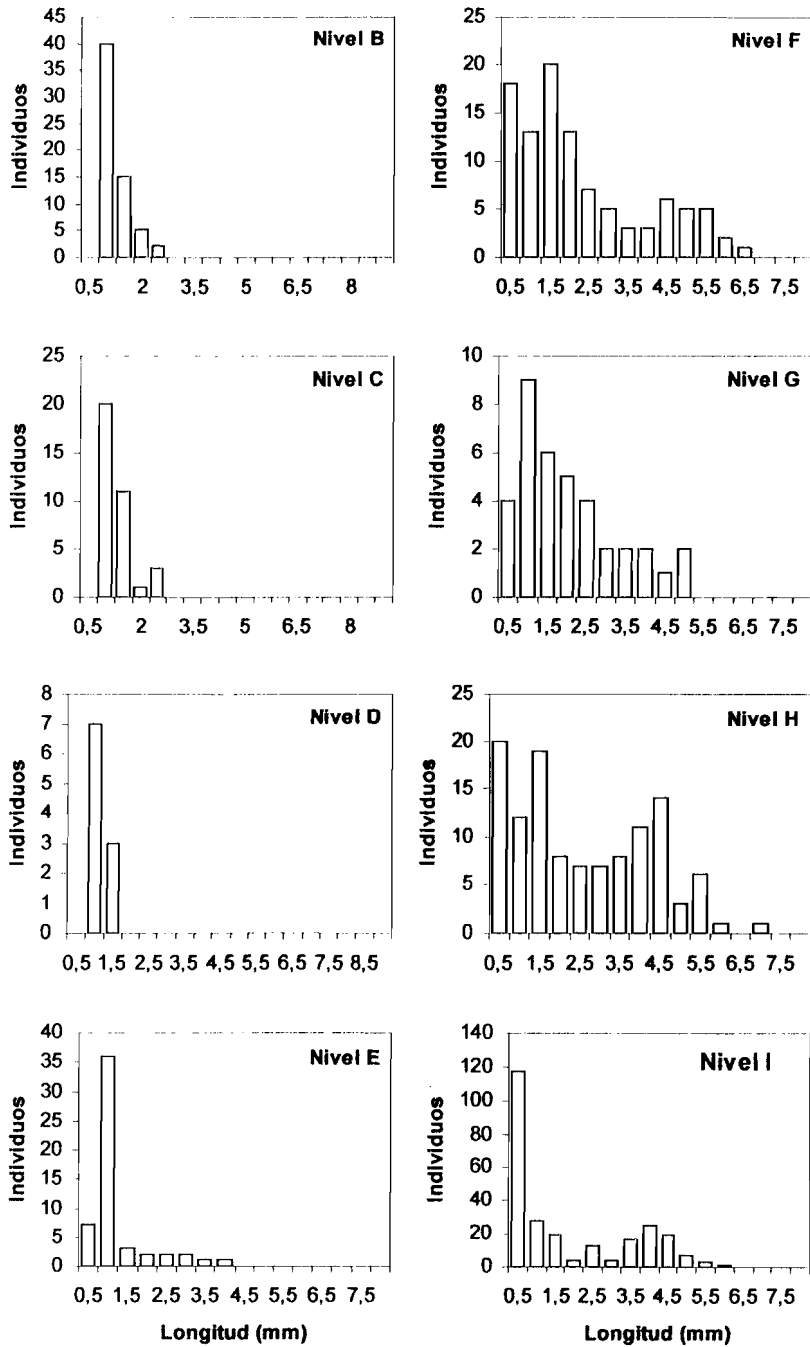


Figura 31. Distribuciones de frecuencias de talla de *H. parchappii* en el perfil Punta Hermengo (véase la Fig. 26 para las referencias estratigráficas).



DISCUSIÓN GENERAL

El análisis de las poblaciones actuales de *Heleobia* en la laguna Mar Chiquita y el estuario del río Quequén Grande junto con el análisis paleoecológico de las secuencias holocenas de la desembocadura del río Quequén Grande, desembocadura del arroyo La Ballenera y Punta Hermengo permitieron reconocer patrones de variación en la distribución espacial y en la morfología de las tres especies a lo largo del tiempo. Las diferencias observadas brindaron datos clave para evaluar el significado paleobiológico de las acumulaciones de *Heleobia* y reconstruir de una manera precisa, en conjunto con otros indicadores (polen, diatomeas, ostrácodos, sedimentos), la evolución ambiental del sudeste de la provincia de Buenos Aires durante el último ciclo transgresivo-regresivo.

Las inferencias paleoambientales estuvieron sujetas a tres factores limitantes que impidieron el ajuste de una función de transferencia a partir de los datos obtenidos en los ambientes actuales del sudeste bonaerense: 1) Las especies de *Heleobia* presentaron una gran plasticidad fenotípica y ecológica en una escala local y regional; 2) Las condiciones ambientales fueron muy diferentes a las actuales durante el Holoceno, originando hábitats con características únicas sin análogos modernos y 3) algunas distribuciones de las especies de *Heleobia* fueron diferentes a las que se registran actualmente en los ambientes estuáricos analizados en el sudeste bonaerense.

Una de las principales diferencias entre las *Heleobia* holocenas y actuales radica en el número de especies presente. Mientras que en los ambientes costeros del sudeste bonaerense habitan tres especies (*H. australis*, *H. conexa* y *H. parchappii*) solamente dos de ellas se encuentran representadas en el Holoceno de la misma área (*H. australis* y *H. parchappii*). Las menciones de *H. conexa* realizadas por Dangavs (1983), Violante (1992) y Violante y Parker (1992) en el centro-este de la provincia de Buenos Aires se ponen en duda dado que los autores no llevaron a cabo un análisis morfométrico de detalle, pudiendo corresponder las formas observadas al morfo A de *H. australis*. Esta distribución parece puntual, no se reconoce en otras secuencias fósiles y las determinaciones no están basadas en análisis morfométricos.

La ausencia de *H. conexa* podría responder a causas muy diferentes de las cuales no se tienen evidencias al presente. Una posibilidad es que la especie se haya originado con posterioridad a los *circa* 2.500 años ¹⁴C AP, que es el límite temporal de las secuencias estudiadas en la presente contribución. Otra posibilidad es que *H. conexa* constituya en la actualidad un morfo de *H. parchappii* adaptado al ambiente albuférico (no representado en el Holoceno), a partir de donde se habría dispersado hacia otros ambientes en época reciente. Esto implicaría un incremento de nichos ecológicos a lo largo del Holoceno lo que podría estar relacionado con la aparición de organismos bioingenieros como *F. enigmaticus* (véase Schwindt, 2001) que le brindarían refugio y alimento, favoreciendo su dispersión y el desarrollo de morfologías distintas. Esta alternativa se dilucidaría con estudios genéticos, que se hallan actualmente en realización. Una tercera posibilidad es que la morfología de *H. conexa* haya variado durante el Holoceno, asemejándose más que en la actualidad a alguna de las otras dos especies representadas, lo que impediría su reconocimiento. Finalmente, no debe descartarse la posibilidad de que *H. conexa* provenga de ambientes ubicados geográficamente más al norte de su distribución actual, de donde habría migrado recientemente.

