

“Taxonomía de moluscos
dulceacuícolas del sudeste
bonaerense”

Lic. Eleonor Tietze

Director: Dr. Claudio Germán De Francesco

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Universidad Nacional de Mar del Plata

2012

INDICE

✚ Resumen.....	1
✚ Abstract.....	2
✚ Introducción General.....	3
✚ Área de estudio.....	7

✚ Parte I ~ Aspectos ecológicos de las comunidades actuales de moluscos ~

Capítulo I - *Significado ambiental de los moluscos dulceacuícolas en el sudeste pampeano, ¿con qué detalle pueden los ambientes locales ser inferidos por la composición de moluscos?*

▪ Introducción.....	11
▪ Metodología.....	13
▪ Resultados.....	15
▪ Discusión.....	22
▪ Conclusión.....	25

✚ Parte II ~ Tafonomía actualista ~

Área de estudio y estrategia de muestreo.....26

Capítulo II - *Fidelidad composicional de ensambles de moluscos subfósiles en arroyos y lagunas del sudeste pampeano*

▪ Introducción.....	30
▪ Metodología.....	32
▪ Resultados.....	36
▪ Discusión.....	50
▪ Conclusión.....	54

Capítulo III - *Procesos tafonómicos que afectan los ensambles de moluscos subfósiles*

- Introducción.....55
- Metodología.....57
- Resultados.....62
- Discusión.....69
- Conclusión.....72

✚ Parte III ~ Aplicación al registro fósil ~

Capítulo IV – *¿Cuánta información se incorpora al registro fósil?*

- Introducción.....73
- Metodología.....75
- Resultados.....78
- Discusión.....83
- Conclusión.....87

- ✚ **Discusión General.....88**
- ✚ **Conclusiones Generales.....91**
- ✚ **Bibliografía.....92**
- ✚ **Apéndice.....108**
 - Tabla de variables ambientales.....109
 - Fotografía de las conchas de moluscos.....110

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo de tesis es entender la formación del registro fósil de moluscos en sistemas acuáticos continentales del sudeste pampeano con el fin de contribuir a interpretaciones más precisas de los ambientes desarrollados durante el Cuaternario tardío. Para ello, se dividió el trabajo en tres etapas: 1) el análisis de las comunidades actuales de moluscos y su relación con los factores ambientales, 2) el análisis de la fidelidad cuantitativa y de los procesos que actúan durante la formación de los ensambles de muertos, y 3) la aplicabilidad de los resultados al registro fósil. A pesar de la homogeneidad de la región, se registraron diferencias en la composición de las comunidades actuales a nivel de micro-hábitats, lo que permitió el reconocimiento de condiciones ambientales locales para la reconstrucción de ambientes pasados. Los ensambles de muertos exhibieron una alta fidelidad composicional con respecto a las comunidades de moluscos vivos, reflejando la composición taxonómica (riqueza) y las abundancias relativas de las especies. Sin embargo, se registraron diferencias en la preservación a escala de área y de ambiente. Los ensambles fósiles mostraron grandes diferencias con las comunidades de moluscos vivos y los ensambles de moluscos muertos tanto en la composición de especies como en las abundancias relativas. A pesar de estas diferencias, la información brindada por los moluscos fósiles fue coincidente con aquella provista por otros indicadores (polen, diatomeas) permitiendo una reconstrucción ambiental y paleoecológica sólida de la historia de la región. A su vez, estas interpretaciones ambientales fueron sincrónicas con aquellas obtenidas de otros testigos sedimentarios de la región.

ABSTRACT

The aim of the present doctoral thesis is to understand the formation of the mollusk fossil record of freshwater systems in the southeastern pampas, with the purpose of contributing to a more accurate interpretation of the environments developed during the Late Quaternary. For this reason the work was divided into three stages: 1) the analysis of modern mollusk communities and its relationship with environmental variables; 2) the analysis of compositional fidelity and the processes that act during the formation of dead assemblages; and 3) the applicability of these results to the fossil record. Despite the homogeneity of the region, compositional differences were recorded in modern communities at a micro-habitat scale; this allowed the recognition of local environmental conditions for the reconstruction of past environments. Dead assemblages exhibited high compositional fidelity compared with live mollusk communities, reflecting the taxonomic composition (richness) and relative abundances of the species. However, differences in preservation were recorded at both areal and environmental scale. Fossil assemblages showed large differences with mollusk live communities and dead assemblages both in composition and relative abundances of species. Despite these differences, information provided by fossil mollusks was coincident with that provided by other proxy records (pollen, diatoms) allowing a robust environmental and paleoecological reconstruction of the region. Moreover, these environmental differences were synchronous with those obtained from other sedimentary cores of the region.

INTRODUCCIÓN

La reconstrucción de las condiciones ambientales pasadas es crucial para entender la evolución de los ambientes (Brown *et al.*, 2005; Kidwell, 2007, 2008; Birks *et al.*, 2010). En el pasado, los cambios ambientales se produjeron principalmente a causa de variaciones en las condiciones climáticas; más recientemente, estos cambios se aceleraron enormemente por las actividades humanas (Wetzel, 2001). Los ambientes dulceacuícolas, especialmente los lagos, son muy sensibles a los cambios ambientales a largo plazo y presentan un buen registro sedimentario debido a que funcionan como trampas naturales de sedimento (Battarbee, 2000). La disciplina que estudia estos registros es la paleolimnología que se enfoca tanto en su reconstrucción así como en los procesos que actúan sobre ellos (Wetzel, 2001).

Las reconstrucciones paleoambientales se basan en el principio del *Uniformitarianismo* (Lyell, 1830-1833), que puede resumirse como “el presente es la clave del pasado” (Dodd y Stanton, 1990). Es decir que los procesos naturales que operan hoy en día son los mismos que actuaron en el pasado. Así, este principio señala que el pasado, el presente y el futuro no son unidades discretas sino un tiempo continuo a través del cual las especies y los ambientes fluyen y evolucionan (Rull, 2010). Este principio permite extrapolar al registro fósil la información ambiental obtenida acerca de los requerimientos ecológicos de los organismos vivientes utilizados como indicadores (*Uniformitarianismo taxonómico*). Por lo tanto, la presencia de especies fósiles que también se encuentran vivientes en los ambientes modernos, provee una base de datos confiables para inferir ambientes pasados. Esto es lo que se denomina ‘enfoque indicador-ambiente’ y requiere información acerca de los factores ambientales que influyen la distribución y regeneración de las especies actuales a tener en cuenta (Birks *et al.*, 2010). Consecuentemente, el desarrollo de reconstrucciones paleoambientales precisas basadas en restos biológicos depende de un conocimiento completo de las comunidades modernas de moluscos y de su relación con el ambiente físico y químico. Este enfoque constituye una de las direcciones principales de investigación en la paleontología moderna (Kowalewski, 1999; Kowalewski y La Barbera, 2004; Yanes *et al.*, 2008; Tomašových y Kidwell, 2011a,b) y es el marco metodológico en que se inserta la presente tesis.

Uno de los organismos que más comúnmente se registran como fósiles en los ambientes dulceacuícolas son los moluscos, los cuales han sido hallados en una amplia variedad de sedimentos fluviales, lacustres, glaciolacustres y palustres (Miller y Bajc, 1990). No obstante, la fosilización de los moluscos está sesgada hacia los depósitos lacustres, con poca representación de otros hábitats que son importantes para los moluscos (por ejemplo, ríos, arroyos). Este registro incompleto se agrava por el bajo potencial de preservación que presentan las conchas

delgadas de los taxones de agua dulce (Strong *et al.*, 2008). Sin embargo, a pesar de estas dificultades, los ensambles de moluscos son importantes en las reconstrucciones paleolimnológicas debido su gran abundancia, durabilidad y tamaño (Gray, 1988). Por lo tanto han sido ampliamente utilizados para reconstruir paleohábitats locales y condiciones climáticas en combinación con otros indicadores biológicos y sedimentarios (De Francesco, en prensa).

Un problema que surge al trabajar con reconstrucciones ambientales es que los procesos naturales han actuado durante la formación del registro fósil introduciendo un sesgo entre la cantidad y calidad de la información que estaba disponible en el ensamble original y la que luego contiene el ensamble fósil (Behrensmeyer *et al.*, 2000; Erthal *et al.*, 2011). La tafonomía es la disciplina que busca entender estos procesos para que los datos del registro fósil puedan ser evaluados correctamente y aplicados a cuestiones paleobiológicas y paleoecológicas (Efremov, 1940; Behrensmeyer *et al.*, 2000). Estudios actualistas de los últimos 40 años han incrementado significativamente la comprensión acerca de los procesos tafonómicos que afectan a los moluscos en ambientes marinos marginales así como la percepción sobre la naturaleza de la información biológica que se preserva en el registro fósil (Best y Kidwell, 2000a; Kowalewski y LaBarbera, 2004). Sin embargo, los ambientes de agua dulce han permanecido poco estudiados, posiblemente como consecuencia de que presentan una menor diversidad biológica y a que muchos de sus hábitats tienen una naturaleza efímera (véase Cummins, 1994 y referencias allí). En este sentido, existe al presente un conocimiento muy limitado acerca de las cuestiones más básicas relacionadas con los procesos de fosilización en estos sistemas, lo que dificulta la comprensión de la naturaleza y dinámica de los sistemas fluviales y lacustres del pasado.

Uno de los mayores desafíos del análisis tafonómico es reconocer y cuantificar el grado de tiempo involucrado en los ensambles fósiles que se produce por la mezcla temporal o *time-averaging*, es decir la mezcla de restos de poblaciones o comunidades no contemporáneas. Walker y Bambach (1971) argumentaron que como la tasa de acumulación sedimentaria es baja con respecto a la vida de los organismos, estas asociaciones no reflejan la estructura de la comunidad en un instante, sino que es una mezcla de generaciones no contemporáneas. En particular la composición taxonómica, la abundancia relativa, la diversidad y la estructura trófica de la comunidad pueden alterarse drásticamente por la superposición de partes duras de distintos planos de tiempo. Para esclarecer los efectos del *time-averaging* y de la variación en las tasas de sucesión y preservación entre las especies en la composición de los ensambles fósiles, los paleontólogos comparan el grado de similitud entre el ensamble de vivos y el ensamble de muertos potencial (Fidelidad cuantitativa) (Tomašových y Kidwell, 2010). Definida por Behrensmeyer *et al.* (2000), la fidelidad cuantitativa es una medida de la similitud existente en la morfología, clases de edades, riqueza específica, abundancia específica,

estructura trófica, etc. entre el ensamble de muertos y la señal biológica original. Hasta el momento, los escasos estudios tafonómicos de fidelidad cuantitativa en ambientes dulceacuícolas fueron realizados fundamentalmente en arroyos y reservorios del Hemisferio Norte (Briggs *et al.*, 1990; Cummins, 1994). En lo que respecta a América del Sur, sólo se cuenta con información preliminar para sistemas fluviales del sur de Brasil (Martello *et al.*, 2006).

Con respecto a la preservación en estos ambientes, recientemente se demostró que la disolución es el principal proceso tafonómico que afecta las conchas de los moluscos, y que su magnitud puede ser diferente en los distintos ambientes sedimentarios (Cummins, 1994; Kotzian y Simões, 2006; Nielsen *et al.*, 2008). Al presente, no existe información tafonómica para los ambientes lacustres y fluviales de Argentina, por lo que este estudio emerge como un aspecto fundamental para responder algunas de las preguntas clave relacionadas con la historia ambiental de estos sistemas dulceacuícolas en el pasado ¿La abundancia relativa de las especies en los depósitos fósiles es indicadora de su abundancia original? ¿Existe algún sesgo tafonómico que lleva a una preservación diferencial de distintas especies? Si existe, ¿Es este sesgo uniforme entre los distintos ambientes de la región? ¿Fueron estos hábitats lagos similares a los actuales o ambientes diferentes?

En el presente trabajo de tesis se plantean dos hipótesis de trabajo:

- 1) Los ensambles de moluscos muertos (tanatocenosis) depositados en sistemas dulceacuícolas modernos representan fielmente las biocenosis locales.
- 2) La totalidad de las especies representadas en las comunidades de moluscos (biocenosis) tienen el mismo potencial de preservación.

La puesta a prueba de ambas hipótesis permitirá establecer un marco de referencia local para los procesos de alteración del registro en sistemas continentales de Argentina, como así evaluar de qué manera los modelos desarrollados para ambientes marinos se ajustan a la problemática particular de los sistemas dulceacuícolas de Argentina.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Evaluar la fidelidad composicional y los procesos tafonómicos que actúan en los ensambles de moluscos en sistemas acuáticos continentales con el fin de contribuir a interpretaciones más precisas del registro sedimentario del Cuaternario tardío.

OBJETIVOS PARTICULARES:

- 1) Conocer las variables ambientales que influyen la distribución de los moluscos dulceacuícolas en el sudeste bonaerense.
- 2) Evaluar la fidelidad cuantitativa entre los ensambles de moluscos muertos depositados y las comunidades vivas locales.
- 3) Identificar los principales atributos tafonómicos que afectan las conchas en los ensambles de muertos.
- 4) Comparar la magnitud de los procesos tafonómicos entre ambientes lénticos (lagunas) y lóticos (arroyos, ríos).
- 5) Evaluar la calidad del registro fósil dulceacuícola de la región, basándose en comparaciones de los ensambles de moluscos vivos, muertos y fósiles.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en ambientes lacustres y fluviales ubicados al sudeste de la provincia de Buenos Aires, zona que corresponde a la región Pampeana. Las Pampas son llanuras cubiertas de hierbas que cubren la región central de Argentina, están caracterizadas por un relieve bastante uniforme excepto por la existencia de dos cadenas de sierras (Tandilia y Ventania) situadas hacia el sudeste. La extensa llanura está dominada por depósitos de limos loessoides y loess del Pleistoceno y el Holoceno, combinados con depósitos arenosos antiguos de origen fluvial reelaborados por los vientos en condiciones de aridez, formando campos de médanos. Estas condiciones determinaron una morfología que aun controla los procesos hidrológicos (Geraldí *et al.*, 2011).

El clima de esta región es templado húmedo a sub-húmedo, con una temperatura promedio que varía entre 13 y 17°C y una media anual de precipitación de 1100 mm (Feijó y Lombardo, 2007). Según las precipitaciones el área se ubica dentro del régimen de transición con inviernos lluviosos, donde el período de máximas precipitaciones corresponde a fines de primavera y verano. Esta región contiene la mayor concentración demográfica e industrial del país, la mayor agricultura y ganadería así como también el uso más intenso de agroquímicos, como resultado de una gran expansión de la agricultura dentro de los últimos 150 años (Satorre, 2005).

Debido a la escasa pendiente de la región, las llanuras pampeanas están caracterizadas por numerosos lagos someros permanentes y temporarias, llamados 'lagunas pampeanas'. Estas lagunas son muy someras (2 m), carecen de estratificación térmica excepto por cortos períodos de tiempo y se caracterizan por presentar un cordón de plantas acuáticas (macrófitas) a veces en el interior y en las orillas (Quirós y Drago, 1999; Geraldí *et al.*, 2011). La mayoría de las lagunas se originaron como consecuencia de procesos de deflación eólica ocurridos durante el Pleistoceno tardío aunque un número importante ha sido remodelado por acción fluvial; algunas tuvieron origen en la acción tectónica o la disolución cárstica, y también en el aislamiento en cadena de antiguos cauces fluviales, lagunas costeras y estuarios (Quirós *et al.*, 2002). El estado trófico de estos lagos varía de eutrófico a altamente hipereutrófico. La columna de agua es térmicamente homogénea (régimen polimíctico), saturada con oxígeno disuelto, y con un alto contenido de materia orgánica disuelta (Fernández-Cirelli y Miretzky, 2004). La transparencia es más bien variable alternando entre períodos turbios y claros que varían de año a año (Kosten *et al.*, 2012). Sin embargo, las condiciones turbias predominan durante la mayor parte del tiempo (transparencia por disco de Secchi entre 10 y 40 cm). Una de las características principales de estos ecosistemas es que son altamente productivos. Esto último se debe a varias

causas, principalmente al mayor contacto de la superficie del agua con los sedimentos, producto de la escasa profundidad, así como a la alternancia de ciclos secos y húmedos, la geomorfología y los diferentes usos del suelo (Geraldi *et al.*, 2011).

Las aguas corrientes, las cuales se originan en el sudeste montañoso, están caracterizadas por altos niveles de nutrientes que ocurren naturalmente en el agua y por el desarrollo de comunidades de macrófitas densas. Estos arroyos están alimentados por la precipitación y por el agua subterránea y escurren con bajas velocidades de corriente (entre 6 y 25 cm s⁻¹) a través de la baja pendiente de la región. Los cauces de los arroyos están caracterizados por un sustrato duro y homogéneo con sedimentos finos (principalmente arcilla y limo), alto contenido de calcio (que forman las capas superficiales de tosca), y por lo general carecen de piedras o guijarros (Feijoó y Lombardo, 2007).

Figura 1 – Mapa del área de estudio. Los círculos y cuadrados celestes corresponden a los sitios lénticos y lóticos donde se estudio la distribución de los moluscos (Parte I, ver Tabla 1 del Apéndice). Los recuadros violetas corresponden a las áreas de La Brava y Nahuel Rucá donde se desarrollaron los estudios de tafonomía actualista (Parte II). La estrella verde corresponde a la laguna Lonkoy de donde se obtuvo el testigo sedimentario para el análisis de moluscos fósiles (Parte III).

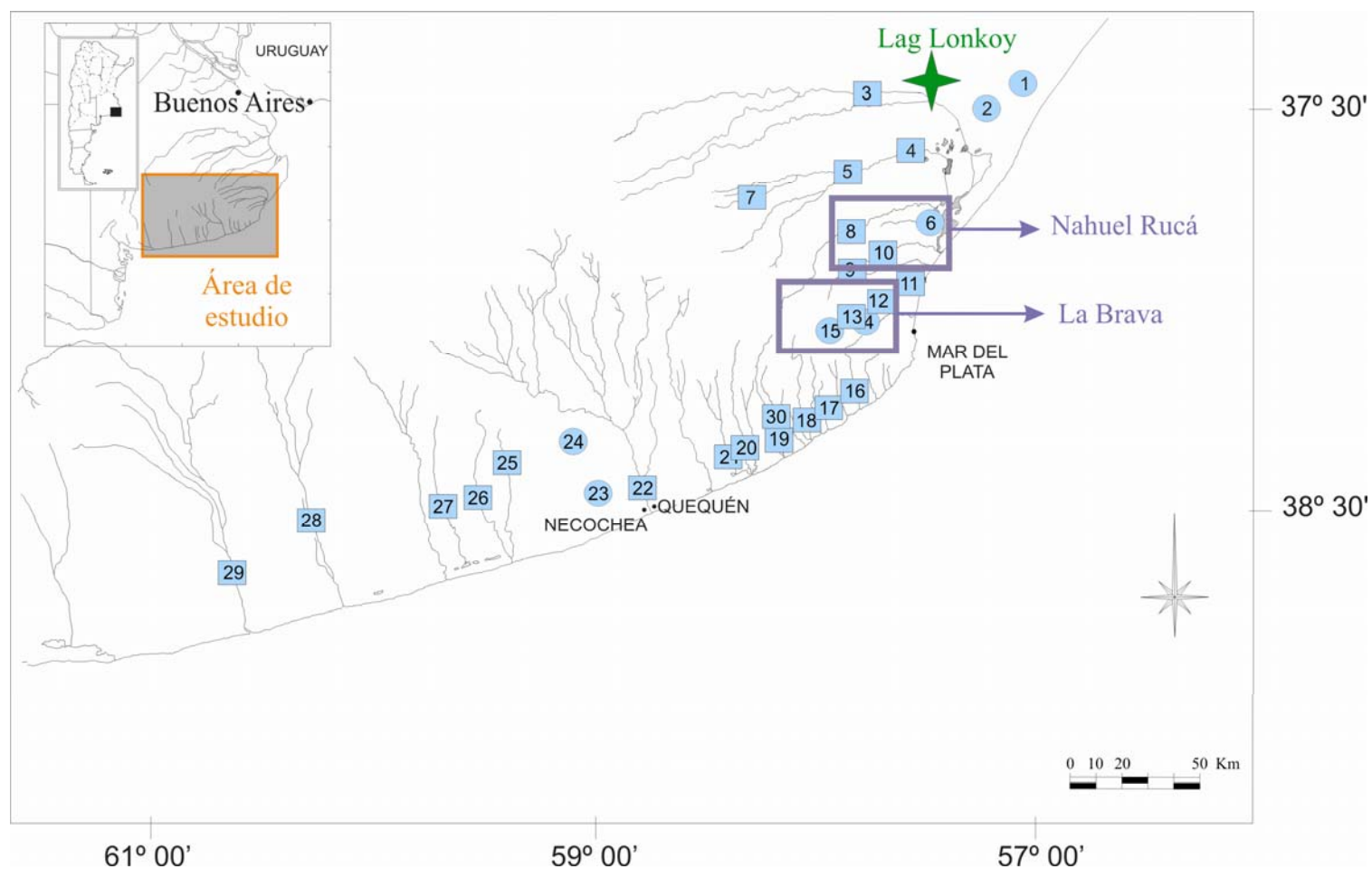


Figura 2 – Fotografías mostrando los ambientes que se presentan en el área de estudio. A y B - Laguna La Brava, C –Arroyo El Peligro, D – Arroyo Dulce, E – Arroyo Grande, F – Laguna Nahuel Rucá.



PARTE I

~ Aspectos ecológicos de las comunidades actuales de moluscos ~

CAPITULO I

Significado ambiental de los moluscos dulceacuícolas en el sudeste pampeano, ¿con qué detalle pueden los ambientes locales ser inferidos por la composición de moluscos?¹

INTRODUCCIÓN

Dentro de las limitaciones que presentan los moluscos para ser usados como indicadores paleoambientales está la escasa información ecológica disponible (De Francesco, en prensa). Dentro de esta, se destaca la escasa disponibilidad de datos acerca de los ambientes que habitan y de los factores ambientales que controlan la distribución de las especies. A pesar de que el estudio de moluscos dulceacuícolas ha venido desarrollándose en la Argentina desde hace aproximadamente 120 años, el conocimiento ecológico de la mayoría de las especies no ha avanzado demasiado. Sólo recientemente se han comenzado a desarrollar estudios de distribución en la región semiárida de Mendoza, centro-oeste de Argentina (Ciocco y Scheibler, 2008; De Francesco y Hassan, 2009). Estos estudios indicaron que los moluscos son buenos indicadores para inferir la presencia de ambientes que difieren en su dinámica hidrológica (sistemas lénticos versus lóticos) y en conductividad.

En la región del sudeste pampeano sólo existe información ecológica sobre algunas especies que tienen importancia económica y médica, como *Biomphalaria peregriana* (Rumi, 1986, 1991; Paraense 2003, 2005; Flores *et al.*, 2010) y *Pomacea canaliculata* (ver Martín *et al.*, 2001; Estebenet *et al.*, 2006, y referencias allí), pero no se han desarrollado estudios de distribución que contemplen a la totalidad de la malacofauna que habita la región. Por otro lado, los escasos estudios de este tipo se restringieron a los ambientes fluviales (Martín, 1998), no existiendo, al presente, información sobre la distribución de la malacofauna en lagos someros.

La información que se obtenga va a ayudar a identificar los ensambles de moluscos característicos de condiciones ambientales particulares, los cuales tendrán importantes implicancias para su utilización como indicadores paleoambientales. De hecho, las sucesiones aluviales del Cuaternario tardío están comúnmente preservadas en barrancas a lo largo de los principales ríos y arroyos de la región pampeana, y contienen abundantes conchas de moluscos representadas por *Heleobia parchappii*, *Biomphalaria peregrina*, *Pomacea canaliculata*, y *Chilina parchappii*, entre otras (Zárate *et al.*, 1998; Prieto *et al.*, 2004).

El objetivo del presente capítulo es evaluar si la abundancia de las especies de moluscos en el sudeste pampeano, una región ambientalmente homogénea, refleja las condiciones locales de los cuerpos de agua. Los resultados obtenidos tienen relevancia para comprender como fueron los ambientes del pasado en la región.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo

Se muestreó un total de 30 sitios en el sudeste de la provincia de Buenos Aires, entre abril y mayo de 2008 (Figura 1 del Área de estudio). Los sitios fueron elegidos para representar la máxima heterogeneidad en los cuerpos de agua del área. Esta área se caracteriza por presentar numerosos arroyos y un menor número de lagos someros, por lo cual se muestreó un mayor número de los primeros. Todos los sitios fueron muestreados una vez y de manera simultánea para evitar variaciones debidas a efectos estacionales.