Para ello, se debería constatar la validez de la especie *H. conexa* y evaluar las diferencias presentes con especies descritas en ambientes semejantes de Uruguay y Brasil como *H. charruana*.

H. parchappii es la especie holocena más abundante junto con *H. australis* en las secuencias estuáricas de la costa bonaerense (véase Frenguelli, 1921, 1928, 1945b; Aguirre 1990; Farinati y Zavala, 1995; De Francesco y Zárate, 1999), dando lugar a extensos depósitos generalmente monoespecíficos. Durante muchos años, las conchas presentes en estos niveles fueron consideradas como material alóctono debido a la condición de especie dulceacuícola asignada a esta especie. Sin embargo, Bonadonna *et al.* (1995) observaron que presentaban valores relativamente elevados de composición isotópica del carbono ($\delta^{13}\text{C}\text{‰}$) y del oxígeno ($\delta^{18}\text{O}\text{‰}$), lo que interpretaron como una adaptación local a pequeños cuerpos lagunares sujetos a amplias variaciones de salinidad como consecuencia de la evaporación. Por otra parte, la excelente preservación de las conchas sugiere en la mayoría de los casos un origen autóctono para estos depósitos (Farinati y Zavala, 1995; De Francesco y Zárate, 1999; capítulos 5, 6 y 7). A partir del hallazgo de poblaciones de esta especie en salinidades de hasta 34‰ en el canal de la Estancia Mar Chiquita (capítulos 2 y 3) se confirma el carácter de especie dulceacuícola-salobre sugerido por Bonadonna *et al.* (1995) y se concluye que los niveles de esta especie presentes en las secuencias estuáricas del sudeste bonaerense representan concentraciones autóctonas depositadas en ambientes con salinidad variable. Probablemente, barreras medanosas impidieron el ingreso directo del agua de mar, dando lugar a pequeñas lagunas salobres donde *H. parchappii* habría encontrado un ambiente propicio para su desarrollo. Estas lagunas habrían sido muy pequeñas y habrían estado sometidas a variaciones en el aporte de agua dulce (evidenciado por los cambios en la abundancia) posiblemente como consecuencia de las variaciones en las precipitaciones que tuvieron lugar en la región pampeana durante el Holoceno (véase Prieto, 1996, 2000). Kerlleñevich (1989) relacionó los cambios en la abundancia de *H. parchappii* con la alternancia de ciclos cálidos y fríos. Probablemente, la alternancia de concentraciones de *H. parchappii* en las lagunas de la Pampa Deprimida obedece a las grandes fluctuaciones de salinidad inducidas por sequías e inundaciones.

H. parchappii se presenta también en secuencias continentales holocenas de la provincia de Buenos Aires, asociada con gasterópodos de agua dulce y terrestres como *Chilina parchappii*, *Biomphalaria peregrina*, *B. tenagophila*, *Lymnaea viatrix*, *Pomacea canaliculata* y *Succinea meridionalis* entre otros (véase Frenguelli, 1945a b; De Francesco y Prieto, 1999; Zárate *et al.*, 1995, 2000). En los sedimentos estuáricos sincrónicos se presenta generalmente sola o eventualmente acompañada de *B. peregrina* o *S. meridionalis*. En ambos tipos de depósitos, *H. parchappii* tiene una morfología similar, que no se diferencia significativamente de la morfología exhibida en los ambientes actuales de la misma área (capítulo 4). Estas evidencias indican la ausencia de una significativa plasticidad fenotípica en esta especie en una escala espacial y temporal, no correlacionable con la marcada plasticidad ecológica observada. Esto tiene implicancias negativas para su utilización como especie bioindicadora de condiciones ambientales del pasado. Su espectro ecológico es tan amplio que impide el reconocimiento de un determinado paleoambiente sólo a partir de su presencia. En cambio, la riqueza y diversidad de moluscos presentes en las asociaciones donde se registra *H. parchappii* es un buen indicador de ambientes de diferente salinidad,

ya que ambas (*B. peregrina* y *S. meridionalis*) disminuyen en relación con la proximidad a la costa, hasta el extremo de presentarse sólo depósitos monoespecíficos de *H. parchappii* en las zonas más cercanas.

Por otra parte, *H. australis* resulta un buen indicador de ambientes próximos a la costa donde existe una marcada influencia de las mareas (capítulo 2). Si bien su tolerancia salina es amplia, en general no se presenta en ambientes con valores menores a 5‰. En las secuencias estuáricas holocenas del sudeste bonaerense se presenta sola o acompañada por el bivalvo *T. plebeius* y, en menor proporción, por moluscos de filiación marina (*Ostrea spreta*, *Mytilus platensis*, *Brachidontes rodriguezii*, *Crepidula* sp., *Maetra isabelleana* y *Pitar rostratus* entre otros) (Frenguelli, 1945b; Fidalgo y Tonni, 1983; De Francesco y Zárate, 1999; Farinati y Zavala, 1995; Figini *et al.*, 1999, Tonni *et al.*, 2000). También está asociada a diatomeas salobres y vegetación halófila. Todas estas evidencias indican que *H. australis* siempre fue una especie estuarina y, por lo tanto, habría tenido un papel ecológico similar al actual durante el Holoceno. Por lo tanto, su presencia en los depósitos costeros señala la existencia de una comunicación marina de los ambientes lagunares (lagunas estuarinas).

Las especies varían su talla en una escala espacio-temporal local y regional. En los ambientes actuales analizados, *H. australis* disminuyó su talla hacia dentro de los estuarios y hacia el norte (son de mayor tamaño en Quequén Grande que en Mar Chiquita). Este mismo patrón se registró en las secuencias holocenas estudiadas, donde las tallas de *H. australis* fueron mayores en el perfil de la desembocadura del río Quequén Grande que en la desembocadura del arroyo La Ballenera. Este patrón regional probablemente esté reflejando el tamaño relativo de los estuarios: los caracoles crecerían más en los estuarios de mayor tamaño, lo que podría estar relacionado con una mayor productividad o una menor competencia. Aunque es posible que se trate también de un gradiente latitudinal, lo que debería comprobarse con un análisis de secuencias ubicadas más al norte y más al sur de la presente área de estudio. Sin embargo, el patrón coincidente de variación de talla de *H. australis* entre el Holoceno y la actualidad avala su estabilidad ecológica a lo largo del tiempo y reivindica su valor como especie bioindicadora para el Holoceno del sudeste de la provincia de Buenos Aires.

Por otra parte, las tallas de *H. parchappii* muestran durante el Holoceno un patrón decreciente desde el sur al norte para el sudeste de la provincia de Buenos Aires, de manera similar a lo que ocurre con *H. australis*. Sin embargo, a diferencia de esta última especie, en la actualidad no se observan diferencias significativas en las tallas de *H. parchappii* entre los dos ambientes actuales analizados (capítulo 4). De acuerdo con Gaillard (1973a) y Gaillard y Castellanos (1976) las tallas presentes en estos ambientes corresponderían a la variedad *pampeana*, caracterizada por presentar tallas intermedias entre las variedades *entrerriana* (formas máximas) y la variedad *patagonica* (formas mínimas). De esta manera, el patrón de variación de tallas observado en las secuencias estuáricas holocenas del sudeste bonaerense varían en sentido opuesto al patrón general establecido por las autoras mencionadas. Estas variaciones podrían reflejar aspectos locales probablemente relacionados al tamaño relativo de las lagunas, más que un patrón regional que pueda ser extrapolado a todo el Holoceno. Los ambientes estuáricos holocenos estudiados disminuyen su tamaño desde el sur al norte (Espinosa, 1998). Por lo tanto la disminución de tallas de *H.*

parchappii es coincidente con una disminución del tamaño de la laguna, lo que podría estar limitando las condiciones ambientales para su desarrollo.

Las diferencias halladas entre el Holoceno y la actualidad permiten formular una relación ecológica diferente a la actual entre las especies de *Heleobia*. La presencia de *H. parchappii* en zonas cercanas a la costa (donde hoy está ausente) implica una tolerancia salina mayor a la actual y un papel ecológico diferente. Dado que hoy en día, *H. parchappii* se restringe a ambientes alejados de la influencia marina no se cuenta con ambientes análogos modernos que permitan comprender los procesos ecológicos que tuvieron lugar entre las especies durante el Holoceno. Esto tiene implicancias directas en las inferencias uniformistas ya enunciadas en el prólogo de esta tesis, en el sentido que las *Heleobia* que habitaban los ambientes estuáricos del Holoceno debieron haber estado sometidas a presiones de selección muy diferentes a las que tienen lugar en los ambientes estuáricos actuales. La aparición de otras especies en tiempos recientes (como *H. conexa*) podría llevar a la existencia de una competencia interespecífica que sería diferente a la que pudo haber existido en el Holoceno. Si bien, aún no se cuenta con datos experimentales que permitan postular una fuerte competencia, las evidencias observadas en el campo (especialmente en las lagunas costeras), junto con la amplia tolerancia salina exhibida por *H. parchappii* avalan dicha interpretación. Esto permite concluir que en el caso de organismos que presentan una considerable plasticidad ecológica, los factores biológicos resultan muy importantes para condicionar la distribución de las especies en los ambientes estuáricos.

Sobre la base de los resultados expuestos, se pudo reconstruir la evolución ambiental a escala regional de los estuarios del sudeste de la provincia de Buenos Aires fundamentalmente a partir de las variaciones observadas en la composición y distribución de *Heleobia*, complementadas con datos provenientes de otros bioindicadores (polen, diatomeas, ostrácodos y sedimentos). La evolución de los ambientes estuáricos se inició con posterioridad a los 6.800 años ¹⁴C AP con un incremento gradual de la influencia marina indicado por depósitos de *H. australis*, moluscos de filiación marina, diatomeas marino-salobres y vegetación halófila. La curva del nivel del mar propuesta para la provincia de Buenos Aires (Isla, 1989) indica un máximo de 2,5 m por encima del nivel actual a los 6.500-6.000 años ¹⁴C AP. Estos ambientes estuáricos (lagunas estuarinas) tuvieron un diferente desarrollo, dependiendo de su localización y características geomorfológicas extendiéndose hasta los *circa* 5.000 años ¹⁴C AP. Durante este lapso, se registran numerosos eventos de aislamiento del mar probablemente como consecuencia del desarrollo de barreras medanosas. Estos momentos están representados por niveles monoespecíficos de *H. parchappii*. Finalmente, con posterioridad a los 5.000 años ¹⁴C AP, se desarrollaron ambientes de marismas en relación con la fase marina regresiva. La gran abundancia de *Heleobia* registrada en este momento podría estar directamente relacionada con un importante desarrollo de ambientes vegetados (véase Stutz, 2000). Estos ambientes someros habrían estado sometidos a una mayor evaporación, incrementándose la salinidad hasta su posterior colmatación.

Finalmente, desde un punto de vista epistemológico, los resultados obtenidos en el presente trabajo de Tesis permiten evaluar el alcance de las inferencias uniformistas comúnmente utilizadas en paleontología. Al contrastar las evidencias actuales con las obtenidas en el análisis de las concentraciones

fósiles de las mismas especies, puede verse que el uniformismo resulta de muy poca utilidad y precisión. Dada la significativa variabilidad plástica y ecológica, junto con los cambios temporales en la diversidad y las adaptaciones locales observadas en los organismos estudiados, resulta muy difícil establecer rangos de condiciones ambientales precisos para las especies. Adicionalmente, los factores biológicos son tan significativos que alteran la distribución original y, por ende, desplazan los rangos de tolerancia a los factores ambientales cuando las especies viven en simpatria. Dado que en la literatura paleontológica resultan muy escasos los trabajos que comparen la biota actual con la fósil, estos resultados han pasado inadvertidos para la mayoría de los investigadores y el uniformismo se sigue utilizando en un sentido estricto (sustantivo) para interpretar los ambientes del pasado. Es necesaria la formulación de un principio metodológico que incorpore las variables biológicas (además de las ambientales) como condicionantes de las distribuciones de las especies y que contemple la diversidad morfológica y ecológica y los cambios microevolutivos como un aspecto común de la biota. Este principio seguramente restringirá el alcance de las interpretaciones paleoambientales pero resultará más válido dado que provendrá de una visión más dinámica de los fósiles como organismos vivos del pasado con sus interrelaciones y variabilidad.