En cada sitio de muestreo se registró la temperatura del agua, la profundidad, el pH y la conductividad con instrumentos de campo. La cobertura de la vegetación acuática fue estimada visualmente y se estableció una variable nominal con fines estadísticos (0= sin vegetación, 1= baja cobertura de vegetación, < 50%, y 2= alta cobertura de vegetación, > 50%). Las muestras de agua fueron colectadas en botellas de polietileno y mantenidas en la heladera hasta su transporte al laboratorio. Además, se tomó una muestra de sedimento por sitio (~ 0,5 kg) para realizar análisis sedimentológicos, de humedad y de contenido de materia orgánica.

Los moluscos vivientes fueron buscados entre la vegetación sumergida, debajo de piedras y sobre el sustrato y colectados manualmente y con la ayuda de tamices (0,5 mm de abertura de malla). El muestreo se desarrolló por tiempo de esfuerzo (número de caracoles capturados por hora) siguiendo a Martín *et al.* (2001), y conducidos por la misma persona para evitar sesgos en el muestreo.

Análisis de Laboratorio

Las variables químicas de las muestras de agua fueron analizadas dentro de los dos días de la recolección y realizadas aplicando métodos estándar (APHA, 1992). Los datos químicos incluyeron nitratos (NO_3^-), sulfatos (SO_4^{2-}), cloro (Cl^-), flúor (F^-), fosfatos (PO_4^{3-}), carbonatos (CO_3^{2-}), bicarbonatos (HCO_3^-), magnesio (Mg^{+2}), calcio (Ca^{+2}), sílice (SiO_2) y dureza (mg/l de CaCO_3).

Las características del sedimento incluyeron la presencia de rocas (“tosca”, sustratos artificiales, grava) y el tamaño de grano, el cual fue analizado usando la técnica de “Tamizado en seco” de Folk (1968). Las categorías de tamaño de grano que se tuvieron en cuenta fueron: arena gruesa (> 500 μm), arena media (250–499 μm), arena fina (125–249 μm), arena muy fina

(62–124 μm), y fango (limo y arcilla, $<62 \mu\text{m}$). También se estimó el contenido de materia orgánica de cada muestra, usando el método de pérdida por ignición (a 550 °C durante 4 h), y el contenido de agua, por el método del secado del sedimento a 105 °C durante 24 h (Heiri *et al.*, 2001).

Las especies de moluscos se identificaron usando la morfología externa (concha) e interna (partes blandas), y se registró su abundancia. La identificación de los moluscos se basó en los siguientes trabajos: de Castellanos y Fernández (1976), Gaillard y de Castellanos (1976), Fernández (1981a b), de Castellanos y Gaillard (1981), Rumi (1991), y de Castellanos y Landoni (1995).

Análisis de datos

Se realizó un análisis de correlación de momento producto estándar con el fin de identificar aquellas variables ambientales que estuviesen fuertemente correlacionadas, permitiendo que algunas de ellas fueran excluidas de los análisis estadísticos subsecuentes ($p < 0,01$). Los datos ambientales fueron transformados a logaritmo ($\log(x+1)$) para satisfacer los supuestos de normalidad y homoscedasticidad, a excepción de la cobertura vegetal acuática.

La ordenación de las muestras se realizó usando un Análisis de Componentes Principales (ACP). También se realizó un Análisis de Agrupamiento (AA) basado en la distancia euclidiana para agrupar los sitios que presentaran mayor similitud en la composición de especies. Estos análisis fueron ejecutados en el programa PAST ver. 1.81 (Hammer *et al.*, 2008). Los agrupamientos definidos en el Análisis de Agrupamiento fueron marcados en el diagrama de ordenación del ACP.

Se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) para examinar las relaciones entre las abundancias de moluscos y las variables ambientales. El ACC fue ejecutado en el programa CANOCO 4.0 (ter Braak y Šmilauer, 1998). Una serie de ACCs parciales, ejecutados con una variable explicativa por vez, fueron usados para separar la variación total en la abundancia de moluscos en componentes que representen la contribución única de las variables ambientales individuales (Bocard *et al.*, 1992). La significancia estadística fue evaluada usando un Test de Monte Carlo (versión completa) realizando 999 permutaciones a un $p \leq 0,001$.

RESULTADOS

Los arroyos y lagos someros muestreados fueron muy poco profundos (<1 m), y estuvieron caracterizados por aguas alcalinas (pH 8,19–9,80) y muy duras (96,5–743 mg l⁻¹ CaCO₃). En general, la conductividad se incrementó desde el NE al SO, con valores que tuvieron un rango desde 0,5 a 4,3 mS cm⁻¹ (Apéndice 1). Sin embargo, dos de los lagos localizados más al norte de la región (sitios 1 y 2) mostraron altas conductividades (~6 mS cm⁻¹) como también valores de dureza más altos (~ 700 mg l⁻¹ CaCO₃). Todos los cuerpos de agua mostraron concentraciones de nutrientes muy altas, desde eutróficas a hipereutróficas. La mayoría de los lagos someros exhibieron trazas de nitrato (por debajo de 0,5 mg l⁻¹), mientras que los arroyos tuvieron concentraciones mayores (hasta 39,8 mg l⁻¹). Los fosfatos, por otro lado, variaron entre 0 y 3,5 mg l⁻¹, aunque la mayoría de los sitios mostraron valores entre 0,15 y 0,3 mg l⁻¹ (Apéndice 1).

Los moluscos estuvieron presentes en 29 de los 30 sitios muestreados. El único sitio donde no se registraron moluscos fue la Laguna Salada (sitio 24). Se registraron un total de 1.708 especímenes pertenecientes a 8 especies (7 gasterópodos y 1 bivalvo). Las especies de gasterópodos estuvieron representadas por: *Biomphalaria peregrina* (d'Orbigny, 1835), *Chilina parchappii* d'Orbigny, 1835, *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835), "*Physa acuta*" (Draparnaud, 1805), *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822), "*Stenophysa marmorata*" (Guilding, 1828) y *Uncancylus concentricus* (d'Orbigny, 1835). El bivalvo registrado fue *Musculium argentinum* (d'Orbigny, 1835) (Figura 1.1, Tabla 1.1, Apéndice fotográfico). A los fines de evitar confusiones taxonómicas, cabe mencionar aquí que la familia Physidae es aún objeto de importantes revisiones sistemáticas. Si bien en el presente capítulo se ha seguido la sinonimia propuesta por Paraense y Pointier (2003), quienes consideran a *Physella cubensis* (especie citada para Argentina) un sinónimo menor de *Physa acuta*, otros autores como es el caso de Taylor (2003) las consideran especies diferentes. Además, este autor las ubica dentro del género *Haitia* y considera que la especie presente en Argentina es *Haitia acuta* o *Haitia mexicana*. Por otra parte, Taylor (2003, 2004) señala que la distribución de *Stenophysa marmorata* no alcanzaría el territorio argentino, y que los especímenes de la Argentina podrían pertenecer a otra u otras entidades, no asignando categoría genérica o específica alguna. En el presente capítulo las especies se mencionan entre comillas hasta tanto se resuelva la cuestión, sin que ello implique un acuerdo a tal denominación.

Figura 1.1– Moluscos vivos registrados en el área de estudio durante el presente trabajo, A. huevos de *Pomacea canaliculata*, B. *P. canaliculata*, C. *Biomphalaria peregrina*, D. “*Stenophysa marmorata*”, E. *Uncancylus concentricus*, F. *Chilina parchappii*, G. *Musculium argentinum*, H. “*Physa acuta*”, I. *Heleobia parchappii*.

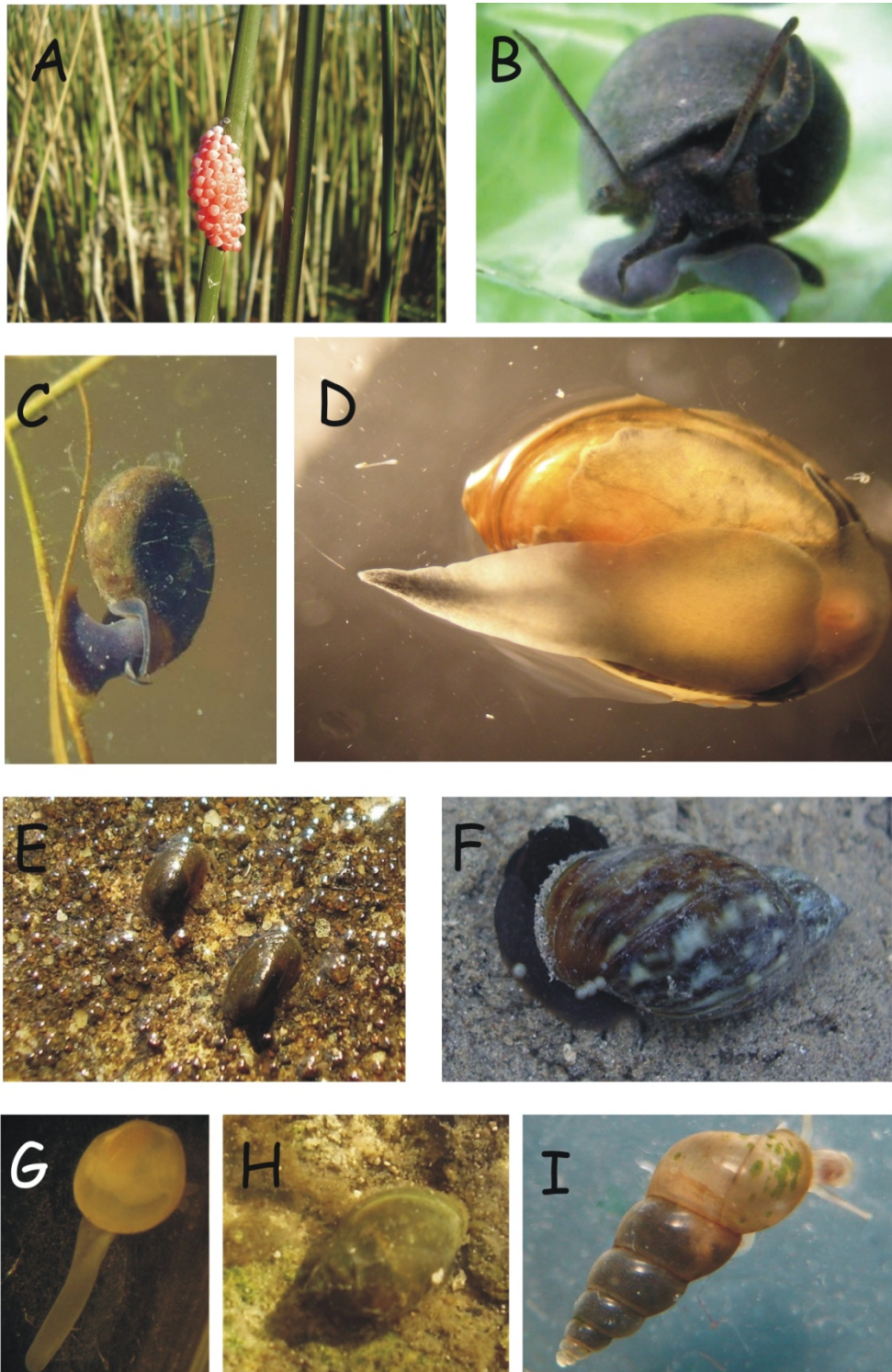


Tabla 1.1 - Número de especímenes capturados por especie en cada sitio de muestreo

	<i>Heleobia parchappii</i>	<i>Biomphalaria peregrina</i>	<i>Uuncancylus concentricus</i>	<i>Musculium argentinum</i>	<i>Chilina parchappii</i>	<i>Pomacea canaliculata</i>	“ <i>Stenophysa marmorata</i> ”	“ <i>Physa acuta</i> ”
1	28	0	0	0	0	0	0	0
2	92	0	0	0	0	0	0	0
3	68	5	0	0	0	3	0	0
4	4	0	2	1	0	0	0	0
5	96	0	0	0	36	0	0	1
6	3	1	0	0	0	0	0	0
7	0	2	3	0	17	0	43	0
8	0	1	0	0	0	0	0	38
9	65	0	0	0	0	0	0	0
10	145	1	1	2	9	0	0	0
11	2	1	0	0	0	0	0	0
12	33	1	0	1	35	0	0	0
13	13	27	2	0	0	0	0	0
14	5	0	0	0	0	0	0	0
15	0	3	0	0	0	0	0	0
16	0	4	0	0	0	0	0	0
17	5	0	0	0	32	0	0	0
18	50	0	0	0	0	0	0	0
19	0	10	0	1	0	0	0	0
20	14	0	0	0	0	0	0	0
21	4	0	0	0	0	0	0	0
22	147	0	0	1	66	0	0	0
23	20	4	0	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0	0	0	0
25	11	0	0	0	0	0	0	0
26	7	0	0	0	0	0	0	0
27	0	7	0	0	0	0	0	0
28	179	0	0	0	56	0	0	0
29	267	0	0	0	4	0	0	0
30	0	0	29	0	0	0	0	0

La vegetación acuática estuvo dominada por macrófitas como *Ludwigia* sp., *Hydrocotyle* sp., *Potamogeton* sp., *Ceratophyllum* sp., *Myriophyllum* sp., *Lemna* sp., *Ricciocarpus* sp., *Azolla* sp. y *Wolffia* sp órdenes Enteromorpha y Charales.

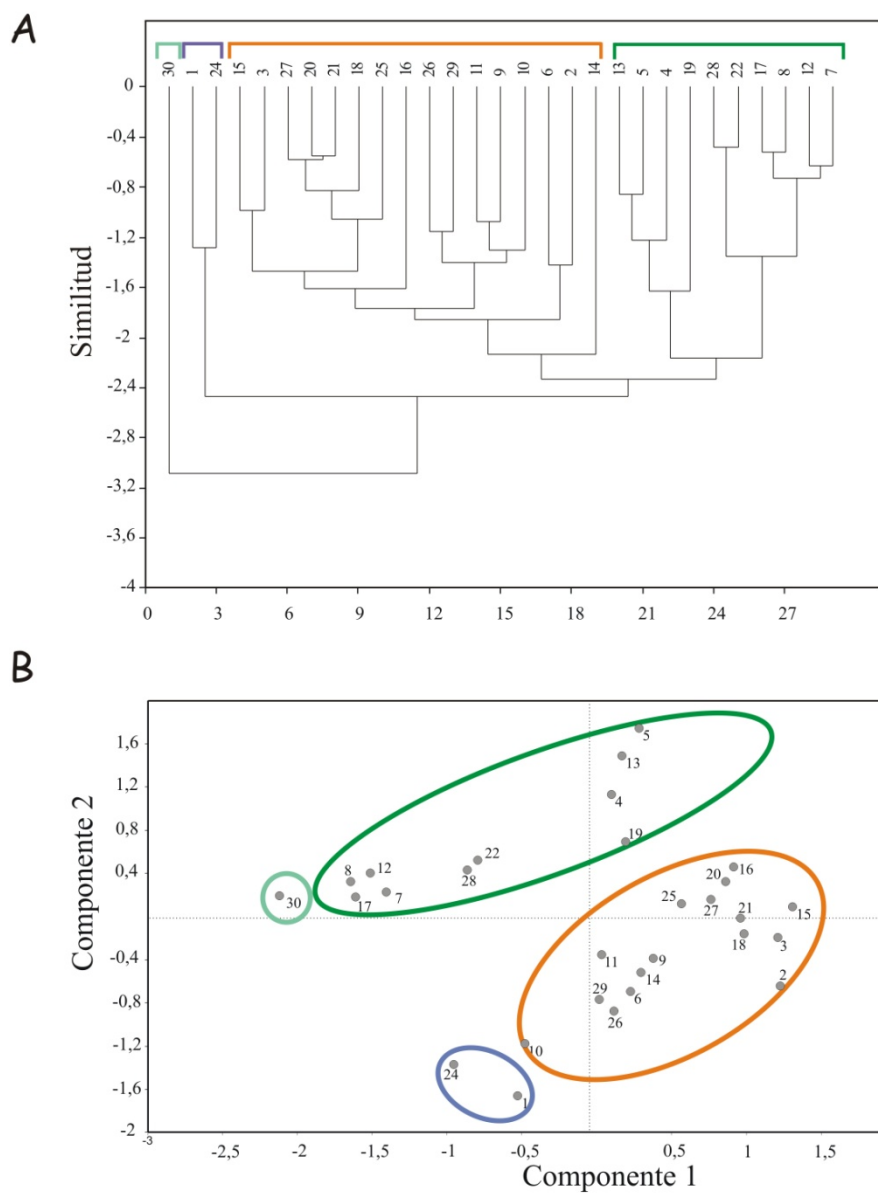
También se registraron algas pertenecientes a los La riqueza específica varió entre 1 y 3, a excepción del sitio 10 en el cual fue de 5. La especie más ampliamente distribuida y abundante en el área de estudio fue *H. parchappii*, siendo encontrada incluso en sitios con altos valores de conductividad (Apéndice 1). Esta especie fue registrada en sedimentos y en la vegetación sumergida. El bivalvo *Musculium argentinum* fue registrado por primera vez en el área, en baja abundancia. Este bivalvo es infaunal y fue encontrado viviendo enterrado entre los primeros centímetros debajo de la interfase agua-sedimento.

El análisis de correlación de momento producto estándar de los datos ambientales permitió reducir el número de variables medidas de 24 a 15 (Apéndice 1). La humedad mostró una correlación significativamente positiva ($r > 0,55$) con el porcentaje de materia orgánica, arenas finas, muy finas y fango. Las arenas medianas y gruesas estuvieron correlacionadas con las arenas finas ($r = 0,62$, $r = 0,81$ respectivamente). Las arenas muy finas estuvieron correlacionadas con el fango ($r = 0,76$) y los fluoruros ($r = 0,47$). Los carbonatos estuvieron correlacionados con el pH ($r = 0,50$). Los cloruros estuvieron positivamente correlacionados con la dureza ($r = 0,58$), los sulfatos ($r = 0,60$), y el magnesio ($r = 0,56$), y negativamente con los nitratos ($r = -0,51$). La dureza y el magnesio estuvieron correlacionados con el calcio ($r = 0,69$, $r = 0,55$, respectivamente) y los fluoruros con los bicarbonatos ($r = -0,48$). Por lo tanto, la matriz reducida quedó compuesta por el porcentaje de materia orgánica (Morg), gravas, arenas finas, fango, pH, conductividad, temperatura, profundidad, calcio, fosfatos, sulfatos, nitratos, bicarbonatos, sílice y cobertura de la vegetación acuática. La elección de las variables fue realizada teniendo en cuenta las variables que se consideraron más relevantes en la ecología y fisiología de los moluscos.

Cuatro grupos fueron definidos de acuerdo al AA (Figura 1.2). El primer grupo estuvo representado solo por el sitio 30 (Arroyo de la Tigra II) y se separó inicialmente de los otros grupos, lo cual pudo deberse a la presencia de sustrato artificial (que estuvo ausente en otros sitios). Este sitio estaba localizado justo debajo de un puente y los bloques representaban el remanente de una construcción. El segundo grupo estuvo representado por los lagos someros salinos (Laguna La Salada Grande, sitio 1 y La Salada, sitio 24). Los restantes sitios fueron agrupados en dos grupos principales que estuvieron diferenciados por el tipo de sustrato (sustrato blando vs. sustrato duro) y la cobertura de vegetación acuática. Los dos primeros componentes del ACP explicaron el 63% de la variación en los datos (Figura 1.2). El primer componente explicó el 37,7 % de la variación total y estuvo altamente correlacionado de manera positiva con la cobertura de vegetación acuática ($r = 0,76$) y negativamente con la presencia de sustrato duro ($r = -0,52$). El segundo componente explicó el 24,5 % de la variación total y exhibió una correlación positiva con el sustrato duro ($r = 0,64$) y la cobertura vegetal ($r = 0,48$) y

una correlación negativa con los sulfatos ($r = -0,40$). Por lo tanto el primer componente representa un gradiente de cobertura vegetal. De hecho, los sitios localizados en el lado derecho del diagrama fueron más vegetados que aquellos situados en el lado izquierdo. El segundo componente diferenció sitios con sustrato duro (mitad superior) de aquellos que tenían sustratos blandos (mitad inferior). Los lagos someros salinos estuvieron localizados en la mitad izquierda del diagrama del ACP. Estos lagos someros estuvieron caracterizados por una conductividad alta, la cual debe haber impedido el desarrollo de vegetación.

Figura 1.2 - A) Diagrama del Análisis de agrupamiento, B) Diagrama de ordenación del Análisis de componentes principales donde se muestran los grupos formados por el Análisis de agrupamiento. Para referencias de los sitios vease Tabla en el Apéndice.



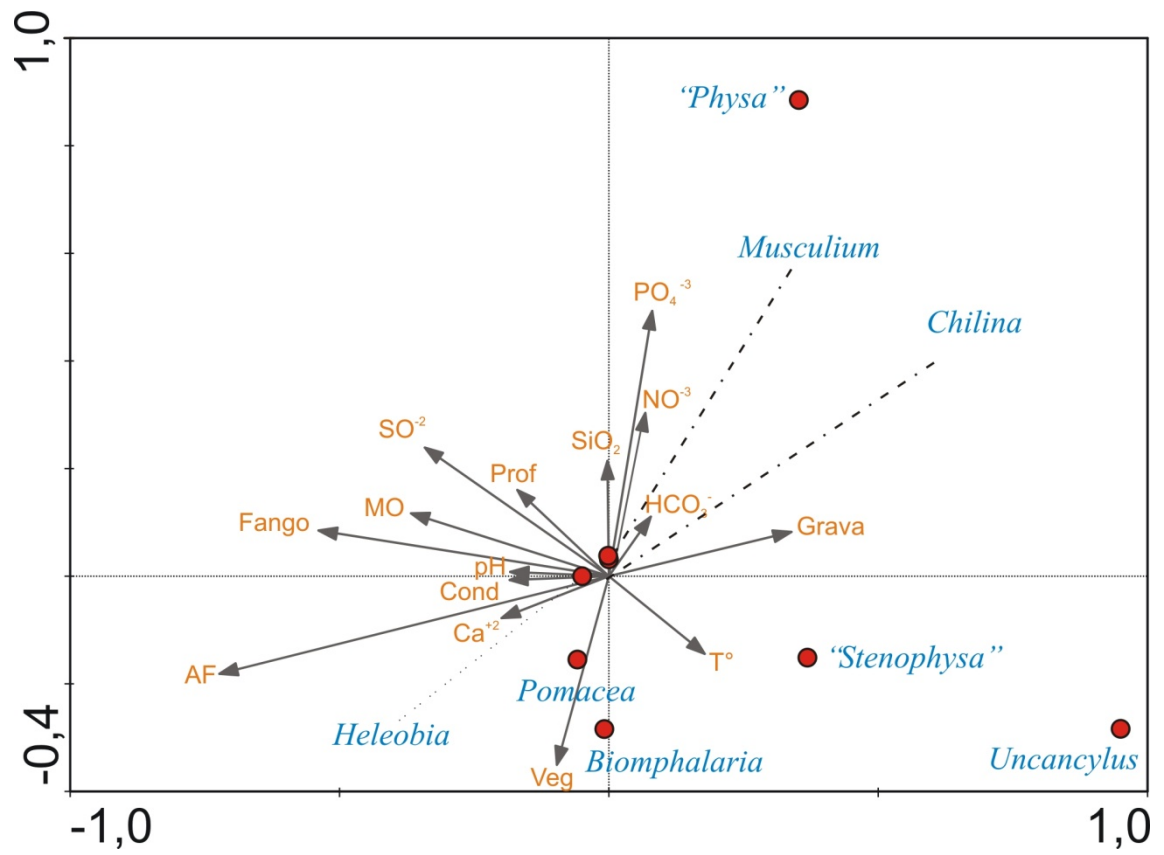
La ordenación de las especies basada en el ACC (Figura 1.3) mostró que el 77% de la varianza estuvo explicada por las variables seleccionadas. El test de Monte Carlo sin restricciones para todos los ejes canónicos fue significativo ($p=0,017$). Los ACCs parciales mostraron que la varianza total explicada estaba principalmente compuesta por las arenas finas (14,4 %), sulfatos (11,1 %), fango (10,6 %), profundidad (7,6 %), bicarbonatos (7,4 %), sustrato duro (6,9 %), fosfatos (6,4 %), nitratos (6,3 %) y cobertura vegetal (6,0 %). El resto de las variables explicó un 17,9 % de la varianza. Los primeros dos ejes del ACC representaron el 43,2 % de la variación en la composición de especies y 56,1 % de la relación especies-ambiente. Las correlaciones especie-ambiente del eje 1 del ACC ($r = 0,98$), y el eje 2 ($r = 0,87$) fueron altas e indicaron una fuerte relación de las especies con las variables ambientales (Tabla 1.2).