CONCLUSIONES

1. La revisión de las especies de *Heleobia* para Argentina requiere de descripciones conjuntas de las características conquiológicas y endosomáticas.
2. Las especies presentan una distribución en los estuarios que está condicionada fundamentalmente por la salinidad. El patrón es diferente según se trate de lagunas costeras o estuarios como consecuencia del diferente régimen hidrológico, la pendiente regional que regula el escurrimiento o por factores biológicos.
3. Las especies se solapan en sus tolerancias salinas. *H. australis* es estuárica y *H. parchappii* es dulceacuícola-salobre pudiendo tolerar salinidades de hasta 34‰. *H. conexa* es intermedia entre las dos.
4. Las tres especies tienen un pico reproductivo durante la primavera, época de mayor tasa de crecimiento.
5. La identificación de las distintas especies a partir de las características morfológicas de la concha presenta dificultades, no pudiéndose discriminar *H. conexa* de uno de los dos morfos determinados para *H. australis*. En este sentido, el morfogrupo resulta una unidad de transferencia más adecuada para las inferencias uniformistas, aunque sus restricciones sean mayores.
6. La distribución de *H. parchappii* ha variado a lo largo del Holoceno, estando representada actualmente sólo en ambientes alejados de la influencia marina (aunque tolera valores altos de salinidad), mientras que durante el máximo transgresivo estuvo presente tanto en ambientes continentales como costeros.
7. *H. australis* no ha variado significativamente sus requerimientos ecológicos durante el Holoceno, resultando un buen indicador de ambientes estuáricos sometidos a la influencia de las mareas.
8. Durante el Holoceno, *H. parchappii* fue una especie común en los ambientes estuáricos. *H. australis* se registró en los ambientes relacionados a la acción de las mareas (Quequén Grande, La Ballenera) pero no en aquellos ambientes que en esa época no tenían esa influencia (Punta Hermengo). *H. conexa* no existía en el SE bonaerense con anterioridad a los 2.500 años AP.
9. Es necesario un mayor número de estudios donde se contrasten las evidencias actuales con las fósiles a los fines de poder ajustar un método de análisis comparativo que permita una mejor inferencia paleoambiental y sirva como punto de partida para lograr una formulación epistemológica de la disciplina, que actualmente no se halla firmemente establecida.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, M. L. 1990a. Asociaciones de moluscos bentónicos marinos del Cuaternario tardío en el noreste bonaerense. *Ameghiniana* 27: 161-177.
- Aguirre, M. L. 1990b. Holocene macrobenthic molluscan associations from northeastern Buenos Aires Province, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7: 161-195.
- Aguirre, M. L. 1993a. Caracterización faunística del Cuaternario marino del noreste de la Provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 47: 31-54.
- Aguirre, M. L. 1993b. Palaeobiogeography of the Holocene molluscan fauna from northeastern Buenos Aires Province, Argentina: its relation to coastal evolution and sea level changes. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 102: 1-26.
- Aguirre, M. L. 1995. Cambios ambientales en la región costera bonaerense durante el Cuaternario tardío, evidencias malacológicas. *4º Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses* (Junín) 1: 35-45.
- Aguirre, M. L. y R. C. Whatley. 1995. Late Quaternary marginal marine deposits and palaeoenvironments from northeastern Buenos Aires Province, Argentina: a review. *Quaternary Science Reviews* 14: 223-254.
- Aguirre, M. L. y E. A. Farinati. 2000. Aspectos sistemáticos, de distribución y paleoambientales de *Littoridina australis* (D'Orbigny, 1835) (Mesogastropoda) en el Cuaternario marino de Argentina (Sudamérica). *Geobios* 33: 569-597.
- Aguirre, M. L. y M. I. Urrutia. 2002. Morphological variability of *Littoridina australis* (d'Orbigny, 1835) (Hydrobiidae) in the Bonaerensian marine Holocene (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 183: 1-23.
- Ameghino, C. 1918. Los yacimientos arqueolíticos y osteolíticos de Miramar. Las recientes investigaciones y resultados referentes al hombre fósil. *Physis* 4: 14-27.
- Ariztegui, D., M. A. Espinosa, C. G. De Francesco y F. I. Isla. 2001. Coastal deposits of Punta Hermengo, Argentina: A record of Holocene sea level changes in southern South America. *21º IAS Meeting of Sedimentology* (Davos, Switzerland): 1-2.
- Barnes, R. S. K. 1990. Reproductive strategies in contrasting populations of the coastal gastropod *Hydrobia ulvae*. II. Longevity and life-time egg production. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 138: 183-200.
- Barnes, R. S. K. 1993. Reproductive strategies in contrasting populations of the coastal gastropod *Hydrobia*. III. Lagoonal versus intertidal-marine *H. neglecta*. *Vie et Milieu* 43: 73-83.
- Barnes, R. S. K. 1994. Investment in eggs in lagoonal *Hydrobia ventrosa* and a comparison of life-history strategy in north-west European *Hydrobia* species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 74: 637-650.
- Barnes, R. S. K. 1996. Breeding, recruitment and survival in a mixed intertidal population of the mudsnails *Hydrobia ulvae* and *H. neglecta*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76: 1003-1012.

- Barnes, R. S. K. 1999. What determines the distribution of coastal hydrobiid mudsnails within North-Western Europe?. *Marine Ecology* 20: 97-110.
- Barnes, R. S. K. y C. J. de Villiers. 2000. Animal abundance and food availability in coastal lagoons and intertidal marine sediments. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80: 193-202.
- Bonadonna, F. P., G. Leone y G. Zanchetta. 1995. Composición isotópica de los fósiles de gasterópodos continentales de la provincia de Buenos Aires: Indicaciones paleoclimáticas, p. 77-104. En: M. T. Alberdi, G. Leone y E. P. Tonni (eds.), *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental*. Monografía del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Bookstein, F. L., B. Chernoff, R. L. Elder, J. M. Humphries, Jr., G. R. Smith y R. E. Strauss. 1985. *Morphometrics in evolutionary biology*. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Special Publication 15, Philadelphia.
- Buatois, L. A. y M. G. Mángano. 2001. Singularidad y recurrencia en Paleontología. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 8: 177-186.
- Castellanos, Z. J. A. de y N. A. Landoni. 1995. Mollusca Pelecypoda y Gastropoda, p. 759-802. En: E. C. Lopretto y G. Tell (eds.), *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio II*, Ediciones Sur, La Plata.
- Cazzaniga, N. J. 1981a. Sinopsis de la composición del complejo bafon-bentos en canales de drenaje del valle bonaerense del Río Colorado. *2º Reunión sobre malezas subacuáticas en canales de desagüe de CORFO* (Pedro Luro): 79-87.
- Cazzaniga, N. J. 1981b. Notas sobre hidróbidos argentinos III (Gastropoda Rissoidea). *Strobeliella*, un nuevo género de la Patagonia. *Neotrópica* 27: 3-10.
- Cazzaniga, N. J. 1982a. Notas sobre hidróbidos argentinos II (Gastropoda Rissoidea). Una *littoridina* del "grupo parchappii" en Península Valdés (Chubut). *Revista del Museo de La Plata, Sección Zoología* 129: 11-16.
- Cazzaniga, N. J. 1982b. Notas sobre hidróbidos argentinos. 5. Conquiliometría de *Littoridina parchappii* (D'Orbigny, 1835) (Gastropoda Rissoidea) referida a su ciclo de vida en poblaciones australes. *Iheringia, Série Zoologia* 61: 97-118.
- Cherrill, A. J. y R. James. 1985. The distribution and habitat preferences of four species of Hydrobiidae in East Anglia. *Journal of Conchology* 32: 123-133.
- Cherrill, A. J. y R. James. 1987a. Evidence for competition between mudsnails (Hydrobiidae): a field experiment. *Hydrobiologia* 150: 25-31.
- Cherrill, A. J. y R. James. 1987b. Character displacement in *Hydrobia*. *Oecologia* 71: 618-623.
- Chomenko, L. y A. Schäfer. 1984. Interpretação biogeográfica da distribuição do gênero *Littoridina* (Hydrobiidae) nas lagoas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. *Amazoniana* 9: 127-146.

- Dangavs, N. V. 1983. Geología del complejo lagunar Salada Grande de General Lavalle y General Madariaga, Provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 38: 161-174.
- Darrigran, G. 1995. Distribución de tres especies del género *Heleobia* Stimpson, 1865 (Gastropoda: Hydrobiidae) en el litoral argentino del Río de La Plata y arroyos afluentes. *Iheringia Série Zoologia* 78: 3-8.
- Davis, G. M., M. Mazurkiewicz y M. Mandracchia. 1982. *Spurwinkia*: Morphology, systematics, and ecology of a new genus of North American marshland Hydrobiidae (Mollusca: Gastropoda). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 134: 143-177.
- De Francesco, C. G. (*en prensa*). Holismo y reduccionismo en Paleocología. En: G. Denegri y G. Martínez (eds.), *Actualizaciones en Biofilosofía*. Editorial Martín, Mar del Plata.
- De Francesco, C. G. y F. I. Isla. 2001. Gasterópodos bioindicadores de salinidad en Mar Chiquita, p. 115-119. En: O. Iribarne (ed.), *Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata.
- De Francesco, C. G. y F. I. Isla (*en prensa*). Comparative distribution of hydrobiid snails along a mixed estuary and a coastal lagoon, Argentina: abundance and relation to environmental factors. *Estuaries*.
- De Francesco, C. G. y A. R. Prieto. 1999. Análisis malacológico del Platense en el río Luján (provincia de Buenos Aires): inferencias paleoambientales. *Reunión Anual de Comunicaciones Científicas de la Asociación Paleontológica Argentina* (San Miguel de Tucumán). *Ameghiniana* 37 Suplemento: 8R-9R.
- De Francesco, C. G. y M. A. Zárate. 1999. Análisis tafonómico de *Littoridina* Souleyet, 1852 (Gastropoda: Hydrobiidae) en perfiles holocenos del río Quequén Grande (provincia de Buenos Aires): significado paleobiológico y paleoambiental. *Ameghiniana* 36: 297-310.
- De Francesco, C. G. y M. A. Zárate. 2001. Bioturbaciones de *Tagelus plebeius* (Lightfoot, 1786) (Mollusca: Bivalvia) en un ambiente estuárico holoceno (río Quequén Grande, Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana* 38: 467-470.
- Doering, A. 1884. Apuntes sobre la fauna de moluscos de la Rep. Argentina. *Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba* 7: 465-474.
- d'Orbigny, A., 1835-1847. *Voyage dans l'Amérique Méridionale, Mollusques*. Tome 5 (3), 43 + 758 pp., atlas (Tome 9), 85 pls. Paris.
- Drake, P. y A. M. Arias. 1995. Distribution and production of three *Hydrobia* species (Gastropoda: Hydrobiidae) in a shallow coastal lagoon in the Bay of Cádiz, Spain. *Journal of Molluscan Studies* 61: 185-196.
- Eldredge, N. y S. J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism, p. 82-115. En: T. J. M. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology*. Freeman, San Francisco.
- Espinosa, M. A. 1988. Paleocología de diatomeas del estuario del río Quequén (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Thalassas* 6: 33-44.

- Espinosa, M. A. 1998. *Paleoecología de diatomeas en sedimentos cuaternarios del sudeste bonaerense*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, 102 p.
- Espinosa, M. A. 2001. Reconstrucción de paleoambientes holocenos de la costa de Miramar (provincia de Buenos Aires, Argentina) basada en diatomeas. *Ameghiniana* 38: 27-34.
- Espinosa, M. A., J. L. Fasano, L. Ferrero, F. I. Isla, A. Mujica y E. J. Schnack. 1984. Micropaleontología y microestratigrafía de los sedimentos holocenos aflorantes en la desembocadura del Arroyo Las Brusquitas (partido de General Pueyrredón) y en Punta Hermengo (partido de General Alvarado), provincia de Buenos Aires. *9° Congreso Geológico Argentino* (San Carlos de Bariloche) 3: 520-537.
- Espinosa, M. A., C. G. De Francesco y F. I. Isla (*en prensa*). Paleoenvironmental reconstruction of Holocene coastal deposits from the Southeastern Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Paleolimnology*.
- Falniowski, A. 1987. Hydrobioidea of Poland (Prosobranchia: Gastropoda). *Scientific Bulletins of the Stanislaw Staszic Academy of Mining and Metallurgy N° 1096, Folia Malacologica, Bulletin* 1: 1-122.
- Falniowski, A. y M. Szarowska. 1995. Can poorly understood new characters support a poorly understood phylogeny? Shell-structure data in hydrobiid systematics (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia: Hydrobiidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 33: 133-144.
- Farinati, E. A. 1984. Análisis paleoecológico de los sedimentos marinos de los alrededores de Bahía Blanca, provincia de Buenos Aires. *9° Congreso Geológico Argentino* (San Carlos de Bariloche) 4: 610-625.
- Farinati, E. A. y S. Aliotta. 1995. Análisis tafonómico de conchillas en cordones holocenos, Bahía Blanca, Argentina. *IV Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses* (Junín) 1: 89-97.
- Farinati, E. A. y S. Aliotta. 1997. Análisis de tafofacies transgresivas-regresivas holocenas, estuario de Bahía Blanca, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 52: 56-64.
- Farinati, E. A. y C. Zavala. 1995. Análisis tafonómico de moluscos y análisis de facies en la serie holocena del río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires, Argentina. *6° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Trelew): 117-122.
- Fasano, J., M. Hernández, F. Isla y E. Schnack. 1982. Aspectos evolutivos y ambientales de la laguna Mar Chiquita (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Oceanologica Acta* SP: 285-292.
- Fasano, J. L., F. I. Isla, W. G. Mook y O. Van de Plassche. 1987. Máximo transgresivo postglacial de 7.000 años en Quequén, provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 42: 475-477.
- Fenchel, T. 1975a. Factors determining the distribution patterns of mud snails (Hydrobiidae). *Oecologia* 20: 1-17.
- Fenchel, T. 1975b. Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). *Oecologia* 20: 19-32.