Tabla 1.2 - Resumen estadístico para los dos primeros ejes del ACC, con las 15 variables ambientales seleccionadas.

Ejes de ACC	Eje 1	Eje 2
Autovalores (λ)	0,793	0,670
Correlación Especie - ambiente	0,978	0,871
Varianza acumulativa (%)		
- de los datos de especies	23,4	43,2
- de las relaciones especies-ambiente	30,4	56,1
Suma de todos los autovalores		3,38
Suma de todos los autovalores canónicos		2,61

El diagrama de ordenación de especies y variables ambientales relacionó a *P. canaliculata* y a *B. peregrina* con la cobertura vegetal. En cambio, la abundancia de *H. parchappii* estuvo relacionada a las arenas finas, el fango, el calcio y la conductividad. *C. parchappii* estuvo restringida al sustrato duro. En los mismos sitios donde se registró *C. parchappii*, se registró también a *M. argentinum*, pero este último estuvo siempre restringido a zonas donde existía acumulación de sedimentos blandos. Además, siempre se encontró en muy baja abundancia (uno o dos individuos por unidad de muestreo). *U. concentricus* se registró también en muy baja abundancia en la mayoría de los sitios pero en el Arroyo de la Tigra II (sitio 30) exhibió altas abundancias. “*S. marmorata*” estuvo presente sólo en el Arroyo El Peligro (sitio 13), sobre sustrato duro, y abundante vegetación acuática. A excepción de un individuo encontrado en el Arroyo Grande II (sitio 5), “*P. acuta*” fue abundante en sitios con altos valores de nitratos y fosfatos (Arroyo El Pantanoso, sitio 8).

Figura 1.3 - Diagrama de Análisis de Correspondencia Canónica.



DISCUSIÓN

Las principales variables que influenciaron la distribución de los moluscos fueron la vegetación acuática, el sustrato y la conductividad. Las dos primeras variables (junto con la profundidad y la corriente) han sido mencionadas anteriormente como variables importantes que influyen la distribución de los caracoles. La evidencia sugiere que los caracoles utilizarían las macrófitas como fuente de alimento, sustrato, e incluso como amortiguadoras de la velocidad de corriente (ver Dillon, 2000 y las referencias que allí figuran). Los caracoles pulmonados están adaptados a vivir principalmente en aguas calmas, existiendo muy pocas especies en ambientes lóticos, su presencia en ríos está restringida a remansos y remolinos (Dillon, 2000). En el sudeste de la región pampeana la mayoría de las especies estuvieron presentes tanto en ambientes lénticos como lóticos. Esto se puede deber a la similitud ambiental exhibida por los cuerpos de agua de esta región, que está relacionado con la escasa pendiente de la cuenca. De hecho, ambos ambientes tienen bajas velocidades de corriente y amplia cobertura vegetal. Sólo un sitio, La Salada (sitio 24), no registró ninguna especie de molusco, lo cual se pudo deber a los altos niveles de carbonatos (2082,5mg/l) y bicarbonatos (2597mg/l) que no fueron registrados en ningún otro sitio. Aunque en el presente trabajo “*P. acuta*” y “*S. marmorata*” estuvieron exclusivamente ligadas a ambientes lóticos, es sabido de su presencia también en ambientes lénticos del área (González Sagrario, com. per.).

H. parchappii es una especie de amplia distribución en Argentina, abundante en la región pampeana (Gaillard y Castellanos, 1976, de Castellanos y Landoni, 1995). A pesar de estar ampliamente distribuida en ambientes dulceacuícolas, la especie puede desarrollar y mantener poblaciones estables en aguas salobres con salinidades medias entre 17‰ y 23‰ (De Francesco e Isla, 2004). La relación entre *H. parchappii* y la conductividad ha sido también demostrada por Martín (1998), Peretti (2005), De Francesco (2007), Ciocco y Scheibler (2008), De Francesco y Hassan (2009) y Hassan *et al.* (2012). En concordancia con estos resultados, en el presente estudio, el ACC mostró que la conductividad influye la distribución de *H. parchappii* en el sudeste pampeano. De hecho, fue la única especie representada en sitios con niveles de conductividad mayores que 1,7mS/cm. De la misma forma, Peretti (2005), Ciocco y Scheibler (2008), y De Francesco y Hassan (2009) también encontraron a esta especie habitando sola en lagos salinos de las provincias de La Pampa y Mendoza. Por lo tanto, la presencia de *H. parchappii* sin la coexistencia de ninguna otra especie puede ser indicadora de aguas mesohalinas (De Francesco, 2010; en prensa), lo cual tiene implicancias para el reconocimiento de eventos de salinizaciones pasadas debidos a eventos de fuertes sequías como los que usualmente se registran en el área (Laprida y Valero-Garcés, 2009).

A pesar de sus diferentes hábitos de vida, *M. argentinum* fue registrado en los mismos sitios que *C. parchappii*. La coexistencia de estas dos especies puede ser explicada por la heterogeneidad especial de los sitios, donde es común la acumulación de sedimentos blandos, la presencia de sustratos duros, y de vegetación en parches. En Argentina, distintas especies del género *Chilina* han sido también encontradas en aguas de baja turbidez de áreas templadas y templado-frías. Particularmente, *C. parchappii* vive sujeta a rocas, plantas acuáticas, y también en sustrato fangoso (de Castellanos y Gaillard, 1976). Muchos autores señalaron la preferencia de *Chilina* por rocas y otros sustratos duros (Martín, 1998). Sin embargo, también observaron los caracoles deslizándose sobre sustratos fango-arenosos así como macrófitas sumergidas. De hecho, las rocas y los tallos son los sitios preferidos para la oviposición de *C. parchappii* (Martín, 1998). Más aún, la distribución de *C. parchappii* parece estar limitada por su capacidad fisiológica reguladora en aguas pobremente mineralizadas así como su necesidad de un sustrato adecuado para la oviposición (Martín, 1989). Los resultados obtenidos aquí apoyan las interpretaciones previas. Esta especie fue registrada en arroyos con sustrato duro y estuvo ausente en cuerpos de agua lénticos teniendo sustratos blandos así como en aguas mesohalinas. Para propósitos paleoambientales, se puede concluir que *C. parchappii* es un indicador confiable de ambientes lóticos.

B. peregrina desarrolla poblaciones abundantes, preferentemente en ambientes léticos con vegetación sumergida (Rumi, 1991). La relación de esta especie con la vegetación acuática puede ser explicada por el hecho de que las plantas reducen la velocidad de corriente, proveen oxígeno y absorben sustancias tóxicas. A su vez, son sustrato adecuado para la oviposición y alimentación debido al perifiton que crece sobre las mismas (Van Schayck, 1985). Este caracol muestra reotaxis a los estímulos químicos de las plantas y es capaz de seguir gradientes de concentración (Martín, 1998). De acuerdo con esto, los resultados obtenidos en el presente estudio (el ACC relacionó esta especie con la vegetación acuática) coinciden con los hallazgos anteriores. La baja abundancia de *B. peregrina* (así como de *P. canaliculata*) puede ser explicada por la fecha de muestreo (otoño). Como la vegetación sumergida exhibe bajas densidades en esta estación, los caracoles también están presentes en bajas abundancias. Es sabido que *P. canaliculata* permanece enterrada en el sedimento hasta que las condiciones sean más cálidas (Martín *et al.*, 2001).

La preferencia de las lapas (Ancylini) por los sustratos duros ha sido ampliamente documentada. Los desplazamientos parecen ser dificultosos en sedimentos finos y requieren una cantidad significativa de moco pedal. *Uncancylus concentricus* ha sido citado en asociación con macrófitas, material vegetal alóctono y rocas (Martín, 1998). En el presente estudio, la especie fue registrada sobre el junco *Schoenoplectus californicus* y sobre bloques artificiales. Martín

(1989) asoció esta especie a rocas debido a la morfología particular de su pie y concha. Por lo tanto, la presencia de esta especie puede ser indicativa de la presencia de sustratos duros (macrófitas, bloques, rocas) en cuerpos de agua.

“*Physa acuta*” fue registrada por primera vez en la región (dato previamente publicado en Tietze y De Francesco 2008). Solamente una población de esta especie fue encontrada en el presente estudio. Fue registrada en el sitio 8 (Arroyo El Pantanoso), el cual estaba caracterizado por valores altos de fosfatos y nitratos (Tabla 1.1). El resto de las especies de moluscos parecerían no ser tolerantes a esos valores de polución. En Arroyo Grande SII se halló un solo individuo. Mouthon (1996) señaló que “*P. acuta*” parece ser una de las especies más tolerantes y Martín (1989) encontró a este caracol en dos estaciones cerca de la ciudad de Bahía Blanca, la cual tiene un significativo impacto antrópico. La otra especie de físido registrada en esta área (“*Stenophysa marmorata*”) estuvo presente en el Arroyo Grande III (S7), un sitio que no difiere significativamente de los demás. Ninguna población fue encontrada, solo algunos pocos individuos flotando que podrían representar componentes alóctonos a nivel de micro hábitat. Es probable que la presencia de “*S. marmorata*” aquí sea consecuencia de su gran movilidad debido a su gran pie así como su habilidad de flotación (Núñez, com. per.). Aunque “*P. acuta*” parece ser un buen indicador de polución en el área, la especie es exótica para la Argentina y, por lo tanto, no es registrada fósil en el área.

CONCLUSION

Las especies de moluscos representadas en el sudeste de la provincia de Buenos Aires exhiben un amplio rango de tolerancias ecológicas, por lo cual, la mayoría de ellas se encuentran indistintamente en diferentes cuerpos de agua de la región (por ejemplo *H. parchappii* y *B. peregrina*). Esto puede ser explicado por el hecho de que los cuerpos de agua poseen características ambientales similares debido a la homogeneidad del área. Igualmente, se pueden reconocer diferencias sutiles en determinados micro-hábitats por la presencia de algunas especies, lo que permite el reconocimiento de circunstancias locales para la reconstrucción de ambientes pasados. Entre estas se destaca *Ch. parchappii*, una especie claramente indicadora de condiciones loticas, representada exclusivamente en arroyos y ríos de sustrato duro. También *U. concentricus* se restringe a sustratos duros ya sean rocas o vegetación sumergida. La presencia de esta especie en los lagos someros es indicadora indirecta de la presencia de macrófitas. Finalmente "*Physa acuta*" puede sobrevivir en ambientes con altos valores de fosfatos y nitratos, siendo indicadora de ambientes poluídos.

~ PARTE II ~

Tafonomía actualista

ÁREA Y ESTRATEGIA DE MUESTREO

El estudio se realizó en dos áreas ubicadas a diferentes altitudes con respecto al nivel del mar, La Brava (LB) y Nahuel Rucá (NR) (ver Figura 1 del Área de estudio). La Brava (LB) se localiza en las proximidades de las sierras de Tandilia, donde se originan la mayoría de los arroyos que discurren en la zona, mientras que Nahuel Rucá (NR) se sitúa próxima a la costa, en una zona de muy baja pendiente donde la mayoría de los arroyos desembocan en el mar. Los arroyos y lagos de ambas áreas son pequeños y someros, con bajas conductividades (entre 0,3 y 5 mS/cm) y aguas alcalinas (pH = 8-10). Los sedimentos están dominados por fango (44-63%) y arenas muy finas (21-43%) (Para más información ver Tietze y De Francesco, 2010).

En cada área, un total de 10 sitios (5 lénticos + 5 lóticos) fueron muestreados estacionalmente. El muestreo consistió en la recolección de los moluscos vivos (biocenosis) y muertos (tanatocenosis) de la zona litoral de manera manual y con la ayuda de tamices (0,5 mm de abertura de malla), usando cuadrículas con un área de muestreo de 5 m² y una profundidad de penetración de aproximadamente 5 cm. De acuerdo con Cummins (1994) y Martello *et al.* (2006) esta área es adecuada para la baja abundancia de moluscos que habitan los ambientes de agua dulce. Los moluscos vivos fueron buscados entre la vegetación sumergida, bajo rocas, y en el sustrato, los especímenes muertos fueron muestreados solamente en el sustrato. El muestreo se llevó a cabo por tiempo de esfuerzo (número de moluscos capturados por hora) siguiendo la metodología propuesta por Martín *et al.* (2001), y fue conducido por la misma persona a fin de evitar sesgos en el muestreo.

Los especímenes colectados vivos y las conchas o fragmentos de conchas fueron transportados al laboratorio e identificados a nivel de especie cuando fue posible, y contados. Para los bivalvos, cada valva desarticulada fue clasificada como izquierda o derecha. El número total de bivalvos por muestra correspondió al número de valvas más abundante sumado al número de especímenes articulados encontrados.

Todos los especímenes fueron analizados en el laboratorio bajo lupa binocular. La identificación de los moluscos se basó en de Castellanos y Fernández (1976), Gaillard y de Castellanos (1976), de Castellanos y Gaillard (1981), Fernández (1981a, b), Rumi (1991), y de Castellanos y Landoni (1995).

Figura 2 – A - Mapa del área de La Brava (LB). Los círculos y cuadrados representan los ambientes lénticos y lóticos respectivamente; B – Foto de la Laguna La Brava; C – Foto del Arroyo El Peligro.

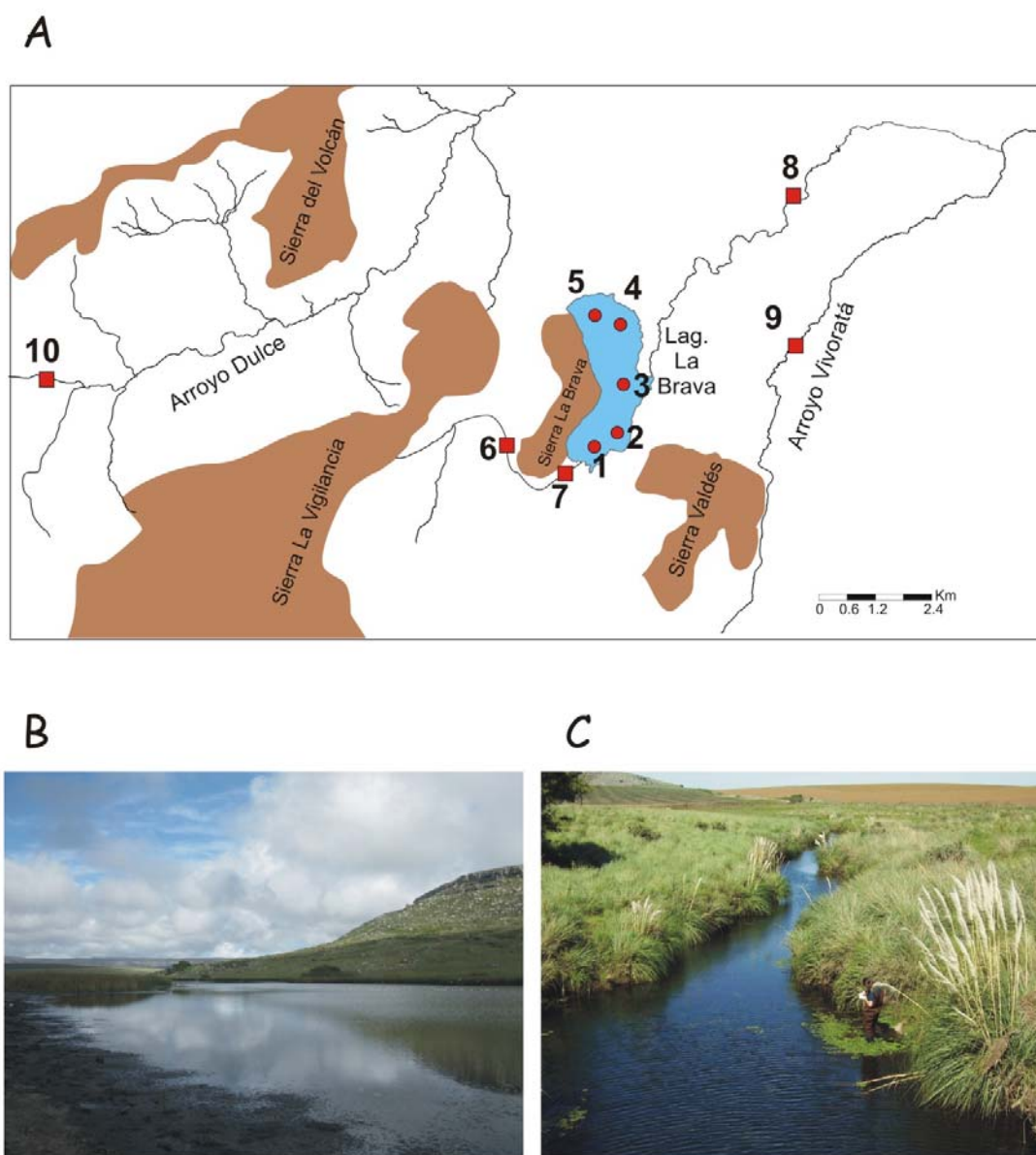
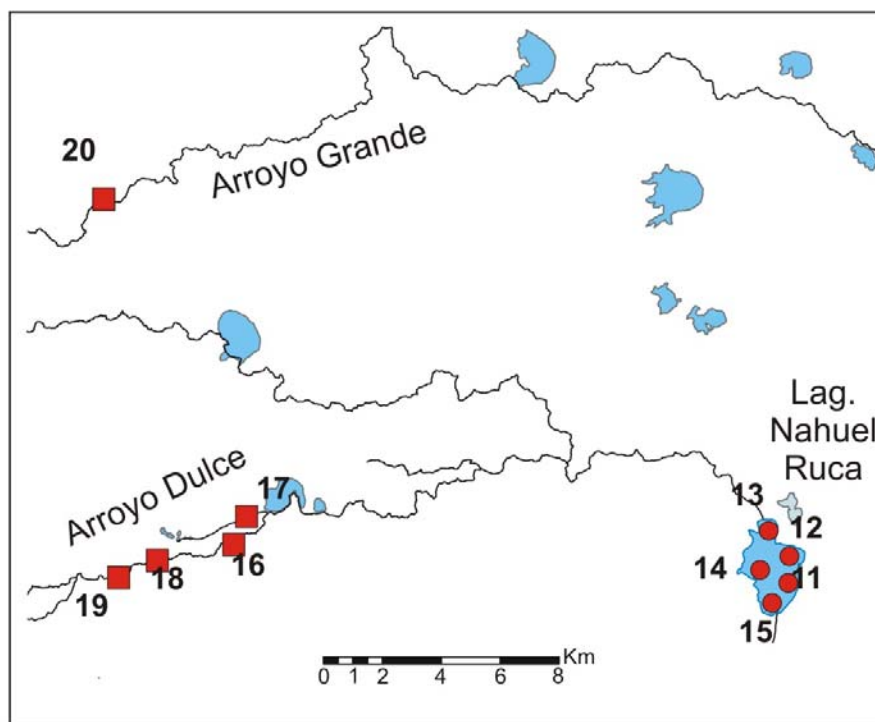


Figura 3 – A - Mapa del área de Nahuel Rucá (NR). Los círculos y cuadrados representan los ambientes lénticos y lóticos respectivamente; B – Foto de la Laguna Nahuel Rucá; C – Foto de Arroyo Dulce.

A



B



C



CAPITULO II

Fidelidad composicional de ensamblajes de moluscos subfósiles en arroyos y lagunas del sudeste pampeano, Argentina²

INTRODUCCIÓN

La fidelidad composicional es una medida indirecta del grado de similitud que existe entre una comunidad viviente y su potencial ensamble de muerte. En otras palabras, permite estimar cuán fielmente pueden usarse los restos preservados en los sedimentos como indicadores paleoecológicos. Para esto, se utilizan ‘comparaciones vivo-muerto’, en las cuales la composición de un ensamble de muertos es comparada con la comunidad viviente local (Behrensmeyer *et al.*, 2000). Muchos de los trabajos llevados a cabo en ambientes marinos marginales (estuarios, marismas, bahías y planicies de marea) han demostrado que la mayoría de los taxa con partes preservables están representados en los ensamblajes de muertos, comúnmente en el orden de rangos correcto (abundancia relativa), y sin haber experimentado un transporte significativo fuera de su hábitat (Kidwell y Bosence, 1991; Kidwell y Flessa, 1995; Kidwell, 2001, 2002; Lockwood y Chastant, 2006). Recientemente se ha demostrado que los ensamblajes de moluscos marinos muertos tienen una gran capacidad para captar gradientes ambientales de la misma forma que lo hacen los ensamblajes de moluscos vivos (Tomašových y Kidwell, 2009). Asimismo, las diferencias cuantitativas entre los ensamblajes de vivos y muertos pueden indicar impactos antropogénicos en los ecosistemas, proporcionando una herramienta útil para reconocer cambios fuertes y recientes en los sistemas ecológicos (Kidwell 2007, 2008; Erthal *et al.*, 2011; Terry, 2010a). Por lo tanto, la fidelidad composicional es una herramienta eficaz aunque todavía existen muchas incertidumbres metodológicas y conceptuales en los estudios de fidelidad “vivo-muerto”.

A pesar de los avances descriptos anteriormente, nuestro entendimiento de la fidelidad es todavía limitado porque la mayoría de los estudios realizados a la fecha estuvieron restringidos a moluscos marinos o estuariales (Kidwell, 2001, 2002, 2008; Kowalewski *et al.*,

2003; Zuschin y Oliver, 2003; Lockwood y Chastant, 2006; Olszewski y Kidwell, 2007), corales (Pandolfi y Greenstein, 1997; Pandolfi y Minchin, 1996; Edinger *et al.*, 2001; Pandolfi, 2001; Pandolfi y Jackson, 2001), braquiópodos (Carroll *et al.*, 2003; Kowalewski *et al.*, 2003; Tomašových, 2004; Krause *et al.*, 2010), mamíferos (Behrensmeier y Chapman, 1993; Davis, 2005; Terry, 2010a b; Miller, 2011), etc. Recientemente, se ha comenzado también a evaluar la fidelidad en los moluscos terrestres (Yanes *et al.*, 2008, 2011). También recientemente, se estudió y confirmó la capacidad predictiva de los moluscos terrestres para estimar factores ambientales locales basándose en la composición específica, lo que señaló su potencial para realizar inferencias a partir de los ensamblajes fósiles (Horsák, 2011). Por el contrario, los sistemas dulceacuícolas han recibido poca atención, existiendo al presente un conocimiento muy limitado en lo que se refiere incluso a las cuestiones más básicas de los procesos de fosilización y de preservación de los organismos. Algunos estudios preliminares realizados en moluscos dulceacuícolas demostraron que la fidelidad ‘vivo-muerto’ puede ser alta (Cummins, 1994; Martello *et al.*, 2006) o baja (Briggs *et al.*, 1990), dependiendo del tipo de organismos y del ambiente estudiado. Por ejemplo, Cummins (1994) estudió bivalvos unióndidos de arroyos y reservorios del centro-este de Ohio (USA), mientras que Briggs *et al.* (1990) y Martello *et al.* (2006) analizaron la malacofauna total (bivalvos + gasterópodos) presente en sistemas fluviales de Austria y Brasil, respectivamente. Por lo tanto, el conocimiento tafonómico en ambientes dulceacuícolas actualmente está sesgado hacia algunos hábitats y taxa particulares, y falta información de cómo varía la fidelidad en la composición y la diversidad entre los distintos ambientes.

El objetivo del presente capítulo es comparar la fidelidad de los moluscos subfósiles en ambientes lóticos y lénticos del sudeste pampeano. En particular: (a) evaluar cuán fielmente representan los ensamblajes de muertos depositados la composición específica y la diversidad de las comunidades vivas locales, tanto a una escala de sitio como de hábitat, y (b) evaluar si las diferencias composicionales y de diversidad entre sitios se preservan en los ensamblajes de muertos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ecología – Además de las especies registradas en el capítulo I de la presente tesis, en esta parte se registraron otras tres especies de gasterópodos planórbidos, tres especies terrestres y una especie estuarial (Figura 1 del Apéndice). Las especies de planórbidos, *Drepanotrema heloicum*, *D. lucidum*, y *Antillorbis nordestensis*, prefieren microhabitats vegetados en partes someras de los cuerpos de agua dulce (Tietze y De Francesco, 2010; Tietze *et al.*, 2011). Uno de los caracoles terrestres es *Succinea meridionalis*, que en este estudio fue encontrada asociado a macrófitas emergentes. Es un caracol que vive asociado a ambientes acuáticos (Landoni, 1992) y que además ha sido registrado como fósil en el área (Prieto *et al.*, 2004, Steffan, 2007, De Francesco *et al.*, 2012). El gasterópodo *Omalonyx* sp. también vive asociado a macrófitas y vegetación adyacente en pantanos, áreas de inundación, etc. (Arruda y Thomé, 2008). El tercer gasterópodo terrestre hallado corresponde a un representante de la familia Charopidae. Finalmente, la especie estuarial registrada correspondió a *Heleobia australis*. Estas dos últimas especies son alóctonas ya que pertenecen al ambiente terrestre y estuarial, respectivamente, razón por la cual se los excluyó de los análisis.