- Fenchel, T. y L. H. Kofoed. 1976. Evidence for exploitative interspecific competition in mud snails (Hydrobiidae). *Oikos* 27: 367-376.
- Ferrero, L. 1996. Paleoecología de ostrácodos holocenos del estuario del río Quequén Grande (provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana* 33: 209-222.
- Fidalgo, F. y E. P. Tonni. 1983. Geología y paleontología de los sedimentos encauzados del Pleistoceno tardío y Holoceno en Punta Hermengo y arroyo Las Brusquitas (Partidos de General Alvarado y General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana* 20: 281-296.
- Figini, A. J., J. E. Carbonari, R. A. Huarte y E. Tonni. 1999. Cronología radiocarbónica del Holoceno de Punta Hermengo, Buenos Aires. *14º Congreso Geológico Argentino (Salta)* 2: 63-66.
- Fish, J. D. y S. Fish. 1974. The breeding cycle and growth of *Hydrobia ulvae* in the Dovey Estuary. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 54: 685-697.
- Frenguelli, J. 1921. Los terrenos de la costa Atlántica en los alrededores de Miramar (Prov. de Buenos Aires) y sus correlaciones. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 24: 325-484.
- Frenguelli, J. 1928. Observaciones geológicas en la región costanera sur de la provincia de Buenos Aires. *Anales de la Facultad de Ciencias de la Educación de la Universidad Nacional del Litoral* 2: 1-144.
- Frenguelli, J. 1945a. El Piso Platense. *Revista del Museo de La Plata, Sección Geología* 2: 287-311.
- Frenguelli, J. 1945b. Las diatomeas del Platense. *Revista del Museo de La Plata, Sección Paleontología* 3: 77-221.
- Gaillard, M. C. 1973a. *Contribución al conocimiento del género Littoridina Souleyet, 1852 en Argentina*. Tesis Doctoral N° 320, Universidad Nacional de La Plata.
- Gaillard, M. C. 1973b. Las formas ecológicas de *Littoridina piscium* (D'Orbigny, 1835) (Moll. Hydrobiidae). *Neotrópica* 19: 147-151.
- Gaillard, M. C. 1974a. Una nueva especie de *Littoridina* de Valcheta, Río Negro (Gastr. Prosobr.). *Neotrópica* 20: 7-8.
- Gaillard, M. C. 1974b. Una nueva *littoridina* de albúfera (Moll.: Hydrobiidae). *Neotropica* 20: 104-106.
- Gaillard, M. C. 1974c. Sobre nuevas *Littoridina* de la República Argentina (Moll. Hydrobiidae). *Neotrópica* 20: 140-143.
- Gaillard, M. C. y Z. A. de Castellanos. 1976. Moluscos Gasterópodos, Hydrobiidae, p. 1-39. En: R. A. Ringuelet (ed.), *Fauna de agua dulce de la República Argentina* 15 (2). Fecic, Buenos Aires.
- Golfieri, G. A., L. Ferrero y M. A. Zárate. 1998. Tafonomía y paleoecología de *Tagelus plebeius* (Lightfoot, 1786) (Mollusca, Bivalvia) en sedimentos holocenos del río Quequén Grande, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 35: 255-264.
- Gonçalves Jr., J. F., J. J. I. Fonseca y M. F. P. Callisto. 1998. Population dynamic of *Heleobia australis* (Gastropoda) in a coastal lagoon (Rio de Janeiro, Brazil). *Verhandlungen Internationale Vereinigen Limnologie* 26: 2056-2057.
- Gorbushin, A. M. 1996. The enigma of mud snail shell growth: assymmetrical competition or character displacement?. *Oikos* 77: 85-92.

- Gorbushin, A. M., I. A. Levakin, N. A. Panchina y Y. V. Panchin. 2001. *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia): a new model for regeneration studies. *The Journal of Experimental Biology* 204: 283-289.
- Gould, S. J. 1992. *La flecha del tiempo*. Alianza Editorial, Madrid.
- Gould, S. J. 1994. *El pulgar del panda*. Editorial Crítica, Barcelona.
- Grudemo, J. y T. Bohlin. 2000. Effects of sediment type and intra- and interspecific competition on growth rate of the marine snails *Hydrobia ulvae* and *Hydrobia ventrosa*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 253: 115-127.
- Grudemo, J. y K. Johanneson. 1999. Size of mudsnails, *Hydrobia ulvae* (Pennant) and *H. ventrosa* (Montagu) in allopatry and sympatry: conclusions from field distributions and laboratory growth experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 239: 167-181.
- Haase, M. 1993. The genetic differentiation in three species of the genus *Hydrobia* and systematic implications (Caenogastropoda, Hydrobiidae). *Malacologia* 35: 389-398.
- Hershler, R. y F. G. Thompson. 1992. A review of the aquatic gastropod subfamily Cochliopinae (Prosobranchia: Hydrobiidae). *Malacological Review, Supplement 5*: 1-140.
- Hubendick, B. 1955. The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937, 18: The anatomy of the Gastropoda. *Transactions of the Linnean Society of London, series 3*: 309-327.
- Hylleberg, J. 1986. Distribution of hydrobiid snails in relation to salinity, with emphasis on shell size and co-existence of the species. *Ophelia* 4: 85-100.
- Hylleberg, J. y H. R. Siegismund. 1987. Niche overlap in mud snails (Hydrobiidae): freezing tolerance. *Marine Biology* 94: 403-407.
- Iribarne, O., J. Valero, M. M. Martínez, L. Lucifora y S. Bachmann. 1998. Shorebird predation may explain the origin of Holocene beds of stout razor clams in life position. *Marine Ecology Progress Series* 162: 301-306.
- Isla, F. I. 1989. The Southern Hemisphere sea level fluctuation. *Quaternary Science Reviews* 8: 359-368.
- Isla, F. I. 1997. Seasonal behaviour of Mar Chiquita tidal inlet in relation to adjacent beaches, Argentina. *Journal of Coastal Research* 13: 1221-1232.
- Isla, F. I. y M. A. Espinosa. 1998. Modelo sedimentario de colmatación de pequeños estuarios dominados por limos, Provincia de Buenos Aires. 7° *Reunión Argentina de Sedimentología* (Salta): 24-36.
- Isla, F. I., L. Ferrero, J. L. Fasano, M. A. Espinosa y E. J. Schnack. 1986. Late Quaternary marine-estuarine sequences of the southeastern coast of the Buenos Aires Province, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 4: 137-157.
- Isla, F. I., A. Folabella y A. Zamora. 1996. Seasonal bacteria content in sediments of Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Proceedings of the Bahía Blanca International Coastal Symposium*: 233-240.
- Isla, F. I. y E. S. Gaido. 2001. Evolución geológica de la laguna Mar Chiquita, p. 19-30. En: O. Iribarne (ed.), *Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata.