Análisis de la fidelidad en la diversidad dentro de los sitios y dentro de los hábitats- Con el fin de evaluar la fidelidad de la diversidad y la composición entre los ensamblajes vivos (EVs) y muertos (EMs), se obtuvieron las siguientes medidas para cada sitio de muestreo: (1) número total de individuos por sitio (n), (2) abundancia relativa de las especies, (3) riqueza (S), y (4) dos índices de diversidad alfa: el índice de Shannon-Wiener (H' ; Magurran, 1988) y el de Simpson ($1-D$; Simpson, 1949). Además, las muestras fueron estandarizadas al mismo tamaño n ($n=60$) por rarefacción con el fin de evitar sesgos por los distintos tamaños de las muestras. La rarefacción se realiza por un remuestreo, al azar y sin reemplazo, de n individuos de todos los individuos presentes en el ensamblaje (Hurlbert, 1971; Heck *et al.* 1975). La estandarización por tamaño reduce los efectos estimados de la mezcla temporal, ya que cualquier decrecimiento en la resolución temporal de los EMs está generalmente asociado a un incremento en el tamaño de la muestra, asumiendo una tasa positiva de preservación de conchas. Las diferencias en diversidad entre EVs y EMs fueron comparadas a escala de hábitat a través del test de permutación entre dos muestras Monte Carlo, tanto en las muestras rarificadas como en las no rarificadas. En este capítulo se presentan los resultados de los análisis basados en datos crudos (no-estandarizados) y datos estandarizados por tamaño. Los índices de diversidad y la rarefacción fueron realizados usando el paquete Vegan (Oksanen *et al.*, 2011) en R.

Análisis de la fidelidad de las diferencias ambientales en diversidad – Se compararon las diferencias en la diversidad entre ambientes lóticos y lénticos a una escala de sitio con el test de permutaciones de dos muestras Monte Carlo, tanto en muestras rarificadas como en las no rarificadas. Aquí también se reportan los resultados de los análisis basados en datos crudos (no-estandarizados) y estandarizados por tamaño de muestra. Los test de permutación fueron realizados usando el paquete Perm (Fay y Shaw, 2010) en R.

Análisis de la fidelidad en las abundancias y en presencia/ausencia a escala de sitio – El índice de similitud de Sørensen fue usado para cuantificar similitudes composicionales (en la base de presencias/ausencias) entre EVs y EMs a escala de sitio, siguiendo la fórmula: $S = 2C/(A + B)$, donde S = índice de la similitud, A = número de especies en un ensamble, B = número de especies en otro ensamble, y C = número de especies en común en ambos ensambles. Este índice varía desde 0 donde no existen especies que se superpongan entre el ensamble vivo y el muerto, a 1 cuando exactamente las mismas especies son encontradas en ambos ensambles (Odum, 1971).

Para comparar visualmente las abundancias proporcionales entre los pares de EVs (eje x) y EMs (eje y) se realizaron ordenaciones bivariadas, las cuales se presentan separadamente para ambientes lóticos y lénticos de LB y NR.

Análisis de la fidelidad en las abundancias y en presencia/ausencia a escala de hábitat – Para cuantificar la fidelidad en la presencia/ausencia entre EVs y EMs, a escala de hábitat, también se utilizó el índice de similitud de Sørensen como se describió anteriormente.

La forma preferida para testear diferencias entre grupos (aquí vivo-muerto) en dispersiones multivariadas, con el fin de comparar las composiciones que están autocorrelacionadas más que completamente independientes, es usar disimilitudes multivariadas entre muestras y su grupo centroide (Anderson, 2006; Tomašových y Kidwell, 2009). Por lo tanto en este estudio se utilizó una versión adaptada del análisis de homogeneidad en las dispersiones multivariadas (HMD) propuesto por Tomašových y Kidwell (2011). Este es apropiado para muestras autocorrelacionadas que caracterizan la mayoría de los estudios vivo-muerto. Este análisis permite diferenciar los efectos de los procesos premortem y postmortem en ensambles con mezcla temporal (*time-averaged*). Las dos medidas de disimilitud que se usaron son: (1) la disimilitud de Jaccard, basada en datos de presencia/ausencia, la cual refleja la probabilidad de que dos especies elegidas al azar en dos ensambles no pertenezcan a ninguna de

las especies compartidas por ambos ensambles, y (2) la disimilitud de Horn-Morisita, basada en datos de proporciones de abundancias no transformadas de las especies, refleja la probabilidad de que dos individuos elegidos al azar de dos ensambles no pertenezcan a la misma especie.

La composición específica total basada en múltiples ensambles que habitan un ambiente o región, puede ser separada en dos partes usando un espacio multivariado euclideo definido por coordenadas principales. Estas partes son: la composición media del ensamble (representada por *el centroide de localización de los ensambles*) y la *dispersión de los ensambles* alrededor de su centroide (Anderson, 2006; Anderson *et al.*, 2006). En la versión utilizada la *variación total VM* (vivo-muerto) es expresada como la distancia promedio entre los EMs individuales y el centroide de los EVs. La *variación premortem* es estimada como la distancia composicional promedio de las réplicas espaciales de EVs a su centroide, y es debida a variaciones biológicas y de muestreo. La *variación postmortem*, no explicada por la variación entre EVs, es expresada como la distancia promedio entre EVs y su centroide (esto es, *variación premortem*) sustraída de la distancia promedio entre EMs y el centroide de los EVs. La distancia promedio entre los EMs y el centroide de los EVs, por lo tanto, mide sobre- y sub-dispersión de los EMs con respecto a la composición de los EVs. La *sub-dispersión* de los EMs corresponde a la pérdida de variación comparada con la de los EVs, pero los EMs están todavía embebidos dentro del espacio multivariado definido por los EVs. La *sobre-dispersión* de los EMs significa que los EMs ocupan porciones del espacio multivariado por fuera de aquellos ocupados por los EVs.

En el HMD el estadístico F es

$$F = (SS_e / (n-1)) / (SS_d / (N-p))$$

SS_e: suma de cuadrados de las distancias *entre*-grupos (se refiere a la suma de los cuadrados de las desviaciones entre la *gran* distancia (entre todos los ensambles y el centroide de los EVs) y la distancia promedio del *grupo* de los EVs (esto es, entre los EVs y su centroide) y EMs (entre EMs y el centroide de los EVs).

SS_d: suma de los cuadrados de las distancias *dentro* de los grupos (se refiere a la suma de cuadrados de las distancias entre los EMs y EVs individuales y su distancia de *grupo* promedio al centroide de los EV). La versión del HDM desarrollado por Tomašových y Kidwell (2011) fue realizado usando el programa estadístico R, versión 2.14.0 (R Development Core Team, 2009).

Análisis de la fidelidad de las diferencias ambientales en las variaciones en composición entre sitios – Para testear las diferencias en la disimilitud promedio entre los ensambles lénticos y lóxicos, separadamente para LB y NR, se utilizó el test de homogeneidad de las dispersiones

multivariadas, donde las dispersiones están representadas por distancias de las muestras al centroide del grupo en el espacio multivariado (Anderson *et al.*, 2006). El Análisis de Coordenadas principales (ACoP) de una matriz de disimilitud (basada en el índice de Horn-Morisita) ubica las observaciones multivariadas en un espacio euclídeano definido por ejes que preservan completamente las disimilitudes originales entre muestras (Anderson, 2006). Un valor de p se obtiene calculando el número de valores de F permutados que no exceden el valor F observado. Se usaron 999 permutaciones.

RESULTADOS

Composición general de los ensambles de vivos – Un total de 5550 individuos pertenecientes a 11 especies de moluscos fueron registrados en los EVs (Tabla 2.1). La fauna de bivalvos estuvo representada por 407 individuos de *Musculium argentinum*, mientras que los individuos restantes (n= 5143) correspondieron a los gasterópodos *Heleobia parchappii*, *Pomacea canaliculata*, *Chilina parchappii*, *Biomphalaria peregrina*, *Antillorbis nordestensis*, *Uncancylus concentricus*, “*Stenophysa marmorata*”, “*Physa acuta*”, *Succinea meridionalis*, y *Omalonyx* sp. (Apéndice fotográfico) La mayoría de los sitios estuvieron dominados por *H. parchappii*. La riqueza por sitio varió entre 3 y 8 en muestras no-rarificadas y entre 2 y 8 en muestras rarificadas (Tabla 2.3).

Composición general de los ensambles de muertos – Un total de 9899 individuos pertenecientes a 15 especies de moluscos fueron registrados en los EMs (Tabla 2.2). Al igual que los EVs la fauna de bivalvos estuvo representada por 543 individuos de *Musculium argentinum* (no hubo diferencias significativas en la proporción de valvas derechas e izquierdas), y el resto de los individuos (n= 9356) estuvieron representados por los gasterópodos *Heleobia parchappii*, *H. australis*, *Pomacea canaliculata*, *Chilina parchappii*, *Biomphalaria peregrina*, *Drepanotrema heloicum*, *D. lucidum*, *Antillorbis nordestensis*, *Uncancylus concentricus*, “*Stenophysa marmorata*”, “*Physa acuta*”, *Succinea meridionalis*, *Omalonyx* sp., y una especie terrestre de la familia Charopidae (Apéndice fotográfico). La mayoría de los sitios también estuvieron dominados por *H. parchappii*. La riqueza por sitio fue mayor que en los EVs variando entre 4 y 11 en muestras no-rarificadas y entre 2 y 9 en muestras rarificadas (Tabla 2.3, Figura 2.1). De la misma manera, la abundancia total por sitio fue mayor en los EMs que en los EVs, con excepción de Nahuel Rucá, donde los sitios lénticos presentaron el patrón opuesto.

Fidelidad de la diversidad dentro de los sitios y dentro de los hábitats – La comparación de la riqueza y los índices de Shannon-Wiener y Simpson entre EVs y EMs, mostró diferencias significativas solamente en la riqueza (S) en las muestras no-rarificadas (diferencia de medias= 1.5 y 1.4; $p= 0.05$ y 0.02 , en La Brava y Nahuel Rucá respectivamente, Figura 2.1). Esta diferencia no fue significativa en las muestras rarificadas (Tabla 2.4).

Tabla 2.1 - Número total de especímenes en los ensambles de moluscos vivos (EV)

	LB sitios lénticos				LB sitios lóticos				NR sitios lénticos					NR sitios lóticos						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Heleobia parchappii</i>	405	1222	28	40	74	19	36	3	60	98	60	32	251	219	348	154	173	279	540	92
<i>Biomphalaria peregrina</i>	14	10	31	2	10	35	1	0	1	0	50	16	9	8	34	16	14	29	18	3
<i>Musculium argentinum</i>	0	0	0	0	0	50	136	1	4	55	15	16	10	24	2	4	33	14	5	38
“ <i>Physa acuta</i> ”	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	8	5	4	6	29	2	0	2	0	13
“ <i>Stenophysa marmorata</i> ”	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chilina parchappii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	26	0	0	0	0	0	11	33	79	83	105
<i>Uncancylus concentricus</i>	7	4	2	8	2	0	124	11	0	2	2	1	1	16	10	11	2	1	3	16
<i>Pomacea canaliculata</i>	1	0	0	0	0	0	4	0	0	0	2	1	3	1	1	1	0	1	0	4
<i>Succinea meridionalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	1	0
<i>Antillorbis nordestensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30	5	0	5	1	0	0	0	0	0
<i>Omalonyx sp.</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0
Total (n)	428	1236	65	50	86	104	302	15	65	181	169	78	278	279	426	199	263	405	650	271

Tabla 2.2 - Número total de especímenes en los ensambles de moluscos muertos (EM)

	LB sitios lénticos					LB sitios lóticos					NR sitios lénticos					NR sitios lóticos				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Heleobia parchappii</i>	559	904	408	459	141	73	61	101	625	451	38	1	33	38	28	410	309	190	313	1627
<i>Biomphalaria peregrina</i>	86	146	237	30	32	303	10	17	245	17	37	36	45	19	27	7	5	23	53	13
<i>Musculium argentinum</i>	2	0	0	3	2	68	198	1	29	40	2	12	1	4	1	18	44	25	38	55
“ <i>Physa acuta</i> ”	1	0	0	0	0	0	0	0	17	29	7	1	3	2	7	0	16	5	4	17
“ <i>Stenophysa marmorata</i> ”	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	3	0	1	0	0	0
<i>Chilina parchappii</i>	0	2	0	0	0	2	0	0	61	239	0	0	0	0	0	27	34	22	32	120
<i>Uncancylus concentricus</i>	8	12	6	45	4	7	37	31	31	10	34	4	43	9	11	7	5	12	43	18
<i>Pomacea canaliculata</i>	3	2	1	0	0	0	0	0	17	0	0	2	1	0	1	1	15	5	6	5
<i>Drepanotrema heloicum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	1	0	0	0	0	4	3	2	1	7
<i>Drepanotrema lucidum</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	4	7	0	0	0
Charopidae	6	1	0	0	1	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Succinea meridionalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	10	1	0	0	0	0	0	1	11	0	3	0
<i>Heleobia australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Antillorbis nordestensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	3	5	6	2	0	0	0	0	0
<i>Omalonyx sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Total (n)	665	1067	652	538	180	453	307	150	1046	789	127	60	133	78	80	479	450	284	494	1867

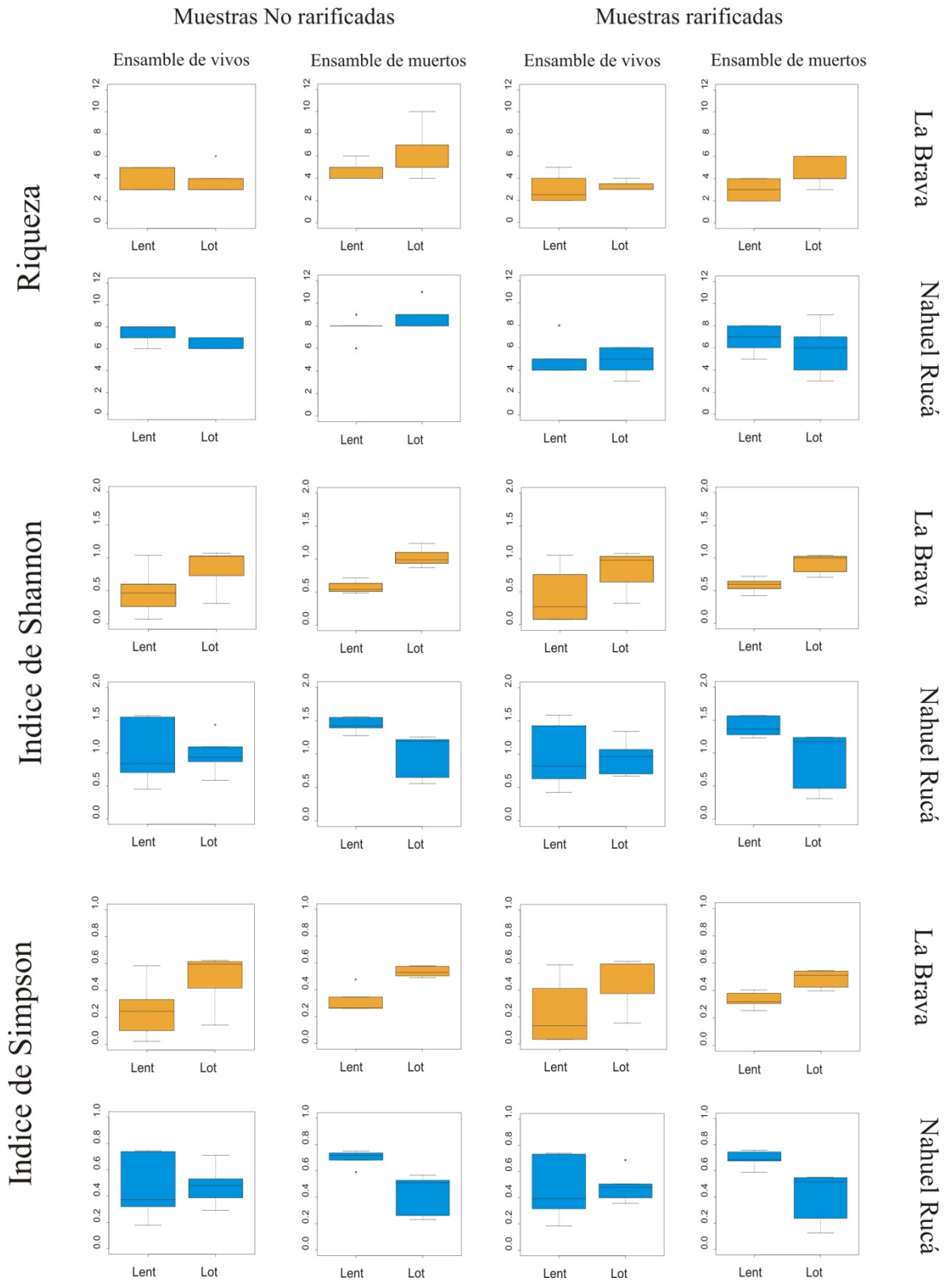
Tabla 2.3 - Valores de Riqueza (S), Índice de Shannon-Wiener (H') y Simpson (1-D) en muestras rarificadas y no rarificadas de La Brava y Nahuel Rucá

		La Brava						Nahuel Rucá						
		<i>Muestras no rarificadas</i>			<i>Muestras Rarificadas</i>			<i>Muestras no rarificadas</i>			<i>Muestras Rarificadas</i>			
		<i>S</i>	<i>H'</i>	<i>1-D</i>	<i>S</i>	<i>H'</i>	<i>1-D</i>	<i>S</i>	<i>H'</i>	<i>1-D</i>	<i>S</i>	<i>H'</i>	<i>1-D</i>	
EV	Léntico	1	5	0,26	0,10	2	0,08	0,03	8	1,55	0,74	5	1,43	0,73
		2	3	0,07	0,02	2	0,08	0,03	8	1,57	0,74	8	1,59	0,74
		3	5	1,04	0,58	5	1,06	0,59	6	0,45	0,18	4	0,43	0,19
		4	3	0,60	0,33	-	-	-	7	0,84	0,37	5	0,82	0,39
		5	3	0,46	0,25	3	0,47	0,24	8	0,70	0,32	4	0,63	0,32
	Lótico	6	3	1,03	0,62	3	0,97	0,59	7	0,87	0,39	6	1,07	0,50
		7	6	1,07	0,61	4	1,08	0,61	6	1,09	0,53	5	0,97	0,48
		8	3	0,73	0,42	-	-	-	7	0,93	0,48	3	0,70	0,40
		9	3	0,31	0,14	3	0,33	0,15	6	0,58	0,29	4	0,67	0,36
		10	4	1,02	0,59	3	0,99	0,60	7	1,43	0,71	6	1,34	0,69
EM	Léntico	1	6	0,51	0,26	2	0,42	0,25	9	1,56	0,75	7	1,56	0,76
		2	5	0,48	0,26	3	0,53	0,30	8	1,28	0,59	8	1,28	0,60
		3	4	0,71	0,48	2	0,60	0,40	8	1,42	0,71	5	1,23	0,69
		4	5	0,54	0,26	4	0,64	0,32	6	1,39	0,68	6	1,36	0,67
		5	4	0,63	0,35	4	0,72	0,40	8	1,54	0,73	8	1,57	0,74
	Lótico	6	5	0,93	0,50	4	0,79	0,42	9	0,65	0,26	3	0,47	0,24
		7	5	0,99	0,53	4	1,00	0,54	11	1,21	0,51	9	1,24	0,52
		8	4	0,87	0,49	3	0,71	0,40	8	1,19	0,53	7	1,24	0,55
		9	10	1,23	0,58	6	1,04	0,51	9	1,25	0,56	6	1,17	0,55
		10	7	1,10	0,57	6	1,02	0,54	8	0,56	0,23	4	0,31	0,13

Tabla 2.4 - Cálculo de diferencia de medias a través de Monte Carlo y los valores de *p* asociados al comparar los ensambles de vivos y muertos en ambientes lóticos y lénticos de La Brava y Nahuel Rucá. Los valores significativos están en negrita.

		Muestras No rarificadas						Muestras rarificadas (n=60)					
		<i>S</i>		<i>H'</i>		<i>I-D</i>		<i>S</i>		<i>H'</i>		<i>I-D</i>	
		Dif de medias	Valor <i>p</i>	Dif de medias	Valor <i>p</i>	Dif de medias	Valor <i>p</i>	Dif de medias	Valor <i>p</i>	Dif de medias	Valor <i>p</i>	Dif de medias	Valor <i>p</i>
EV vs EM	LB	1,500	0,050	0,144	0,360	0,063	0,476	0,675	0,342	0,113	0,428	0,052	0,548
	NR	1,400	0,024	0,200	0,230	0,081	0,318	1,300	0,140	0,177	0,328	0,064	0,446
Lótico vs Léntico	EV LB	0,000	1,000	-0,346	0,152	-0,221	0,134	-0,250	1,000	-0,420	0,238	-0,268	0,176
	EM LB	-1,400	0,354	-0,449	0,010	-0,214	0,010	-1,600	0,128	-0,328	0,014	-0,151	0,020
	EV NR	0,800	0,248	0,040	0,922	-0,009	0,946	0,400	0,874	0,027	0,964	-0,012	0,918
	EM NR	-1,200	0,294	0,464	0,010	0,274	0,010	1,000	0,504	0,513	0,034	0,294	0,010

Figura 2.1- Diagramas de Box-Plot de Riqueza, Índice de Shannon-Wiener y Simpson comparando ambientes lénticos (Lent) y lóticos (Lot) de La Brava y Nahuel Rucá.



Fidelidad de las diferencias ambientales en diversidad – En los EMs de LB y NR los índices de diversidad fueron significativamente diferentes entre ambientes lóticos y lénticos (diferencias en los índices de Shannon-Wiener y Simpson con $p < 0.05$ en muestras rarificadas y no-rarificadas) pero no se encontraron diferencias significativas en los EVs (Tabla 2.4, Figura 2.1). Los ambientes lóticos fueron más diversos (mayores valores de los índices de Shannon-Wiener y Simpson), se encontraron diferencias significativas tanto en las muestras rarificadas como en las no-rarificadas, con una excepción (muestras rarificadas de Nahuel Rucá donde los ambientes lénticos presentaron mayores valores de los índices) (Figura 2.1). Como la riqueza no fue significativamente diferente entre ambientes lénticos y lóticos, estas diferencias en los índices de diversidad se deben a la equitatividad de las comunidades (Tabla 2.4, Figura 2.1).

Fidelidad en las abundancias y en presencia/ausencia a escala de sitio – Todos los sitios presentaron una buena fidelidad en presencia/ausencia (valores del índice de Sørensen entre 0.46 y 1) (Tabla 2.5). Al graficar las abundancias proporcionales de las especies en los EVs versus las abundancias proporcionales de las mismas especies en los EMs se observó una gran dispersión (Figura 2.2). La mayoría de los puntos caen cerca del 0 y algunos de los puntos sobre la línea $y=x$, donde las abundancias en los EVs y en los EMs son iguales para todas las especies. Las especies que tienen abundancias mayores a 20% son comúnmente *Heleobia parchappii*, y ocasionalmente *Biomphalaria peregrina*, *Musculium argentinum*, *Chilina parchappii* y *Uncancylus concentricus*.