- Jensen, K. T. y H. R. Siegismund. 1980. The importance of diatoms and bacteria in the diet of *Hydrobia* species. *Ophelia*, *Supplement 1*: 193-199.
- Johnson, D. E. 1998. *Métodos multivariados aplicados al análisis de datos*. International Thomson Editores, Colonia Polanco, México.
- Kabat, A. R. y R. Hershler. 1993. The prosobranch snail family Hydrobiidae (Gastropoda: Rissooidea): review of classification and supraspecific taxa. *Smithsonian Contributions to Zoology* 547: 1-94.
- Kerleñevich, S. C. 1989. Statistic study of the Holocene fresh water malacofauna from the Agua Blanca Formation, Arroyo Napostá Grande, Buenos Aires Province, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7: 137-160.
- Kowalewski, M., E. Dyreson, J. D. Marcot, J. A. Vargas, K. W. Flessa y D. P. Hallman. 1997. Phenetic discrimination of biometric simpletons: paleobiological implications of morphospecies in the lingulide brachiopod *Glottidia*. *Paleobiology* 23: 444-469.
- Kowalewski, M., K. W. Flessa y J. A. Aggen. 1994. Taphofacies analysis of recent shelly cheniers (beach ridges), northeastern Baja California, México. *Facies* 31: 209-242.
- Kowalewski, M., K. W. Flessa y D. P. Hallman. 1995. Ternary taphograms: Triangular diagrams applied to taphonomic analysis. *Palaios* 10: 478-483.
- Kowalewski, M., G. A. Goodfriend y K. W. Flessa. 1998. High-resolution estimates of temporal mixing within shell beds: the evils and virtues of time-averaging. *Paleobiology* 24: 287-304.
- Landoni, N. A. 1992. Inventario de los moluscos de agua dulce de la provincia de Buenos Aires, p. 1-53. En: H.L. López y E. P. Tonni (eds.), *Situación Ambiental de la Provincia de Buenos Aires A. Recursos y rasgos naturales en la evaluación ambiental*. Comisión de Investigaciones Científicas, La Plata.
- Lassen, H. H. 1979. Reproductive effort in danish mudsnails (Hydrobiidae). *Oecologia* 40: 365-369.
- Lassen, H. H. y M. E. Clark. 1979. Comparative fecundity in three Danish mudsnails (Hydrobiidae). *Ophelia* 18: 171-178.
- López Armengol, M. F. 1996. Taxonomic revision of *Potamolithus agapetus* Pilsbry, 1911, and *Potamolithus buschii* (Frauenfeld, 1865) (Gastropoda: Hydrobiidae). *Malacologia* 38: 1-17.
- López Armengol, M. F. y G. Darrigran. 1998. Distribución del género neotropical *Potamolithus* Pilsbry y Rush, 1896 (Gastropoda: Hydrobiidae) en el estuario del Río de La Plata. *Iberus* 16: 67-74.
- López Armengol, M. F. y S. R. Martorelli. 1997. A new larval trematode (Haploporidae) in the hydrobiid snail *Potamolithus agapetus* Pilsbry, 1911: prevalence, intensity, distribution, and the effects on snail morphology. *Neotrópica* 43: 99-108.
- MacDonald, P. D. y T. J. Pitcher. 1979. Age-groups from size-frequency data: a versatile and efficient method of analysing distribution mixtures. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 36: 987-1001.
- Mángano, M. G. y L. A. Buatois. 2001. El programa de investigación Seilacheriano: la icnología desde la perspectiva de Imre Lakatos. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 8: 177-186.

- Marcus, E. y E. Marcus. 1963. Mesogastropoden von der Küst São Paulos. Abhandlungen. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. Akademie der Wissenschaften und der Literature, Mainz 1, 105 pp.
- Martín, P. R. 1995. Efecto de la mineralización del agua sobre la supervivencia, reproducción y crecimiento de *Littoridina parchappii* (Mollusca, Gastropoda, Hydrobiidae) en condiciones de laboratorio. 12° Reunión Argentina de Ecología (Mar del Plata): 272-273.
- Martín, P. R. 2002. Evidence for parthenogenesis and natural imposex in the Patagonian freshwater snail *Heleobia hatcheri* (Gastropoda: Hydrobiidae). *Journal of Molluscan Studies* 68: 291-295.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Menone, M. L., A. Bortolus, F. Botto, J. E. Aizpún de Moreno, V. J. Moreno, O. Iribarne, T. L. Metcalfe y C. D. Metcalfe. 2000. Organochlorine contaminants in a coastal lagoon in Argentina: analysis of sediment, crabs, and cordgrass from two different habitats. *Estuaries* 23: 583-592.
- Morrisey, D. J. 1987. Effect of population density and presence of a potential competitor on the growth rate of the mud snail *Hydrobia ulvae* (Pennant). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 70: 99-106.
- Morton, L. S. 1986. Gastrópodos de las Formaciones San José y Chiquimil (Mioceno tardío) Catamarca y Tucumán, Argentina. *Ameghiniana* 23: 203-211.
- Morton, L. S. 2000. Moluscos (Bivalvia-Gastropoda) continentales fósiles del Valle de Santa María, Catamarca y Tucumán, Argentina. *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad Nacional del Nordeste*: 1-3.
- Mouritsen, K. N. y K. T. Jensen. 1994. The enigma of gigantism: effect of larval trematodes on growth, fecundity, egestion and locomotion in *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 181: 53-66.
- Muus, B. J. 1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. *Meddelelser Danmarks Fiskeri-Og Havundersogelser* 5: 1-316.
- Obenat, S. M. y S. Pezzani. 1994. Life cycle and population structure of the polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Serpulidae) in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina. *Estuaries* 17: 263-270.
- Parodiz, J. J. 1960. Una nueva especie de *Littoridina* (Gast. Pros.) en agua salada de La Rioja. *Neotropica* 6: 89-90.
- Piccollo, M. C. y G. M. E. Perillo. 1997. Geomorfología e hidrografía de los estuarios, p. 133-161. En: E.E. Boschi (ed.), *El mar y sus recursos pesqueros I. Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales*. Publicación del INIDEP, Mar del Plata.
- Pilsbry, H. A. 1911. Non-marine Mollusca of Patagonia. *Reports of Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899* 3: 513-633.
- Ponder, W. F., D. J. Colgan, G. A. Clark, A. C. Miller y T. Terzis. 1994. Microgeographic, genetic and morphological differentiation of freshwater snails- the Hydrobiidae of Wilsons Promontory, Victoria, South-eastern Australia. *Australian Journal of Zoology* 42: 557-678.

- Ponder, W. F., S. A. Clark y A. C. Miller. 1999. A new genus and two new species of Hydrobiidae (Mollusca: Gastropoda: Caenogastropoda) from south Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 82: 109-120.
- Pons Da Silva, M. C. y G. M. Davis. 1983. d'Orbigny's type specimens of *Paludestrina* (Gastropoda: Prosobranchia) from Southern South America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 135: 128-146.
- Pons Da Silva, M. C. y J. W. Thomé. 1981. Primeiro registro de *Littoridina piscium* (Orbigny, 1835) (Prosobranchia, Hidrobidae) para o Rio Guaíba e Delta do Jacuí, Rio Grande do Sul. *Iheringia, Série Zoologia* 59: 77-88.
- Prieto, A. R. 1996. Late Quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa grassland of Argentina. *Quaternary Research* 45: 73-88.
- Prieto, A. R. 2000. Vegetational history of the Late glacial-Holocene transition in the grasslands of eastern Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 157: 167-188.
- Ramos, M. A., B. Arconada, E. Rolán y D. Moreno. 2000. A new genus and a new species of hydrobiid snail (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae) from Eastern Spain. *Malacologia* 42: 75-101.
- Reta, R., P. Martos, G. M. E. Perillo, M. C. Piccolo y A. Ferrante. 2001. Características hidrográficas del estuario de la laguna Mar Chiquita, pp 31-52. En: O. Iribarne (ed.), *Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martin, Mar del Plata.
- Riccardi, A. C. 1985. Los Euricephalitinae andinos (Ammonitina, Jurásico medio): modelos evolutivos y resolución paleontológica. *Bol. Gent. Inst. Fitolec.* 13: 1-27.
- Rumi, A. 1991. La familia Planorbidae Rafinesque, 1815 en la República Argentina, p. 1-51. En: R. A. Ringuelet (ed.), *Fauna de agua dulce de la República Argentina* 15 (8). Fecic, Buenos Aires.
- Schander, C. y P. Sundberg. 2001. Useful characters in gastropod phylogeny: soft information or hard facts?. *Systematic Biology* 50: 136-141.
- Schopf, T. J. M., D. M. Raup, S. J. Gould y D. S. Simberloff. 1975. Genomic vs. morphologic rates of evolution: influence of morphological complexity. *Paleobiology* 1: 63-70.
- Schwindt, E. 2001. *Efectos de una especie exótica formadora de arrecifes Ficopomatus enigmaticus en la laguna costera Mar Chiquita*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, 145 pp.
- Siegismund, H. R. 1982. Life cycle and production of *Hydrobia ventrosa* and *H. neglecta* (Mollusca: Prosobranchia). *Marine Ecology Progress Series* 7: 75-82.
- Siegismund, H. R. y J. Hylleberg. 1987. Dispersal-mediated coexistence of mud snails (Hydrobiidae) in an estuary. *Marine Biology* 94: 395-402.
- Smith, A. B. 1994. *Systematics and the fossil record*. Blackwell Scientific, London.
- Souleyet, L. 1852. *Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette La Bonite commandée par M. Vaillant*. Zoologie, Tome Deuxième (Mollusques), Paris, 664 pp.
- Spivak, E. D., K. Anger, C. C. Bas, T. A. Luppi y D. Ismael. 1996. Size structure, sex ratio, and breeding season in two intertidal grapsid crab species from Mar Chiquita lagoon, Argentina. *Nerítica* 10: 7-26.

- Spivak, E. D., M. A. Gavio y C. E. Navarro. 1991. Life history and structure of the world's southernmost *Uca* population: *Uca uruguayensis* (Crustacea, Brachyura) in Mar Chiquita lagoon (Argentina). *Bulletin of Marine Science* 48: 679-688.
- Stimpson, W. 1865. Researches upon the Hydrobiinae and allied forms: chiefly made upon materials in the Museum of the Smithsonian Institution. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 201: 1-59.
- Strobel, P. 1874. *Materiali per una Malacostatica di terra e di acqua dolce dell'Argentina Meridionale*. Pisa
- Stutz, S. 2000. *Historia de la vegetación del sudeste bonaerense durante el último ciclo transgresivo-regresivo del Holoceno*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, 128 pp.
- Stutz, S., A. R. Prieto y F. I. Isla. 1999. Cambios de la vegetación durante el Holoceno en el SE bonaerense: Análisis polínico del paleoestuario del Arroyo La Ballenera, provincia de Buenos Aires. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 6: 65-69.
- Stutz, S., M. A. Espinosa, C. G. De Francesco y F. I. Isla. 2002. Historia ambiental del arroyo La Ballenera (provincia de Buenos Aires) durante el último ciclo transgresivo-regresivo. Análisis de diatomeas, polen, moluscos y sedimentos. *8º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Corrientes): 55.
- Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- Tonni, E. P., A. L. Cione, N. Landoni y A. J. Figini. 2000. A small holocene fossiliferous deposit of marine-brackish origin on the Southeastern coast of the Pampean region of Argentina. *Current Research in the Pleistocene* 17: 147-149.
- Torres, L. M. y C. Ameghino. 1913. Informe preliminar sobre las investigaciones geológicas y antropológicas en el litoral marítimo sur de la provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de La Plata* 20: 153-167.
- Violante, R. A. 1992. Ambientes sedimentarios asociados a un sistema de barrera litoral del Holoceno en la llanura costera al sur de Villa Gesell, Provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 47: 201-214.
- Violante, R. A. y G. Parker. 1992. Estratigrafía y rasgos evolutivos del Pleistoceno medio a superior-Holoceno en la llanura costera de la región de faro Querandí (Provincia de Buenos Aires). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 47: 215-227.
- Walker, K. R. y R. K. Bambach. 1971. The significance of fossil assemblages from fine grained sediments: Time-averaged communities. *Geological Society of America Abstract with Programs* 3: 783-784.
- Wells, F. E. 1978. The relationship between environmental variables and the density of the mud snail *Hydrobia totteni* in a Nova Scotia salt marsh. *Journal of Molluscan Studies* 44: 120-129
- Weyrauch, W. K. 1963. Cuatro nuevas especies de Hydrobiidae de Argentina y Perú (Gastropoda, Prosobranchia). *Acta Zoologica Lilloana* 19: 243-261.

- Wilke, T. y G. M. Davis. 2000. Intraspecific mitochondrial sequence diversity in *Hydrobia ulvae* and *Hydrobia ventrosa* (Hydrobiidae: Rissooidea: Gastropoda): Do their different life histories affect biogeographic patterns and gene flow?. *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 89-105.
- Wilke, T., G. M. Davis, A. Falniowski, F. Giusti, M. Bodón y M. Szarowska. 2001. Molecular systematics of Hydrobiidae (Mollusca: Gastropoda: Rissooidea): testing monophyly and phylogenetic relationships. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 151: 1-21.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zárate, M. A. 1993. El contexto geológico en la Paleontología. *Ameghiniana* 30: 354-355.
- Zárate, M. A., M. A. Espinosa y L. Ferrero. 1995. Palaeoenvironmental implications of a Holocene diatomite, Pampa Interserrana, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 11: 135-152.
- Zárate, M. A., R. A. Kemp, M. Espinosa y L. Ferrero. 2000. Pedosedimentary and palaeoenvironmental significance of a Holocene alluvial sequence in the southern Pampas, Argentina. *The Holocene* 10: 481-488.