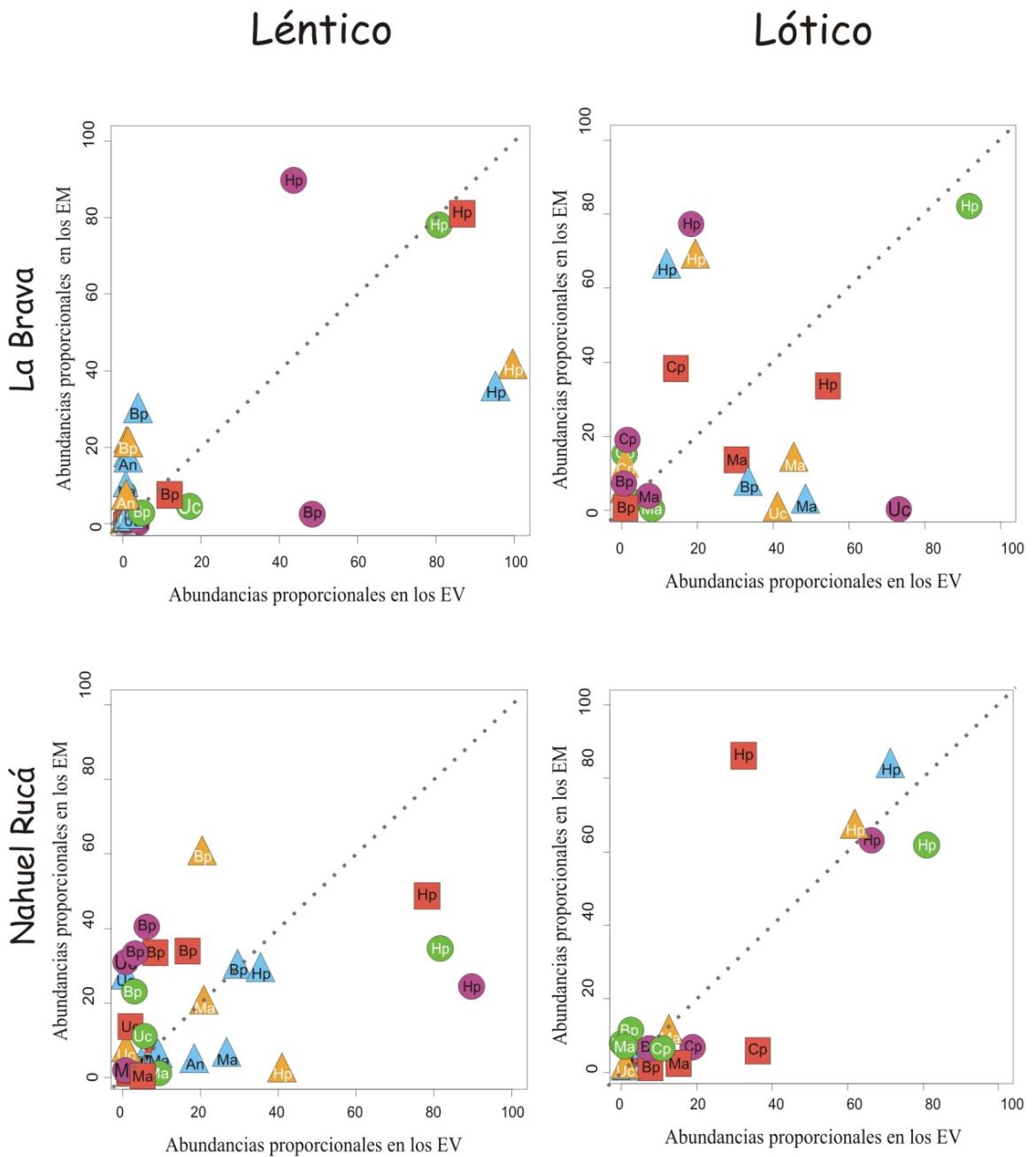
Fidelidad en las abundancias y en presencia/ausencia a escala de hábitat – La fidelidad de la presencia/ausencia (Índice de Sørensen) fue similar en ambientes lénticos y lóticos pero difirió entre las dos áreas estudiadas. Nahuel Rucá presentó valores del Índice de Sørensen mayores (0.76 - 0.88) que La Brava (0.60) (Tabla 2.5).

El test de HMD indicó que la variación total vivo-muerto no fue significativamente mayor en ambos sets de datos (valores de p de LB= 0.17, 0.48; valores de p de NR= 0.06, 0.15; en la base de Jaccard y Horn-Morisita respectivamente, Tabla 2.6). Los valores de variación total VM fueron mayores cuando se utilizó el índice de Jaccard (variación total VM = 0.60, 0.54, en LB y NR respectivamente, Tabla 2.6) comparados con los obtenidos usando el índice de Horn-Morisita (variación total VM= 0.26, 0.24, en LB y NR respectivamente, Tabla 2.6). A pesar de esta diferencia, la variación total VM fue similar en ambos sistemas cuando se compararon los resultados obtenidos con cada índice. NR presentó proporciones menores de variación vivo-muerto explicada por la variación premortem (0.56 y 0.23 basados en el índice

Tabla 2.5 - Valores del Índice de Similitud de Sorensen

Sitio	Índice de Sørensen
1	0,73
2	0,50
3	0,67
4	0,75
5	0,86
LB léntico	0,67
6	0,75
7	0,80
8	0,86
9	0,46
10	0,73
LB lóxico	0,71
11	0,82
12	1,00
13	0,86
14	0,92
15	0,87
NR léntico	0,89
16	0,75
17	0,71
18	0,93
19	0,80
20	0,93
NR lóxico	0,84

Figura 2.2 - Gráficos bivariados de abundancias proporcionales de EV (eje x) y EM (eje y). Los diferentes colores representan en A) los cinco sitios lénticos de LB (1 a 5), B) los cinco sitios lóticos de LB (6 a 10), C) los cinco sitios lénticos de NR (11 a 15) y D) los cinco sitios lóticos de NR (16 a 20) respectivamente. Las letras representan Hp *Heleobia parchappii*, Bp *Biomphalaria peregrina*, Ma *Musculium argentinum*, Cp *Chilina parchappii*, Uc *Uncancylus concentricus*, An *Antillorbis nordestensis*, Sm “*Stenophysa marmorata*”, Pc *Pomacea canaliculata*, O *Omalonyx* sp., S *Succinea meridionalis*, Pa “*Physa acuta*”, Dh *Drepanotrema heloicum*, Dl *D. lucidum*.



de Jaccard y Horn-Morisita respectivamente) comparados con LB (0.84 y 1.37 basados en el índice de Jaccard y Horn-Morisita respectivamente) (Figura 2.3). Los gráficos bivariados (Figura 2.4) mostraron que los sitios caen a lo largo de la línea de correlación esperada para una buena concordancia, o en la banda inmediatamente por debajo de la línea, como es esperable para mezclas temporales dentro del hábitat, tanto en LB como en NR. La mayoría de los sitios que no caen en esta línea esperada, caen en la porción inferior de los plots, lo cual significa que están *sub*-dispersos (aunque no se encontró *sub*-dispersión significativa). Esto muestra que las diferencias vivo-muerto pueden ser explicadas enteramente por el *time-averaging* dentro del hábitat, no estando afectados significativamente por un sesgo postmortem y/o *time-averaging* entre hábitats.

Tabla 2.6 - Resultados y valores de significancia del Test de dispersiones multivariadas modificado, el cual indica si la variación entre EM y el centroide de los EV es mayor (sobredispersión) o menor (subdispersión) que la variación entre EV y su centroide NS no significativo a α 0.05.

	La Brava		Nahuel Rucá	
	Jaccard	Horn-Morisita	Jaccard	Horn-Morisita
Proporción (Variación premortem/Variación total VM)	0,84	1,37	0,56	0,23
Variación Premortem	0,55	0,31	0,41	0,13
Variación Posmortem (Variación total VM – Variación premortem)	0,05	-0,05	0,13	0,11
Test de homogeneidad de dispersiones – valor de p	0,17	0,48	0,06	0,15
Cambio en la composición VM	NS	NS	NS	NS

Figura 2.3 - Espacio multivariado de visualización en dos ejes de coordenadas principales (Ejes de PCoA 1–2) de LB y NR basadas en las disimilitudes de Jaccard y Horn-Morisita. Los círculos corresponden a los sitios lénticos y los cuadrados a los sitios lótics. Los símbolos naranjas corresponden a los EV de LB, los celestes a los EV de NR y los grises a los EM de las dos áreas.

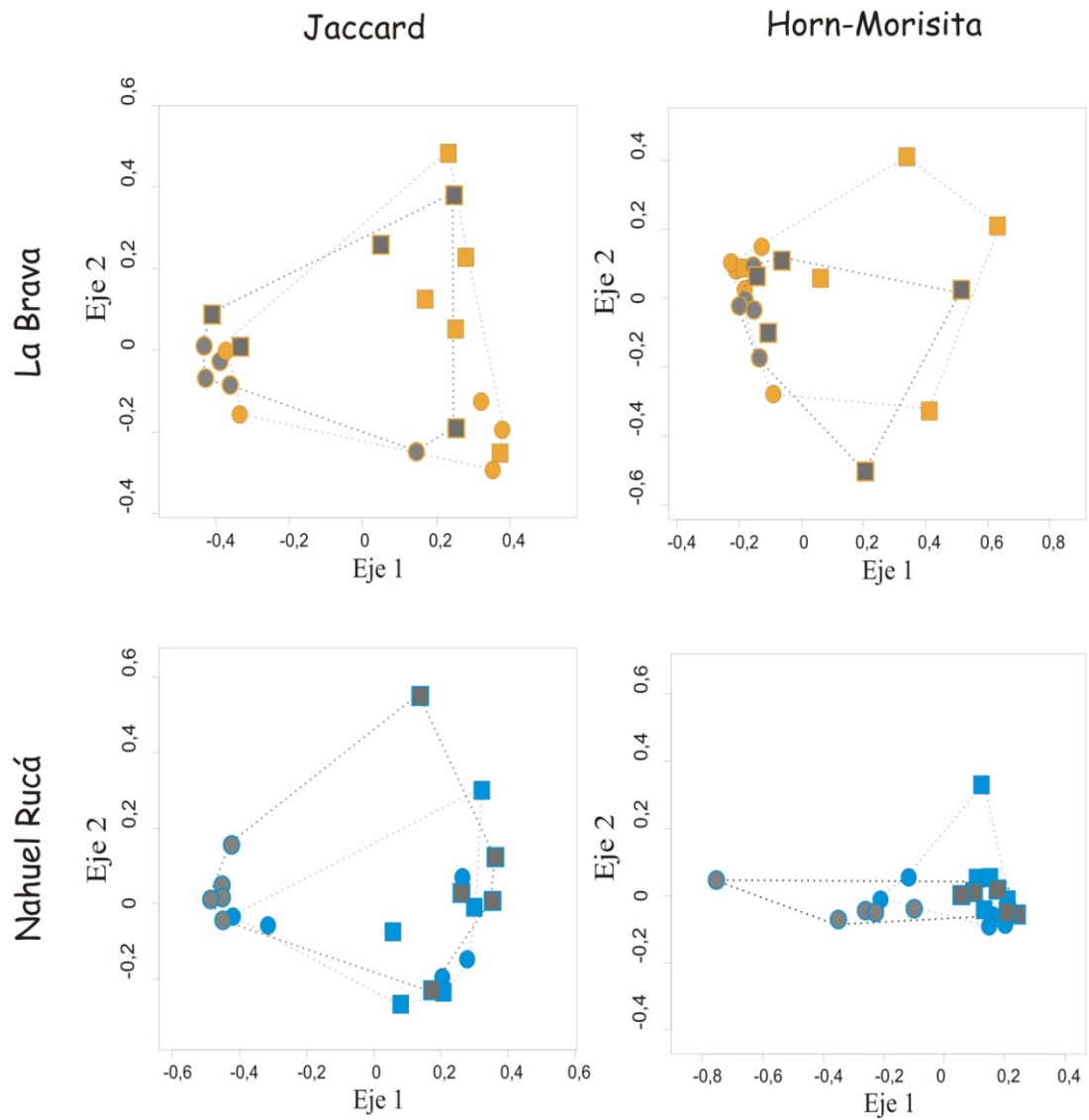
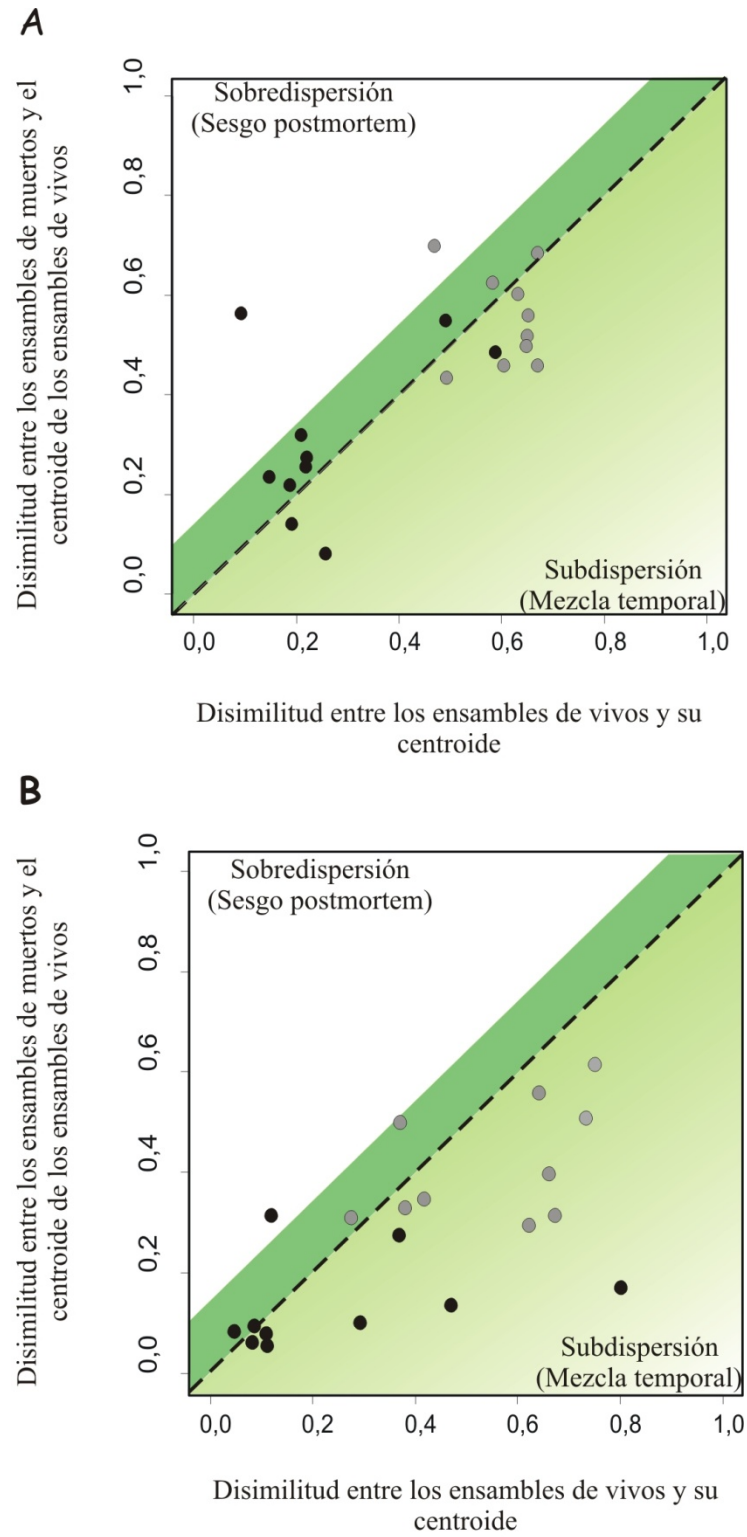


Figura 2.4 – Relación entre la variación premortem entre los EVs (eje x) y la variación vivo-muerto (VM) total (eje y) usando los índices de disimilitud de Jaccard (círculos grises) o Horn-Morisita (círculos negros).



Fidelidad de las diferencias ambientales en las variaciones en composición entre sitios – El test de homogeneidad de las dispersiones multivariadas identificó diferencias sutiles en la abundancia de las especies entre ambientes lénticos y lóuticos en los EVs (valor de $F= 7.08$; $p= 0.02$, Tabla 2.7) y en los EMs (valor de $F= 7.79$; $p= 0.04$, Tabla 2.7) de LB (Figura 2.5). Las comunidades lénticas vivientes tuvieron abundancias mayores de *Heleobia parchappii*, *Biomphalaria peregrina* y “*Physa acuta*” mientras que las comunidades lóticas tuvieron abundancias mayores de *Musculium argentinum* y *Chilina parchappii*. En los EMs *Biomphalaria peregrina* y *Uncancylus concentricus* fueron más abundantes en los sitios lénticos mientras que *Heleobia parchappii*, *Musculium argentinum* y *Chilina parchappii* fueron más abundantes en los lóuticos.

Figura 2.5 - Análisis de coordenadas principales basado en la disimilitud de Horn-Morisita que muestra que los sitios lénticos son más variables en composición que los sitios lóuticos en La Brava y esta diferencia en la variación (diversidad beta) es igualmente capturada por los EV y los EM. Los sitios lénticos y lóuticos no difieren en la dispersión en Nahuel Rucá. Los círculos representan los sitios lénticos y los cuadrados los lóuticos.

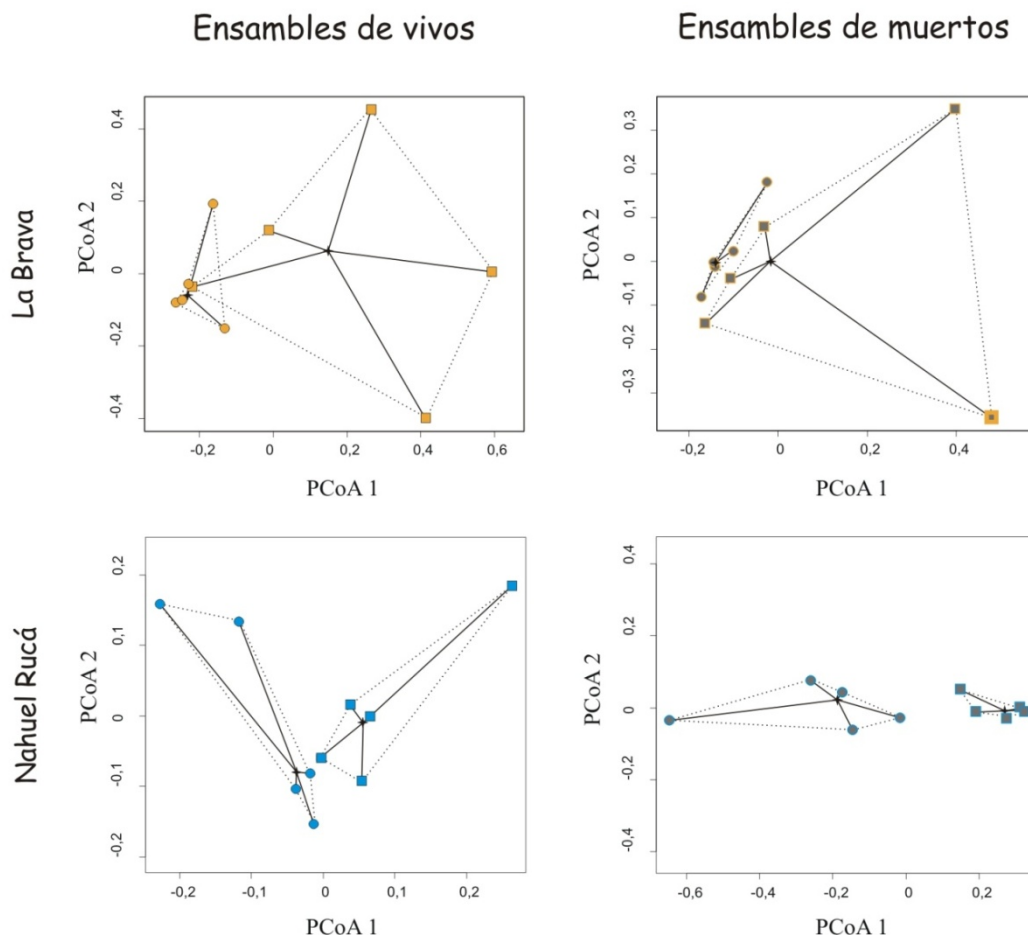


Tabla 2.7 - Valores de F y p del test HMD usado para comparar dispersiones lóxicas y léxicas. Los valores significativos están en negrita.

	La Brava		Nahuel Rucá	
	EV	EM	EV	EM
Valor de F	7,08	7,79	0,02	2,16
Test de homogeneidad de las dispersiones – valor de p	0,02	0,04	0,91	0,11

DISCUSION

Los ensambles de moluscos registrados en este estudio tuvieron composiciones específicas relativamente similares, con una clara dominancia de los gasterópodos (relación bivalvos/gasterópodos = 1/12). La autocorrelación espacial es inevitable en el mundo natural, lo que provoca que las variables ecológicas sean más similares a medida que son tomadas más cerca una de las otras a lo largo de gradiente espacial (autocorrelación espacial; Legendre, 1993); la composición específica no es una excepción (Jiménez-Valverde *et al.*, 2009). Incluso cuando los datos de presencia/ausencia muestran que la mayoría de las especies se encuentran ampliamente distribuidas, sus patrones de abundancia pueden no estarlo. Como se demostró en el capítulo 1 la mayoría de las especies presentes en la región pampeana exhiben un amplio rango de tolerancias ecológicas, esto es, la mayoría de las especies se encuentran en diferentes tipos de cuerpos de agua (baja diversidad beta), pero diferencias sutiles en microhábitats específicos (los cuales ocurren en distintos cuerpos de agua también) pueden ser reconocidos por la presencia de algunas especies. Por esta razón se espera una alta correspondencia vivo-muerto. A pesar de esto, los estudios de fidelidad también son necesarios en sistemas con baja diversidad beta porque se pueden esperar diferencias en la formación de los EMs debido a los procesos tafónomicos, los cuales pueden afectar de manera diferente debido a los distintos orígenes de los cuerpos de agua, *time-averaging* o la preservación diferencial de las especies.

La mayor abundancia de conchas registrada en los EMs evidencia una acumulación de diferentes generaciones de moluscos (*time-averaging*) en los sedimentos superficiales, lo cual concuerda con los resultados de estudios previos (Briggs *et al.*, 1990; Cummins, 1994 para ambientes de agua dulce, Kidwell y Bosence, 1991; Kidwell y Flessa, 1995; Best y Kidwell, 2000a; Kowalewski *et al.*, 2003 para ambientes marinos). De hecho, los EMs presentan usualmente mucha mezcla temporal; con su magnitud variando en relación a la influencia de factores intrínsecos (abundancia y durabilidad de las poblaciones originales) y procesos ambientales extrínsecos (físicos, químicos y biológicos) que operan sobre un amplio rango de escalas (Kidwell y Flessa, 1995; Kowalewski, 1996; Behrensmeyer *et al.*, 2000). Una excepción a este patrón general se registró en la laguna Nahuel Rucá donde los EMs mostraron abundancias relativamente más bajas que los EVs. Las bajas abundancias en los EMs pueden estar relacionadas con una baja incorporación de conchas, esta puede deberse a un decrecimiento en las tasas de producción de conchas (por ej. una baja densidad de conchas corresponde a momentos de baja productividad, lo cual reduce la proporción de cohortes muertas recientemente) o/y a un incremento en la tasa de destrucción. El primer escenario es posible debido a que durante el año de muestreo se produjo una importante sequía a nivel

regional en el área de muestreo, que podría haber afectado de manera distinta a LB y NR (de hecho, durante 2007-2008 la mayoría de los cuerpos de agua de NR se secaron). Ambos son lagos someros, pero presentan diferencias en su régimen hidrológico el cual depende del régimen pluvial, la interacción con el agua subterránea y las características morfométricas de la cuenca. En una clasificación basada en estos parámetros LB es definida como un lago permanente, mientras que NR como uno semipermanente (Dangavs, 2005). El segundo escenario también es posible pero al momento no existen datos que sugieran una influencia más fuerte de las condiciones tafonómicas en este ambiente.

Análisis de la fidelidad en la diversidad dentro de los sitios y dentro de los hábitats – La mayor riqueza en los EMs fue debida al efecto del tamaño muestral. Aunque la riqueza no varió mucho después de la rarefacción (4-11 en muestras no rarificadas y 2-9 en muestras rarificadas), las especies raras de las muestras fueron removidas. Por el contrario, los índices de Shannon-Wiener y Simpson, donde las abundancias entran en juego, no mostraron diferencias significativas entre lo vivo y lo muerto, ni antes ni después de la rarefacción. Las diferencias de abundancia de los taxa comunes son más importantes para las diferencias observadas que la presencia o ausencia de los taxa cuantitativamente poco importantes. Estos resultados amplían a los ambientes de agua dulce la conclusión previamente obtenida para los ambientes marinos de que los ensambles de moluscos muertos reflejan de manera precisa la composición y estructura de la comunidad de procedencia (Kidwell, 2001; 2002).

Análisis de la fidelidad de las diferencias ambientales en diversidad – La diversidad difirió entre ambientes solamente en los EMs, no observándose diferencias en los EVs. Hay dos posibles explicaciones para este patrón: 1) un incremento en la escala temporal debido a la mezcla temporal que estaría afectando todos los sitios/ambientes de la misma manera, pero con algunos ambientes caracterizados por un recambio temporal de la composición de especies; o 2) diferencias en la mezcla temporal o en otros aspectos de la dinámica preservacional entre los EMs de distintos ambientes. En el primer caso, los EMs se habrían originado en ambientes con diferentes tasas temporales de cambio de la composición de especies. El ambiente con mayor variabilidad o mayor tasa temporal de cambio en la composición de especies se volverá más diverso que los EMs de otros ambientes. En el segundo caso, la diferencia en diversidad entre los EMs de distintos ambientes puede ocurrir cuando los EMs son sometidos a mezclas temporales diferentes. Por lo tanto, aquí las diferencias reflejarían los distintos procesos sedimentarios/tafonómicos que operan en cada ambiente (Pip, 1988; Brigg *et al.*, 1990, Martello

et al., 2006), por ejemplo, los ambientes con alta energía y/o tasas de sedimentación bajas deben tener más mezcla temporal.

Análisis de la fidelidad en las abundancias y en presencia/ausencia a escala de sitio – La mayoría de los sitios presentaron valores altos de fidelidad en la abundancia y en presencia/ausencia. Esto sugiere que los ensamblajes de moluscos muertos de estos ambientes dulceacuícolas no están bajo alteraciones significativas por procesos estocásticos y/o bioestratinómicos o debido al transporte postmortem fuera del hábitat. También se ha registrado una alta preservación de las abundancias de especies en otros ambientes dulceacuícolas (Cummins, 1994; Martello *et al.*, 2006), destacando la fiabilidad general de la información de la dominancia de especies en los EMs de moluscos dulceacuícolas.

Las diferencias en las abundancias proporcionales de las especies a escala de sitio entre los EVs y los EMs observadas en los diagramas de abundancias proporcionales no fueron evidentes cuando la fidelidad fue evaluada a escala de hábitat. Este patrón puede haberse producido por una mezcla temporal como consecuencia de un transporte postmortem desde otros hábitats, lo que habría homogeneizado espacialmente las presencias de las especies (Tomašových y Kidwell, 2009).

Análisis de la fidelidad en las abundancias y en presencia/ausencia a escala de hábitat – En ambos ambientes se observó una alta fidelidad vivo-muerto. La variación premortem es producida por la variabilidad estocástica del sistema y por sesgos en el muestreo, por lo tanto la variación en la composición entre los EVs representa la cantidad de variación esperable que puede existir entre EVs y EMs en ausencia de sesgo postmortem por un reemplazo y preservación diferenciales de las especies y en ausencia de mezcla temporal (Tomašových y Kidwell, 2011). En cambio, la variación postmortem, la cual en este estudio no parece influenciar significativamente la composición de los EMs, se incrementa a medida que se incrementa la mezcla temporal; EMs y EVs se vuelven menos autocorrelacionados permitiendo que el centroide de los EM se mueva lejos del centroide de los EV debido a un desplazamiento verdadero de la composición media de los EVs. Por otro lado, actuando al mismo tiempo pero con un efecto opuesto, un incremento en la mezcla temporal tiende a reducir la variación entre los EMs y su centroide debido a que las fluctuaciones temporales en la abundancia de especies se promedian. Este efecto reduce la variación VM total. En el caso de LB, la variación premortem fue mayor que la variación VM total, resultando en valores negativos de la variación postmortem. Los valores mayores de premortem también produjeron una proporción mayor a 1

cuando se usó la suma de cuadrados ($SSL/SST=1.37$), significando que el 100% de la variación es explicado y que los EMs están sub-dispersos con respecto a los EVs. La variación en la composición de estos EMs es causada por la mezcla temporal, no hay influencia de una variación adicional postmortem. En el caso de NR, a pesar de que no se encontraron diferencias significativas entre la variación premortem y variación total vivo-muerto, se registró una mayor proporción (SSL/SST). Esta variación postmortem es en gran parte creada durante la formación de los EMs en los sedimentos superficiales (1) por diferencias interespecíficas en el reemplazo de las poblaciones y sus tasas de preservación, y (2) por la mezcla temporal dentro de uno o de múltiples hábitats sucesivos.

Análisis de la fidelidad de las diferencias ambientales en las variaciones en composición entre sitios – LB presentó diferencias en la composición específica de los ensambles (EVs y EMs) entre ambientes lóticos y lénticos, mientras que esto no se vio en NR. Posiblemente esto sea particular para cada área dependiendo de las condiciones ambientales y de la disponibilidad de micro hábitats que posean. *Musculium argentinum* y *Chilina parchappii* fueron más abundantes en comunidades lóticas. La coexistencia de estas dos especies puede ser explicada por la heterogeneidad espacial de los sitios, donde la acumulación de sedimentos finos, presencia de sustrato duro, y vegetación son comunes (Tietze y De Francesco, 2010). Las especies que son más abundantes en las comunidades lénticas (como por ejemplo, *Biomphalaria peregrina*, *Heleobia parchappii*) también fueron muy abundantes en las comunidades lóticas.

CONCLUSIÓN

Los ensambles de moluscos muertos preservados en ambientes dulceacuícolas de la región pampeana exhiben una alta fidelidad composicional, reflejando la composición taxonómica (riqueza) y las abundancias relativas de las especies. Estos resultados sugieren que los ensambles de moluscos muertos no están bajo alteraciones significativas debido al reemplazo y preservación diferencial de las especies y/o a la mezcla temporal de múltiples hábitats. Esto permite concluir que la información ecológica puede ser extraída de los depósitos fósiles con un alto grado de confianza. Esto es de suma importancia para las reconstrucciones paleoambientales porque demuestra que, a pesar de la influencia de la mezcla temporal y de la destrucción selectiva, los ensambles de moluscos muertos de ambientes dulceacuícolas constituyen registros altamente informativos de la vida pasada.

CAPITULO III

Procesos tafonómicos que afectan la preservación de moluscos en arroyos y lagunas del sudeste pampeano

INTRODUCCIÓN

Los procesos tafonómicos controlan cuán fielmente la señal biológica es capturada por el ensamble fósil (Kidwell y Flessa, 1995; Olszewski, 1999; Behrensmeier *et al.*, 2000; Alin y Cohen, 2004). Por lo tanto, si las características a nivel de comunidad de un ensamble fósil van a ser interpretadas, es esencial entender de qué manera estos procesos afectan la preservación de los ensamblajes. La preservación refleja la interacción compleja entre los rasgos morfológicos y de historia de vida del organismo y los procesos bioestratinómicos y diagenéticos a los cuales está sujeto después de su muerte, por lo tanto está influenciada tanto por factores intrínsecos como extrínsecos (Kowalewski, 1996; Best y Kidwell, 2000a, b). Los factores intrínsecos, como por ejemplo diferencias en la durabilidad y/o en las dinámicas de la producción de conchas muertas, pueden sesgar las abundancias de los taxones que componen la comunidad fósil a través de tasas de destrucción diferencial (Powell *et al.*, 2002; Greenstein y Pandolfi, 2003; Zuschin *et al.*, 2003; Nielsen, 2004; Lazo, 2004; Tomašových, 2004). Por otra parte, los factores extrínsecos (como la tasa de enterramiento y retrabajamiento, tipo de sustrato, química del agua, etc.) pueden variar con los factores ambientales (Parsons y Brett, 1991). Por lo tanto, la preservación de los conjuntos fósiles refleja, hasta cierto grado, las diferencias en tasa, modo y ambiente de enterramiento (Brett y Baird, 1986; Kowalewski, *et al.*, 1994; Staff *et al.*, 2002; Yesares-García y Aguirre, 2004).

Los procesos tafonómicos están relacionados con la destrucción de las conchas en dos fases. La primera concierne el origen de los EM y la naturaleza de los ambientes dulceacuícolas. La segunda fase está relacionada con la incorporación de los EM al registro geológico y a los efectos de los procesos tafonómicos post-enterramiento. Aunque menos conocidos, los procesos post-enterramiento pueden conducir a la destrucción continua de las conchas, principalmente debido a la disolución por el agua intersticial y el tiempo de residencia de la concha (Cai *et al.*, 2006). Por lo tanto podemos describir una serie de etapas en la destrucción de los restos: 1) por interacciones ecológicas (depredación y bioturbación) durante la vida del organismo, 2) por procesos bioestratinómicos (bioerosión, disolución y abrasión) inmediatamente después de la

muerte del organismo durante la permanencia en la zona tafonómicamente activa (TAZ), zona que comprende los primeros centímetros de sedimento por debajo de la interface agua-sedimento donde ocurre el mayor daño tafonómico (Davies *et al.*, 1989), 3) por procesos diagenéticos, y 4) por la manipulación de la muestra hasta su traslado al laboratorio (véase Zuschin *et al.*, 2003 y referencias allí).

El análisis de tafofacies, es decir, la discriminación de paleoambientes a través del análisis comparativo de los atributos tafonómicos, permite interpretar sistemas de depósitos antiguos, proveyendo en muchos casos información que no está disponible a partir de datos sedimentológicos, faunísticos, o ecológicos por sí solos (Speyer y Brett, 1986; Brett y Baird, 1986; Meldahl y Flessa, 1990; Zuschin *et al.*, 1999; Tomašových, 2004). Estas tafofacies han demostrado ser un concepto útil en paleontología (*e.g.*, Speyer y Brett, 1986; Brandt, 1989) y también se ha probado su utilidad en varios estudios actuales (Parsons y Brett, 1991). En ensambles de moluscos marinos y terrestres, existen múltiples estudios donde se registraron relaciones no aleatorias entre la variación espacial de la preservación de los restos y la variación espacial en el ambiente (ver Tomašových y Zuschin, 2009 y referencias allí, para ensambles de moluscos marinos; Yanes, 2012 para ensambles de moluscos terrestres). En cambio, en ambientes de agua dulce se han realizado pocos trabajos analizando estas variaciones. Sin embargo, en los estudios realizados se registraron variaciones entre subambientes al analizar la preservación de ensambles de moluscos muertos (Kotzian y Simões, 2006; Nielsen *et al.*, 2008; McGlue *et al.*, 2010).

El presente capítulo tiene como objetivos: 1) identificar los principales procesos tafonómicos que afectan las conchas en los ensambles de muertos del sudeste pampeano; 2) evaluar si existen diferencias en la preservación de acuerdo a la energía del ambiente (lótico vs. léntico); y 3) evaluar si existen diferencias entre especies.

METODOLOGÍA

Análisis de Laboratorio

Un total de siete variables tafonómicas fueron analizadas para cada muestra: (1) fragmentación, (2) redondez de los fragmentos, (3) presencia de partes proteínicas (perióstraco, ligamento, y opérculo), (4) corrosión (disolución y abrasión), (5) articulación, (6) textura calcárea e (7) incrustación. La redondez de los fragmentos se refiere al grado de suavizado de los bordes, esta variable posee dos estados: redondeado y astillado. La disolución y la abrasión fueron combinados en una sola variable “corrosión”, siguiendo a Best y Kidwell, 2000a, debido a que son procesos que contribuyen al mismo proceso de alteración y que, además, solo pueden diferenciarse a través de su observación bajo el microscopio electrónico (Cutler, 1995). La articulación fue cuantificada solo en bivalvos. Para la textura calcárea se tuvo en cuenta la coloración.

Las conchas fueron asignadas a un esquema de grados tafonómicos para indicar el grado de alteración de la concha. Para cada grado tafonómico, se registraron tanto el tipo de daño como la extensión siguiendo un protocolo similar al de otros investigadores (Davies *et al.*, 1989; Kowalewski *et al.*, 1995; Best y Kidwell, 2000a,b; Kidwell *et al.*, 2001) y se utilizaron tres estados posibles por variable (ver Tabla 3.1 para un detalle de las categorías).

Para cada variable se calculó el grado tafonómico promedio de la muestra de la siguiente manera:

$$\text{Grado tafonómico promedio (Variable)} = \frac{g1 + 2(g2) + 3(g3)}{n}$$

Análisis de datos

Las especies de moluscos que habitan en esta región poseen propiedades intrínsecas similares incluyendo modo de vida, tamaño de concha, grosor y ornamentación. Estas pueden ser divididas en 4 grupos morfológicos: (1) conchas trocoespirales largas, como *Heleobia parchappii*; (2) planoespirales como *Drepanotrema* spp., *Biomphalaria peregrina*, *Antillorbis nordestensis*, Charopidae sp.; (3) trocoespirales cortas, como *Chilina parchappii*, *Pomacea canaliculata*, y (4) laminares o tipo espátula como *Uncancylus concentricus*, *Succinea meridionalis*, *Omalonyx* sp.

Al mantenerse constante los factores intrínsecos, las variaciones registradas van a corresponder principalmente al efecto de los factores extrínsecos. Por lo tanto, para evaluar la variación en factores extrínsecos, se analizaron separadamente los patrones de preservación a escala de área (LB y NR) y a escala de ambiente (lótico y léntico).

Tabla 3.1 – Atributos tafonómicos y su codificación.

Atributo	Condición	Categoría
Preservación de partes proteínicas	Sin pérdida de perióstraco	0
	Pérdida de perióstraco<10%	1
	Pérdida de perióstraco>10%	2
Corrosión	Sin superficies con corrosión	0
	Superficies con corrosión<10%	1
	Superficies con corrosión>10%	2
Fragmentación	No Fragmentado < 5%	0
	Fragmentación intermedia	1
	Fragmentación >50%	2
Articulación	Articulado/Desarticulado	
Redondeamiento	Presencia de bordes naturales	0
	Presencia de bordes astillados	1
Textura calcárea	Sin superficies con corrosión	0
	Superficies con corrosión<10%	1
	Superficies con corrosión>10%	2
Incrustaciones	Presencia/Ausencia	

Análisis a escala de área

Se realizaron gráficos de barras de los principales atributos tafonómicos. A su vez, se realizaron diagramas ternarios (tafogramas) de la preservación de partes proteínicas, fragmentación y corrosión. El grado de preservación (expresado en un esquema de tres estados) puede ser representado en un diagrama ternario, caracterizando la distribución de frecuencias de un atributo tafonómico en una muestra (Kowalewski, *et al.*, 1995).

Análisis a escala de ambiente

Se utilizaron enfoques univariados y multivariados para analizar diferencias en la preservación a escala ambiental. Los análisis univariados se focalizaron en las medias de las variables tafonómicas (test de permutación de dos muestras basado en Monte Carlo). Los análisis multivariados fueron utilizados para ordenar los datos en un espacio de dos dimensiones (NMDS) y para evaluar diferencias en la varianza y dispersión (NPMANOVA y HMD, respectivamente).

Se utilizó el escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) basado en la distancia de Manhattan para explorar las relaciones entre muestras en términos de su preservación. La calidad de la ordenación NMDS puede ser evaluada a través de la magnitud de la desviación entre las distancias de rangos originales y las distancias de la ordenación (“estrés”). Mientras que la interpretación del valor del estrés no es sencilla ya que puede depender del tamaño de la muestra, una pauta útil es que los valores de estrés menores a 0,1 generalmente indican una buena ordenación con relativamente poco riesgo de realizar falsas inferencias. Valores de estrés menores a 0,2 siguen indicando resultados interpretables pero ciertos detalles de las ordenaciones pueden ser malinterpretados, mientras que valores mayores a 0,3 indican que las muestras están ordenadas al azar y sus distancias se parecen poco a las distancias originales (Clarke, 1993). Este análisis fue realizado utilizando la función metaMDS en el paquete Vegan (Oksanen *et al.*, 2011) en R.

El NPMANOVA particiona la suma de distancias al cuadrado dentro y entre grupos con base en las matrices de distancias (Anderson, 2001). La suma total de cuadrados (SCT) corresponde a la suma de todas las distancias entre muestras dividida por el número total de muestras (N), y la suma de cuadrados dentro de los grupos (SC_D) corresponde a la suma de las distancias entre muestras dentro de los grupos dividida por el número de muestras por grupo. La suma de cuadrados entre grupos es $SC_E = SCT - SC_D$, y el valor aproximado de la proporción F para M grupos es computado de la siguiente manera:

$$F = \frac{SC_E/(M-1)}{SC_D/(N-M)}$$

El valor aproximado de la proporción F es comparable al estadístico F en los modelos de ANOVA de un factor. En el espacio euclideo, SC_D corresponde a la suma de distancias al cuadrado entre muestras individuales y su centroide, y SC_E es la suma de los cuadrados de las distancias al centroide general. Para testear la hipótesis nula de que no hay diferencias entre los grupos, los valores de p son obtenidos por permutaciones de modo que las etiquetas del grupo son reorganizadas al azar. Este análisis fue realizado utilizando la función `adonis` del paquete `Vegan` (Oksanen *et al.*, 2011) en R.

Se realizó un test de homogeneidad de las dispersiones multivariadas (HMD) para evaluar diferencias en las dispersiones de las variables tafonómicas entre los ambientes lóticos y lénticos separadamente para LB y NR. Las dispersiones están representadas por distancias de las muestras al centroide del ambiente (esto es, centroide de sitios lénticos o lóticos) en el espacio multivariado (Anderson *et al.*, 2006). El análisis de coordenadas principales (ACoP) de una matriz de similitud (basada en Manhattan) ubica las observaciones multivariadas en un espacio euclidiano definido por los ejes del ACoP que preserve completamente las distancias originales entre las muestras (Anderson, 2006). Un valor de p es obtenido de contar el número de valores de F que no exceden el valor de F observado. Se usaron 999 permutaciones. Este análisis fue realizado utilizando la función `betadisper` en el paquete `Vegan` (Oksanen *et al.*, 2011) en R.

Como un segundo enfoque para explorar las relaciones entre todos los atributos tafonómicos a un mayor detalle, se calculó el coeficiente de correlación de cada variable contra cada otra variable, separadamente para cada área, para obtener una medida global del grado de asociación de cada variable. Este análisis fue realizado utilizando la función `cor.test` en R.

Restricción de los datos a un taxón indicador

Para evaluar la fidelidad con que se registran los procesos tafonómicos a través del análisis de una sola especie, se tomaron las dos especies más dominantes de estos ensambles, *Heleobia parchappii* y *Biomphalaria peregrina* y se analizaron separadamente. Con este fin, se realizaron tafogramas de la preservación de partes proteínicas y de la corrosión de estos datos conjuntamente con la de los ensambles de todos los moluscos para observar gráficamente si existían diferencias en la preservación entre los ensambles de múltiples especies y los monotípicos. Esto se realizó separadamente para ambientes lóticos y lénticos de LB y NR respectivamente.

Comparación entre tafofacies y biofacies

Para comparar entre tafofacies y biofacies se utilizó el test de Mantel, separadamente para LB y NR, el cual evalúa si la correlación de rangos de Spearman entre las distancias tafonómicas entre muestras (distancia de Manhattan) y las similitudes en la composición de especies (disimilitud de Bray-Curtis) es positiva. La significancia es computada por permutación de filas y columnas de una de las matrices (Legendre y Legendre, 1998). Este análisis fue realizado utilizando la función mantel en el paquete vegan (Oksanen *et al.*, 2011) en R.

Todos los análisis estadísticos fueron realizados en R (R Development Core Team, 2009).

RESULTADOS

El primer grupo morfológico (el de la especie *Heleobia parchappii*) cuenta con más del 72% de los individuos en la totalidad de las muestras, y el segundo (compuesto por conchas planoespirales) con un 15%. Los dos grupos restantes cuentan con el 13 % restante (8% y 5% aproximadamente). Las especies de gasterópodos viviendo hoy en el área muestran, en general, un hábito de vida epifaunal (observaciones personales). El único bivalvo registrado, *Musculium argentinum*, en cambio es infaunal, pero representa sólo el 5,5% de todos los especímenes incluidos en este estudio. Por lo tanto, aunque las variables tafonómicas representen estimaciones combinadas de los rasgos de preservación de todas las especies, la variación en los factores intrínsecos es minimizada, debido a la fuerte dominancia de *Heleobia parchappii*.

Las conchas de moluscos estuvieron afectadas principalmente por la fragmentación, pérdida de partes proteínicas, desarticulación y corrosión. En cambio las variables textura calcárea, incrustación (conchas con cubierta de perifiton o huevos) y articulación fueron muy poco frecuentes, por lo que fueron excluidas de los análisis subsiguientes. A pesar de la buena preservación de las partes proteínicas (perióstraco) fue muy poco frecuente la presencia de opérculos. La articulación de los bivalvos fue de 54,7%. Entre las valvas desarticuladas no hubo diferencias de medias en la abundancia de valvas izquierdas y derechas (D Kolmogorov-Smirnov = 0,15, $p=0,73$). El área más susceptible a la fragmentación en los gasterópodos fue la abertura (78,1%), mientras que en los bivalvos no se encontraron diferencias entre la zona dorsal y ventral de la valva. Las conchas no mostraron signos de alteración por otros organismos, como podrían ser marcas de depredación o bioerosión.

Análisis a escala de área

Tanto en LB como en NR la preservación de partes proteínicas presentó peor estado de preservación y mayor variabilidad que la corrosión. A su vez, también en ambas áreas la fragmentación estuvo negativamente correlacionada con la redondez ($r=-0,73$; $-0,85$, $p \leq 0,01$) y la preservación de partes proteínicas estuvo positivamente correlacionada con la corrosión ($r=0,79$; $0,84$, $p < 0,01$). Sólo en Nahuel Rucá la fragmentación estuvo positivamente correlacionada con la corrosión ($r=0,64$, $p= 0,04$) (Tabla 3.2).

En los histogramas se puede ver que la preservación de partes proteínicas es la variable tafonómica que más se destaca y que los ambientes lénticos, tanto en LB como en NR, presentan grados mayores de este atributo (Figura 3.1).

Tabla 3.2 - Correlaciones entre las variables tafonómicas en La Brava y Nahuel Rucá.

	Relación	Spearman <i>r</i>	Valor de <i>p</i>
La Brava	Fragmentación vs Preserv. Proteínicas	0,39	0,26
	Fragmentación vs Corrosión	0,42	0,22
	Fragmentación vs Redondez	-0,73	0,01
	Preserv. Proteínicas vs Corrosión	0,79	<0,01
	Preserv. Proteínicas vs Redondez	-0,29	0,41
	Corrosión vs Redondez	-0,56	0,09
Nahuel Rucá	Fragmentación vs Preserv. Proteínicas	0,40	0,24
	Fragmentación vs Corrosión	0,64	0,04
	Fragmentación vs Redondez	-0,85	<0,01
	Preserv. Proteínicas vs Corrosión	0,84	<0,01
	Preserv. Proteínicas vs Redondez	-0,36	0,30
	Corrosión vs Redondez	-0,49	0,14

Figura 3.1 – Histogramas de las variables tafonómicas fragmentación (FT), preservación de partes proteínicas (PT), corrosión (CT) y redondeamiento (RT) en ambientes lóticos y lénticos de La Brava.

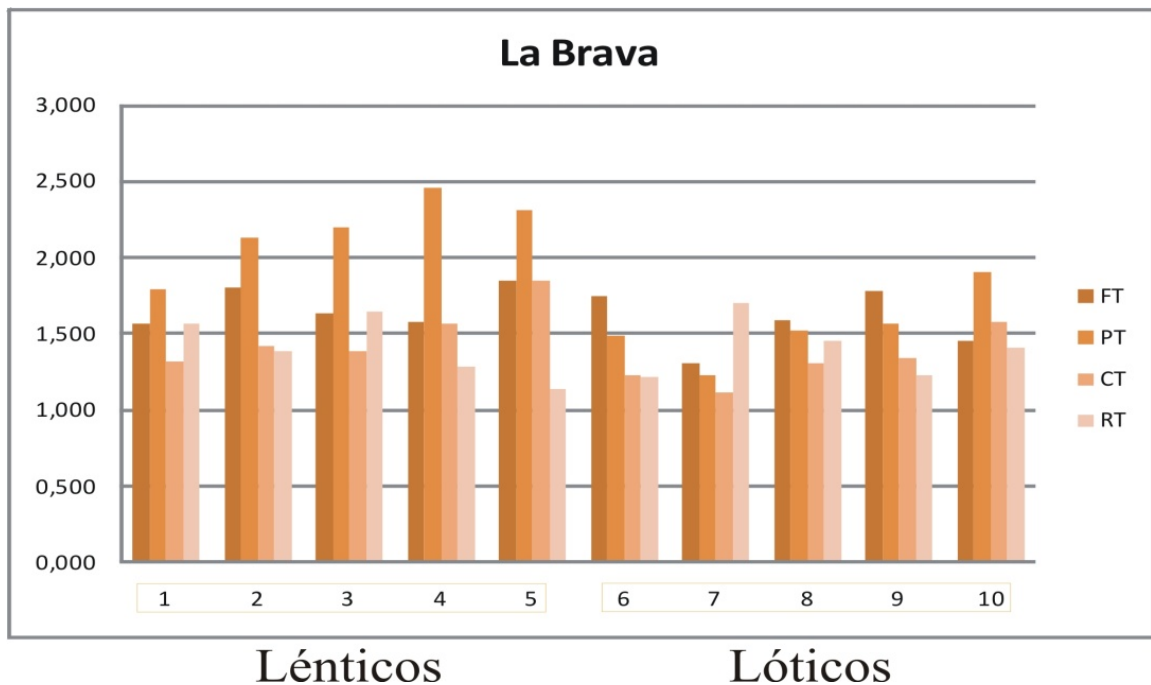
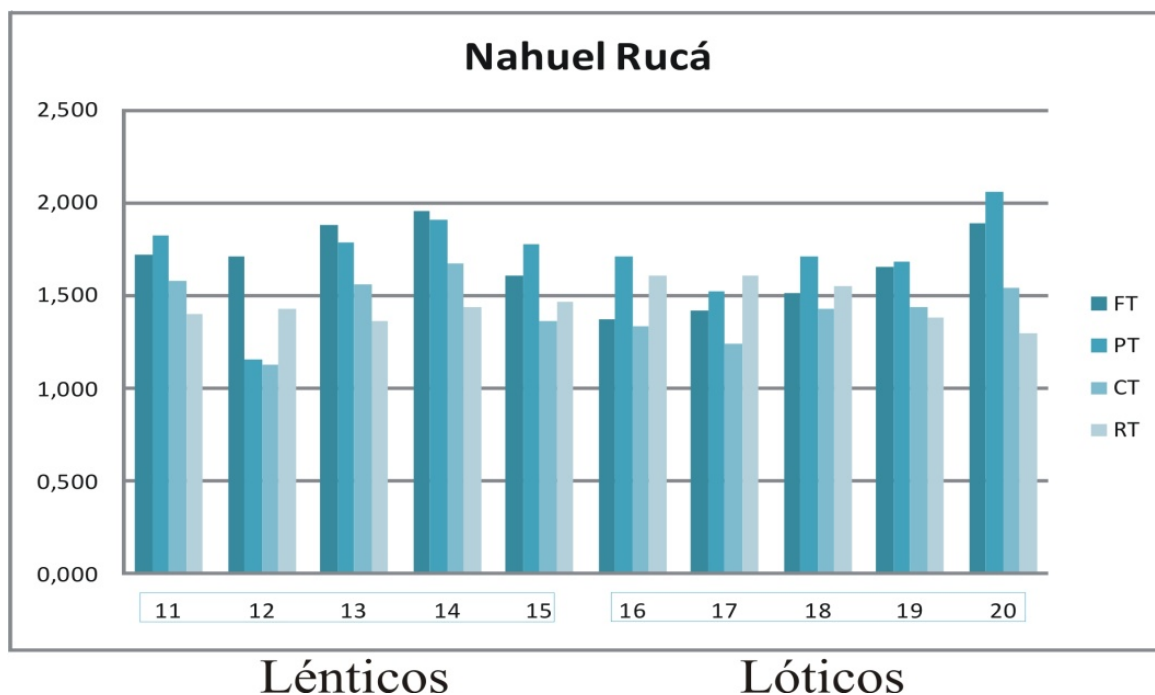


Figura 3.1 (continuación) – Histogramas de las variables tafonómicas fragmentación (FT), preservación de partes proteínicas (PT), corrosión (CT) y redondeamiento (RT) en ambientes lóticos y lénticos de Nahuel Rucá.



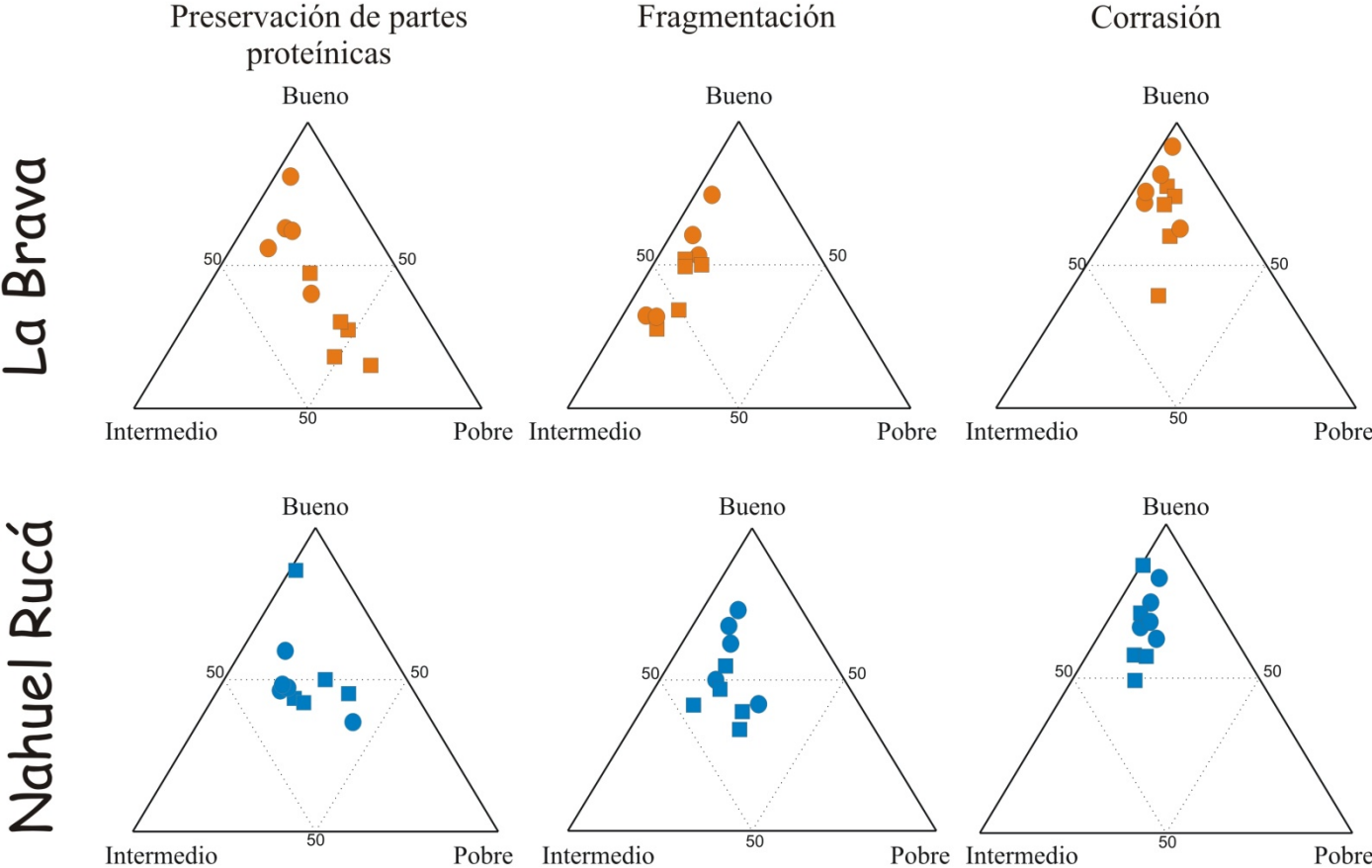
Análisis a escala de ambiente

Los patrones ambientales del grado de alteración tafonómica fueron distintos en las dos áreas. En La Brava la preservación de partes proteínicas presentó diferencia de medias significativa ($p = 0,014$) entre ambientes lóticos y lénticos. En el tafograma se puede ver que los sitios lóticos presentan un menor efecto de corrosión, si bien no hubo diferencias significativas entre ambientes. En Nahuel Rucá ninguna de las variables mostró diferencias significativas entre ambientes (Tabla 3.3, Figura 3.2) y sus sitios lóticos y lénticos se encuentran agrupados en ambos tafogramas.

Tabla 3.3 - Valores de p de las diferencias de medias de las variables tafonómicas entre ambientes lóticos y lénticos calculados con el test de Monte Carlo.

		Preservación de partes proteínicas	Corrosión	Fragmentación	Redondez
Lótico Vs Léntico	La Brava	0,014	0,146	0,314	0,972
	Nahuel Rucá	0,786	0,598	0,094	0,276

Figura 3.2 – Diagramas ternarios de la preservación de partes proteínicas, fragmentación y corrosión en La Brava y Nahuel Rucá. Los sitios lénticos están representados por círculos y los lóticos por cuadrados.



En el espacio multivariado definido por las variables tafonómicas (NMDS), las muestras de ambientes lóticos y léticos de LB ocupan espacios distintos, mientras que en NR se superponen (Figura 3.3). De la misma manera, el patrón es corroborado con los resultados del NPMANOVA que indicaron que sólo en LB existen diferencias significativas en la varianza entre ambientes lóticos y léticos ($p= 0,028$ NPMANOVA), no siendo así en las dispersiones ($p= 0,83$, HMD) (Tabla 3.4). Nahuel Rucá no mostró diferencias entre ambientes, ni en varianza ni en dispersiones ($p= 0,23$ y $0,88$, NPMANOVA y HMD respectivamente) (Tabla 3.4).

Figura 3.3 – Diagrama del escalamiento multidimensional no-métrico basado en la distancia de Manhattan para explorar las relaciones entre muestras en términos de su preservación de La Brava y Nahuel Rucá. Los sitios léticos están representados por círculos y los lóticos por cuadrados.

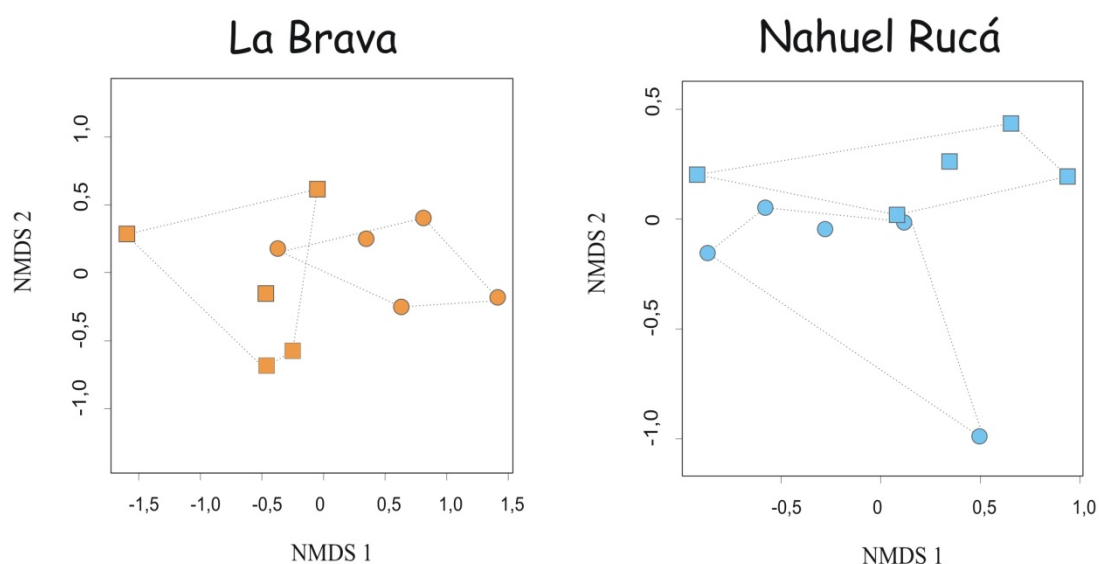


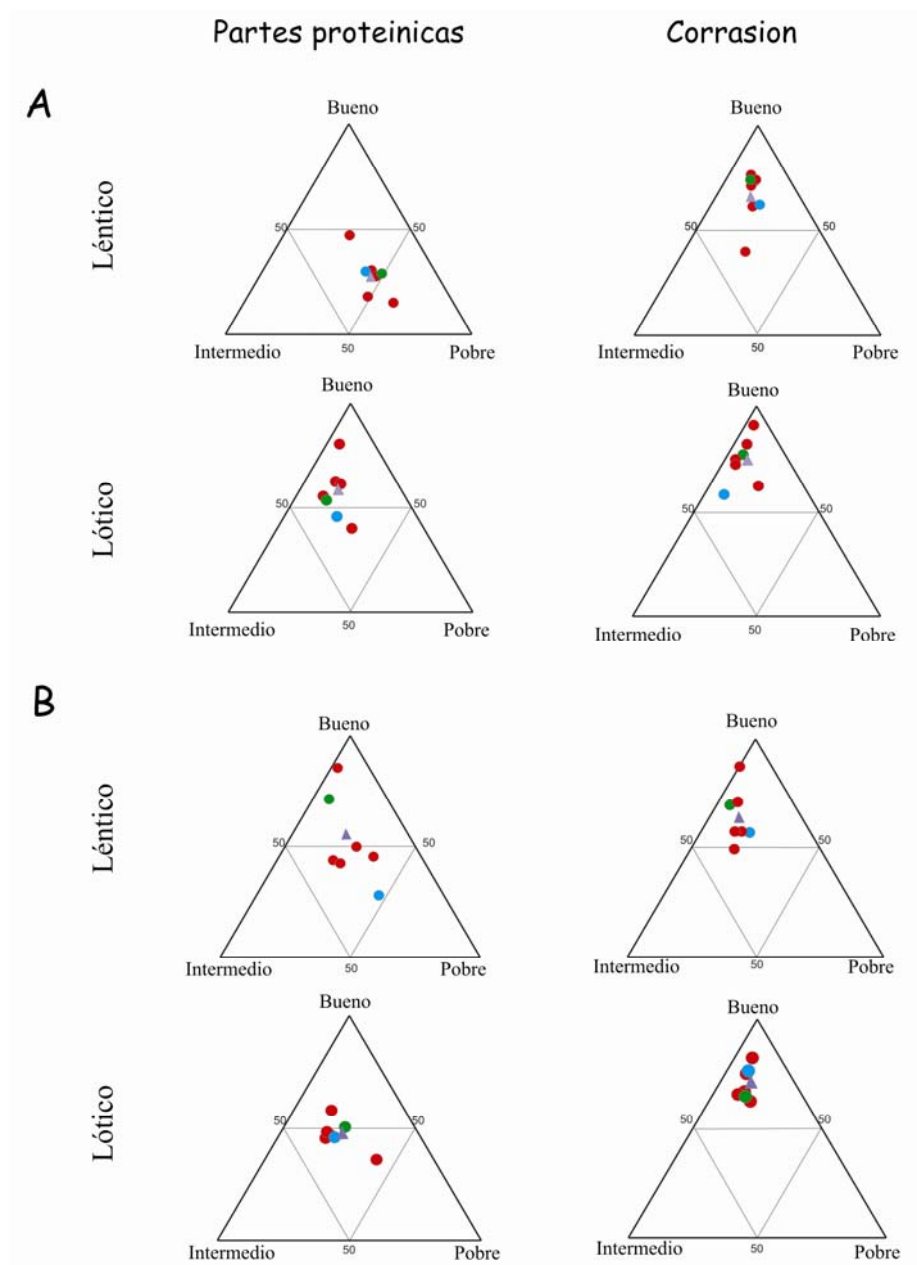
Tabla 3.4 - Valores F y su correspondiente significancia (valor de p) para los análisis de NPMANOVA y HMD.

	Diferencia de varianza (NPMANOVA)		Diferencia en dispersiones (HMD)	
	F	Pr (>F)	F	Pr (>F)
La Brava	5,10	0,028	0,047	0,832
Nahuel Rucá	1,43	0,239	0,009	0,886

Restricción de los datos a un único taxa

Tanto la preservación de partes proteínicas como la corrosión analizada individualmente para *Heleobia parchappii* y *Biomphalaria peregrina* en general no difiere de la registrada para la totalidad de los ensambles (Figura 3.4). En un sólo tafograma (partes proteínicas en la laguna de NR) el punto correspondiente a *Heleobia parchappii* se encuentra alejado de los puntos que corresponden a los ensambles totales.

Figura 3.4 – Diagramas ternarios de las variables partes proteínicas y corrosión realizados a partir de los ensambles de moluscos por sitio (círculos rojos), ensamble total del ambiente (triángulo violeta), ensambles de *H. parchappii* (círculo celeste) y ensambles de *B. peregrina* (círculo verde) en ambientes lóticos y lénticos de A. La Brava, B. Nahuel Rucá.



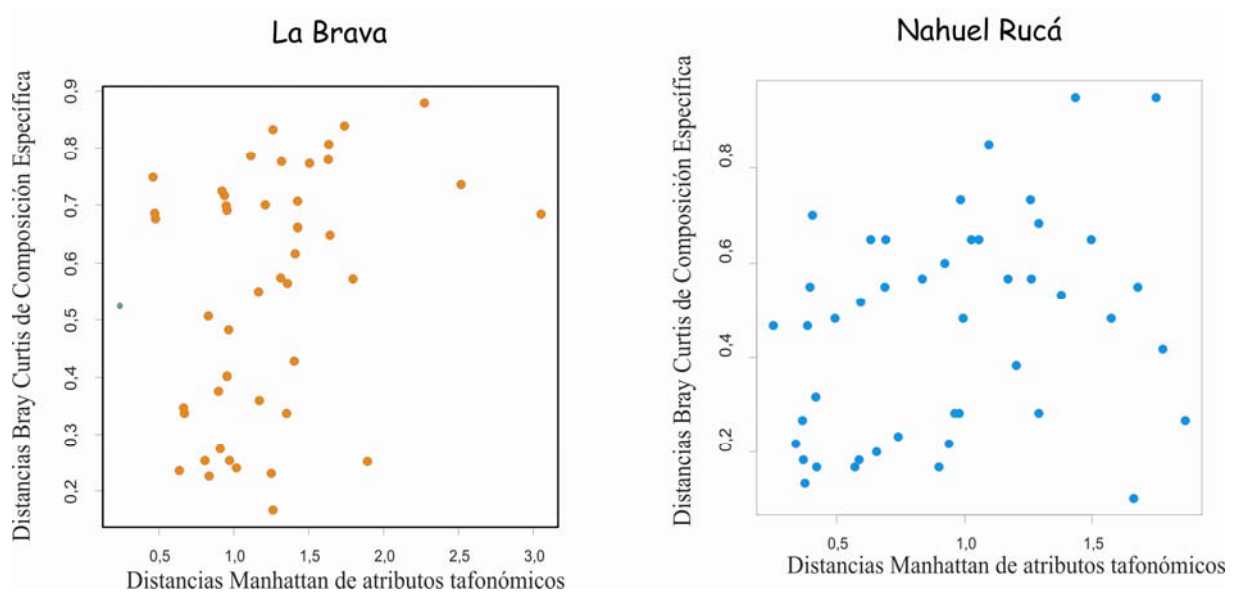
Comparación entre tafofacies y biofacies

Las correlaciones por rangos entre la variación en la preservación (tafofacies) y la variación en la composición específica (biofacies) fueron significativamente positivas pero moderadas (Test de Mantel $r= 0,34$ y $0,35$, $p= 0,04$ y $0,03$; para LB y NR respectivamente) (Tabla 3.5, Figura 3.5).

Tabla 3.5 - Valores de r del test de Mantel y su significancia (Valor de p).

	Mantel r (Spearman)	Valor de p
La Brava	0,343	0,02
Nahuel Rucá	0,352	0,03

Figura 3.5 – Diagrama que grafica la correlación entre las tafofacies (basada en la distancia de Manhattan) y las biofacies (basada en la disimilitud de Bray-Curtis).



DISCUSION

Los resultados obtenidos en el presente capítulo proveen una primera perspectiva cuantitativa de cómo varían los atributos tafonómicos entre los ambientes de la región. Las conchas de los moluscos estuvieron afectadas principalmente por la pérdida de partes proteínicas, la corrosión y la fragmentación. No se encontraron evidencias concretas de depredación o bioturbación. La pérdida de partes proteínicas es consecuencia de procesos físicos (como la abrasión) y biológicos (como la descomposición por microorganismos) que actúan de forma conjunta. A su vez, los rasgos típicos producidos por disolución, incluyendo la textura calcárea, la pérdida de brillo fueron comúnmente observados. La corrosión en ambientes de baja energía como los estudiados aquí, es causada principalmente por la disolución. Además, no se observaron marcas producidas por abrasión mecánica, como la pérdida de ornamentación, umbones, etc.

Si bien los estudios tafonómicos en ambientes dulceacuícolas han sido escasos, se ha podido reconocer que la disolución es el principal proceso tafonómico que afecta las conchas en estos ambientes. De esta manera, Cummins (1994) encontró que el 45% de los bivalvos unióidos presentes en los ríos y reservorios de Ohio presentaban signos de disolución. Kotzian y Simões (2006) atribuyeron la corrosión y fragmentación de los restos a las condiciones ácidas y al bajo contenido de carbonato de calcio de las aguas fluviales del sur de Brasil que favorecerían la disolución de restos carbonáticos. En los ambientes acuáticos de la región pampeana la alta concentración de carbonatos sería uno de los principales factores que estarían alterando la preservación, a través de la disolución. Algunos ambientes dulceacuícolas son subsaturados con respecto a los carbonatos, por lo tanto el potencial de preservación de material esquelético es altamente variable (Canfield y Raiswell, 1991), a diferencia del agua oceánica que es amortiguada por carbonatos y mantiene el pH alcalino. La descomposición de la materia orgánica, a su vez, altera el estado de saturación de carbonatos en el agua. Al momento no existe información sobre la saturación de carbonatos en estos ambientes.

En testigos litorales obtenidos de la laguna Nahuel Rucá se registró una correlación positiva entre el desgaste del perióstraco y el incremento de la corrosión (Cristini y De Francesco, 2012). Es decir que aquellas conchas que carecían de perióstraco presentaban un mayor desgaste de su superficie. Esto pudo explicarse por la función de protección que brinda el perióstraco al ataque de sustancias ácidas, que permite frenar la disolución y los procesos de bioerosión, especialmente en esas especies con un fino recubrimiento (Hunter, 1990; Walker y Goldstein, 1999). Los bajos niveles de corrosión observados en las conchas de los EMs sugieren que esta se originaría rápidamente después de la muerte (ver también Parsons y Brett, 1991;

Kotzian y Simões, 2006). La correlación negativa encontrada entre la fragmentación y la redondez se explica porque la fragmentación genera en muchos casos bordes angulosos, que en el caso de estos ambientes de baja energía no son redondeados posteriormente por desgaste. Los bordes redondeados de las conchas entonces representan, en general, los bordes naturales.

Los patrones tafonómicos fueron distintos en cada área, posiblemente como resultado de diferencias en las condiciones ecológicas, hidrológicas y geomorfológicas que experimentaron. Los mayores niveles de fragmentación pueden ser producidos por condiciones de sustrato más duro y/o corrientes periódicas fuertes, así como por un artefacto de la disolución. La mayor cantidad de fragmentos registrada en NR seguramente sea un artefacto de la disolución, ya que estos ambientes poseen, a diferencia de LB, sedimentos más blandos. Otra diferencia entre las áreas fue que LB presentó variaciones en la preservación entre ambientes lóticos y lénticos, siendo significativamente mayor en los primeros. Las diferencias entre ambientes de LB se deben principalmente a diferencias en la preservación de partes proteínicas y fragmentación. Teniendo en cuenta la homogeneidad de la fauna encontrada. La mejor preservación en ambientes lóticos podría deberse a dos escenarios posibles: 1) que las conchas tengan igual tiempo de permanencia en la TAZ en ambos ambientes pero que las condiciones lénticas sean más destructivas que las lóticas, o 2) que las conchas tengan menor tiempo de permanencia en la TAZ en los sitios lóticos quedando sólo los mejor preservados en los ensambles de muertos y perdiéndose el resto por enterramiento final o destrucción (tasas más altas de sedimentación, o condiciones más destructivas). Estudios futuros donde se evalué la tasa de sedimentación y las condiciones ambientales que influyen en la preservación son necesarios para descubrir las causas de este patrón. También sería clave cuantificar si existen diferencias en el *time-averaging* entre estos dos ambientes. El segundo escenario es similar a los resultados hallados por Kotzian y Simões (2006), quienes encontraron diferencias en desarticulación y fragmentación entre los sectores rectos y meandrosos del Río Touro Passo. El mayor porcentaje de valvas desarticuladas fue hallado en el sector recto del río, debido a que presentaba una mayor energía ambiental. En cambio, la mayor fragmentación registrada en el tramo recto fue explicada como el resultado de un artefacto de la disolución.

Los datos tafonómicos tomados a partir de un taxón indicador pueden ser extremadamente valiosos para algunos propósitos, pero su utilización como un sustituto para indicación de la condición general de un ensamble en análisis paleoambientales requiere cuidado (Kidwell *et al.*, 2001). La vida media tafonómica de un esqueleto duro es una función de factores intrínsecos y extrínsecos, por lo tanto si los factores extrínsecos (ambientales) se mantienen constantes, la durabilidad del esqueleto indica la vida media tafonómica (Tomašových, 2004). La durabilidad de la concha depende de la composición, tamaño, forma y grosor (Carter, 1990; Cadée, 1999; Pearce, 2008; Yanes *et al.*, 2011); en ambientes marinos, por

ejemplo, se ha encontrado que las conchas de moluscos con alta proporción de superficie de área /peso (concha delgada) son más susceptibles a la disolución (Flessa y Brown, 1983; Kidwell y Bosence, 1991; Callender *et al.*, 1994). En el presente estudio, las interpretaciones de los procesos no se vieron afectadas cuando estuvieron restringidas a un taxón indicador, sin embargo, este resultado debe tomarse con cuidado ya que estos taxones, principalmente *Heleobia parchappii*, mostraron gran dominancia en los EMs, pudiendo enmascarar las variaciones debidas a múltiples especies.

La correlación positiva moderada entre las tafofacies y las biofacies implica una mayor diferencia composicional entre las muestras a mayor grado tafonómico. Se ha probado que los EM con grados variables de alteración tafonómica pueden diferir potencialmente en la composición taxonómica como consecuencia de procesos postmortem (Tomašových, 2006; Tomašových *et al.*, 2006a, 2006b). Por lo tanto, los resultados hallados sugieren que los procesos tafonómicos estarían distorsionando la señal biológica original (Yanes *et al.*, 2008). Igualmente, las condiciones dulceacuícolas son altamente destructivas, por lo cual las diferencias moderadas pueden deberse a la homogeneidad y dominancia que presentan tanto los ensambles de moluscos vivos como los de moluscos muertos y/o que los EM tengan un muy bajo tiempo de permanencia en la interfase agua-sedimento.

CONCLUSIONES

Los factores intrínsecos parecerían no estar afectando significativamente las condiciones tafonómicas de los ensambles de moluscos presentes en el sudeste pampeano. Esto posiblemente se deba a la homogeneidad faunística representada en el área. Las diferencias en la preservación halladas entre áreas y entre ambientes pueden entonces estar relacionadas a diferencias en las condiciones ambientales donde se forman los EMs y/o a diferencias en las tasas de enterramiento. La disolución fue el principal proceso que afectó las conchas, corroborando los resultados encontrados en otros ambientes dulceacuícolas. Este y otros procesos tafonómicos parecerían estar sesgando la fidelidad en la composición, pero al momento las evidencias no son concluyentes.

PARTE III

~ Aplicación al registro fósil ~

CAPÍTULO IV

¿Cuánta información se incorpora al registro fósil?

INTRODUCCIÓN

Las variaciones en la composición taxonómica de los ensambles de moluscos dulceacuícolas fósiles pueden ser usadas para inferir condiciones paleoecológicas y paleoambientales. Estas variaciones dan idea de los niveles de biodiversidad local, y proveen información acerca de tendencias regionales en la biodiversidad, incluso a distintas escalas de tiempo (Powell y Kowalewski, 2002; Bush y Bambach, 2004). La utilización de los ensambles fósiles como un indicador paleoambiental-paleoecológico asume que la señal biológica original se conserva. Sin embargo el registro fósil, si bien provee abundante información, no es completo ni insesgado porque existen distintos procesos que actúan durante su formación (Valentine *et al.*, 2006). Existen dos transiciones inherentes a la formación del registro fósil donde la señal biológica original se puede distorsionar: la transición desde el ensamble vivo al ensamble de muerte, y desde éste al ensamble fósil (Alin y Cohen, 2004). Como se demostró en capítulos anteriores, en estos ambientes la señal original no sufre grandes alteraciones debido a procesos post-mortem durante la formación del ensamble de muertos. Sin embargo, durante la formación del ensamble fósil ocurren otros procesos bioestratinómicos y/o diagenéticos que también influyen en su registro, incluso destruyendo las conchas hasta no dejar registro de moluscos en algunas áreas (Behrensmeyer *et al.*, 1995). Por lo tanto, los ensambles de muerte superficiales pueden diferir en composición con los ensambles fósiles locales incluso cuando la fidelidad vivo-muerto sea alta (Kowalewski, 1996; Erthal *et al.*, 2011).

Los procesos de enterramiento de las conchas y los sesgos tafonómicos potenciales pueden ser estimados a través de estudios cuantitativos de atributos tafonómicos o ecológicos de los ensambles fósiles. Una buena aproximación es la comparación de la condición tafonómica y de la fidelidad ecológica de los ensambles de moluscos vivos, muertos y fósiles (Yanes, 2012). Estos estudios son relativamente escasos (Russell, 1991; Valentine *et al.*, 2006; Erthal *et al.*,

2011; Yanes, 2012) y en el caso particular de Argentina no se ha realizado ningún estudio similar.

Teniendo en cuenta estos antecedentes se plantea como objetivo del capítulo evaluar la calidad del registro fósil dulceacuícola de la región, a través de la comparación de los ensambles de moluscos vivos, muertos y fósiles. Los objetivos específicos son: 1) Evaluar la distorsión de la señal biológica original que se produce cuando los EVs/EMs son incorporados al registro sedimentario; 2) Evaluar qué información ambiental nos pueden dar los ensambles de moluscos acerca de la historia ambiental de la región. Para esto se analizó la abundancia, la riqueza y los atributos tafonómicos de los ensambles de moluscos fósiles recuperados de un testigo sedimentario extraído de la laguna Lonkoy (Figura 1 del Área de estudio) y se realizaron comparaciones con los ensambles vivos y muertos. Finalmente se realizaron interpretaciones paleoambientales y se compararon las interpretaciones obtenidas a partir de asociaciones de moluscos con los datos previamente publicados.

METODOLOGÍA

Ensamblajes de vivos, muertos y fósiles

Los datos de los ensamblajes de vivos (EVs) y de muertos (EMs) corresponden a la parte II. Los ensamblajes fósiles corresponden a un testigo, de 1,42 m de potencia, obtenido en abril de 2009 en el centro de la laguna Lonkoy (Figura 1 del Área de estudio, Figura 4.1) con un corer Livingston modificado. En el laboratorio, el testigo fue descrito y seccionado a intervalos contiguos de 1cm. Se realizaron seis dataciones radiocarbónicas sobre conchas de *Heleobia parchappii* (Stutz *et al.*, 2012; Tabla 4.1). De acuerdo a los cambios litológicos observados, se identificaron tres niveles estratigráficos. El nivel basal (142-75cm) consistió en sedimentos limo–arcillosos con abundantes conchas de moluscos. Los valores de materia orgánica fueron bajos (<10%), incrementándose ligeramente hacia el tope de la unidad. Desde 75 a 15cm de profundidad el testigo consistió en sedimentos limo–arenosos. En esta unidad, los valores de LOI se incrementaron gradualmente hasta un 40% a 30cm de profundidad; luego los valores fluctuaron entre 40 y 75%. Los 15cm del tope estuvieron caracterizados por sedimentos limosos negros y valores porcentuales mayores de materia orgánica (80%).

Figura 4.1 – Imagen satelital de la Laguna Lonkoy. El punto corresponde al lugar donde se extrajo el testigo sedimentario.

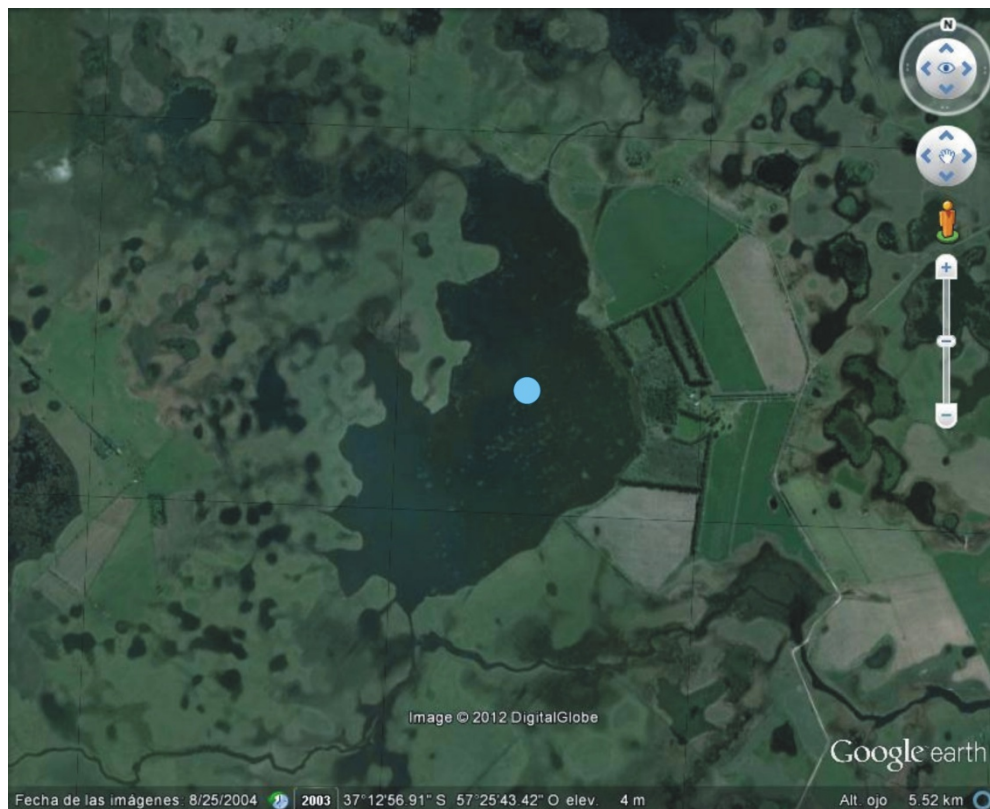


Tabla 4.1 – Tabla de dataciones radiocarbónicas AMS de la laguna Lonkoy. Modificada de Stutz *et al.* (2012).

Muestra Profundidad (cm)	Material datado	Edad ¹⁴ C AP	Años AP calibrados Probabilidad mediana (rango 2σ)
79-80	<i>Heleobia parchappii</i>	770±35	670 (570-730)
89-90	<i>Heleobia parchappii</i>	1310±35	1200 (1080 – 1280)
100-101	<i>Heleobia parchappii</i>	1830 ± 35	1700 (1600 – 1820)
110-111	<i>Heleobia parchappii</i>	2300 ± 35	2240 (2150 – 2280)
120-121	<i>Heleobia parchappii</i>	3540 ± 40	3760 (3640 – 3870)
142-143	<i>Heleobia parchappii</i>	4325 ± 40	4840 (4650 – 4970)

Se obtuvieron un total de 81 muestras. En el laboratorio las muestras fueron lavadas a través de tamices de 0,35mm de abertura de malla y se colectaron todos los especímenes y fragmentos, que fueron analizados en el laboratorio bajo lupa binocular. Un total de 5 variables tafonómicas y paleoecológicas fueron analizadas para cada muestra: (1) NMI número mínimo de individuos, (2) fragmentación, (3) preservación de partes proteínicas, (4) corrosión, y (5) textura calcárea.

El NMI considera solo los especímenes que preservan su protoconcha. El NMI representa una medida de densidad de conchas debido a que cada muestra fue estandarizada en términos de volumen sedimentario. La condición tafonómica de los fósiles (fragmentación, preservación de partes proteínicas, corrosión y textura calcárea) se evaluó siguiendo la metodología descrita en el capítulo III.

Análisis de los datos

Con el fin de evaluar la distorsión de la señal biológica original que se produce cuando los EVs/EMs son incorporados al registro fósil, los desajustes taxonómicos entre las muestras vivas, muertas y fósiles se evaluaron a través de un diagrama de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), basado en la similitud de Bray-Curtis de las abundancias proporcionales de las especies de moluscos. Las muestras fósiles fueron agrupadas de a 5 desde el tope hasta la base con el fin de unificar el tamaño muestral con respecto a los EV y EM. La distancia de similitud de Bray-Curtis es adecuada ya que no impone jerarquía de muestras (Hammer y Harper, 2006). Las proporciones de abundancias de las especies fueron previamente transformadas con raíz cuadrada para reducir el efecto de la especie dominante (*H.parchappii*). Los resultados fueron testeados mediante el análisis de similitudes (ANOSIM).

Con el propósito de evaluar la información paleoambiental provista por los ensambles de moluscos en la laguna Lonkoy, se realizó un diagrama de frecuencias relativas y un análisis de agrupamiento basado en la distancia euclídeana. Se realizó un NMDS y un NPMANOVA, basados en la distancia euclídeana con las variables tafonómicas y paleoecológicas: NMI, corrosión, textura calcárea y fragmentación para evaluar la condición general de las muestras. A su vez se realizaron tafogramas de las variables tafonómicas: corrosión, fragmentación y textura calcárea. Los datos fueron transformados a $\log(x+1)$ con el fin de eliminar diferencias debidas a las distintas unidades. Las muestras con n menor a 30 fueron eliminadas para los análisis tafonómicos.

Todos los análisis se realizaron usando el programa R versión 2.12.2 (R Development Core Team 2011), incluyendo los paquetes “vegan” versión 1.17-8 (Oksanen *et al.*, 2011) y “rioja” versión 0.5-6 (Juggins, 2009).

RESULTADOS

De las 81 muestras obtenidas un total de 65 presentaron conchas de moluscos. El intervalo 0 – 0,65m fue estéril salvo por la presencia de algunos fragmentos indeterminables. Se identificaron 5 especies: *Heleobia parchappii*, *Heleobia australis*, *Biomphalaria peregrina*, *Succinea meridionalis* y *Uncancylus concentricus*. La especie dominante en casi la totalidad de las muestras fue *Heleobia parchappii*, su abundancia relativa promedio fue de 80%. Todas las especies, a excepción de *H. australis*, viven actualmente en los cuerpos de agua dulce de la zona.

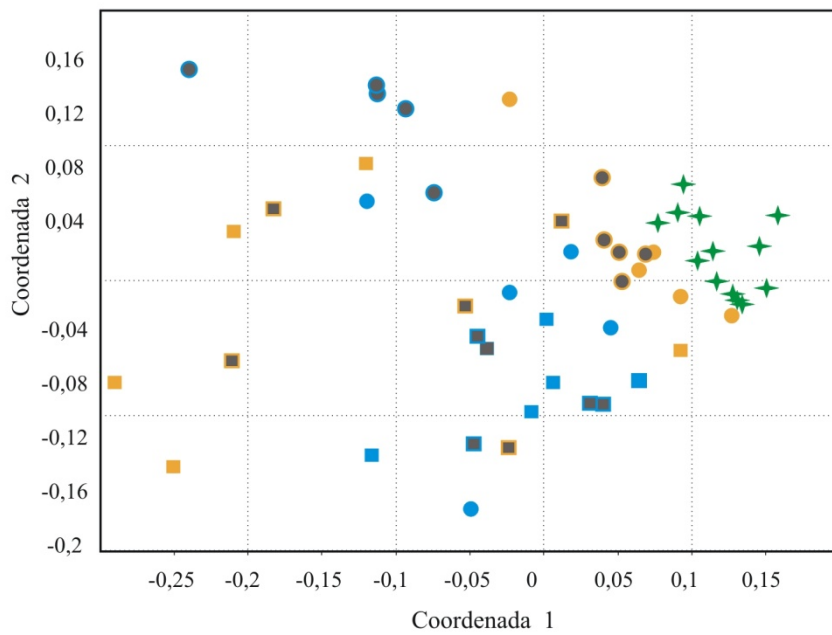
En la ordenación realizada con los ensambles de moluscos vivos, muertos y fósiles usando abundancias proporcionales de las especies se puede visualizar que existe un continuo entre los tres tipos de ensambles, los que se superponen sólo en parte (Figura 4.2 A). En este diagrama se puede ver que el ensamble fósil se encuentra más cercano tanto a los ensambles vivos como a los muertos de las lagunas, por esto se realizó el análisis nuevamente eliminando los sitios lóticos. En el diagrama con sitios lénticos se puede observar que los ensambles fósiles son más parecidos en composición a los ensambles vivos y muertos de la laguna La Brava (Figura 4.2 B). El ANOSIM no mostro diferencias entre los ensambles vivos y muertos ($p=0,24$) pero si entre estos últimos y los ensambles fósiles ($p<0,006$). El ANOSIM realizado sólo con los sitios lénticos arrojó el mismo resultado pero con valores de p menores ($p= 0,09$; $p<0,001$, respectivamente).

De acuerdo al análisis de agrupamiento se dividió la secuencia en tres zonas. La Zona I (edades entre 4840 y 2240 años calibrados AP; profundidad 1,40-1,10m) estuvo caracterizada por una gran abundancia de conchas (con densidades entre 2 y 54 individuos por gramo de sedimento), dominadas por *H. parchappii* y acompañada por unos pocos especímenes de *B. peregrina* y *S. meridionalis* sólo en la parte más basal. La Zona II (edades entre 2240 y 670 años calibrados AP; profundidad 1,10 – 0,79m) estuvo también caracterizada por la dominancia de *H. parchappii*, por una menor abundancia de conchas (densidades entre 2 y 22 individuos por gramo de sedimento) y por la presencia de *H. australis* y la aparición en el registro de *U. concentricus*. La Zona III (a partir de 670 AP; profundidad 0,79 – 0,65m) estuvo caracterizada por la dominancia de *H. parchappii* en algunas de las muestras y por *B. peregrina* en otras y las mayores abundancias de esta última especie y por una baja abundancia de moluscos (densidades entre 2 y 9 individuos por gramo de sedimento) (Figura 4.3).

Figura 4.2 – Diagrama de NMDS de los ensambles de moluscos vivos, muertos y fósiles de A. Sitios lénticos, lóuticos de la La Brava y Nahuel Rucá y muestras fósiles del testigo sedimentario obtenido en la laguna Lonkoy; B. Sitios lénticos de La Brava y Nahuel Rucá y muestras fósiles de laguna Lonkoy.



A



B

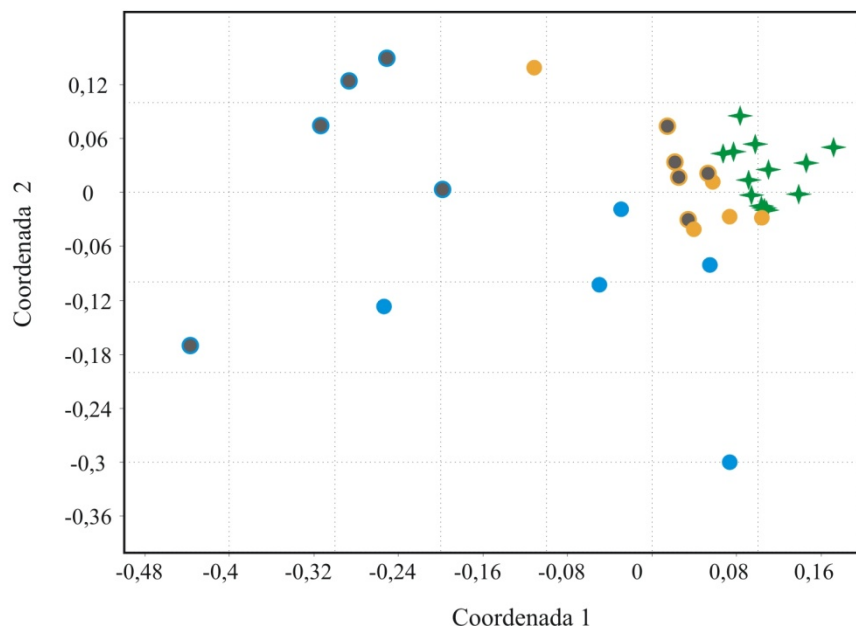
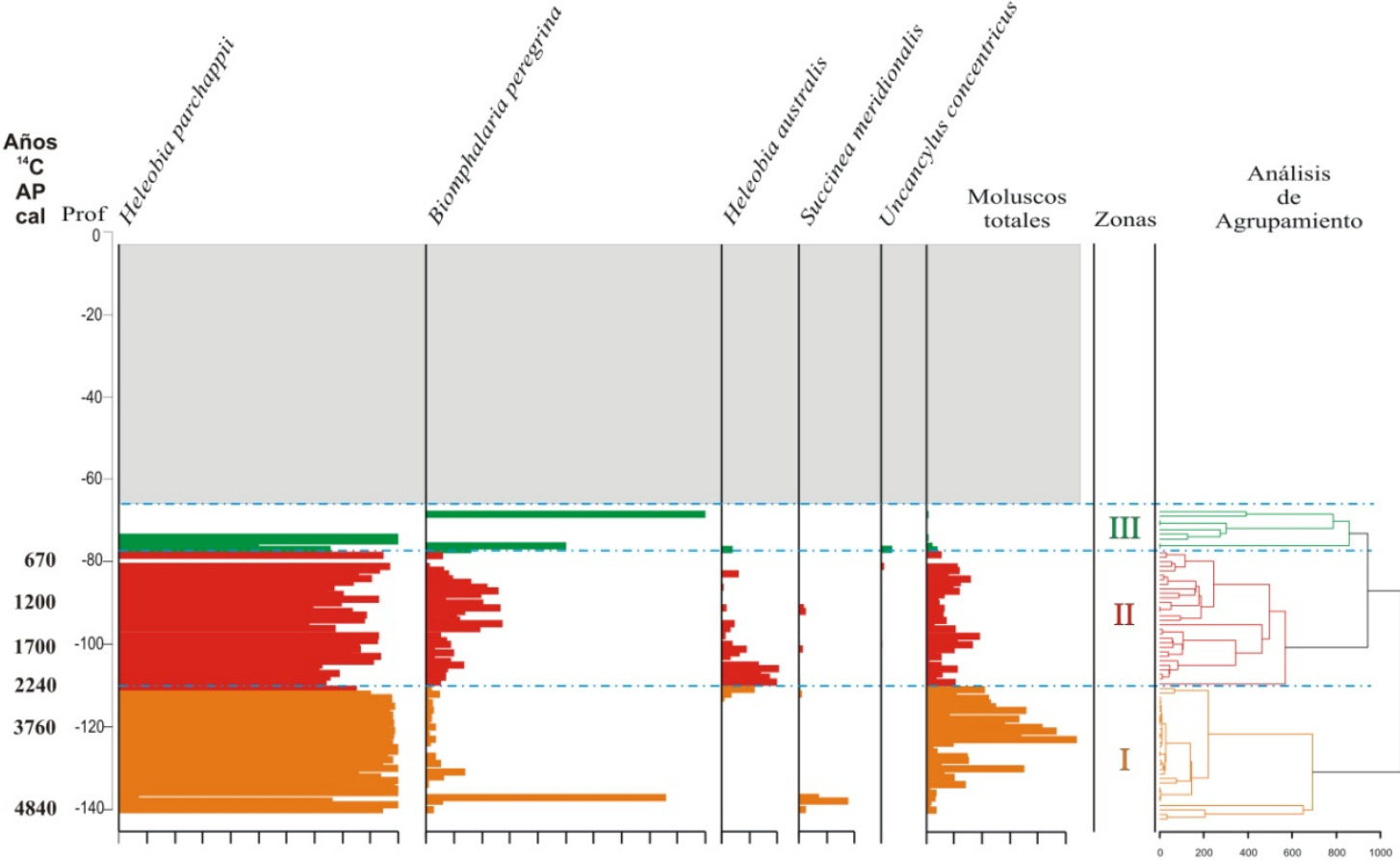


Figura 4.3 – Abundancias relativas de moluscos en el testigo sedimentario de la laguna Lonkoy.



En el espacio multivariado definido por las variables tafonómicas se puede ver que las zonas I y II se superponen parcialmente, aunque existe una separación entre zonas (Figura 4.4). Lo mismo es corroborado con los resultados del NPMANOVA que indicaron que existen diferencias significativas en la varianza entre la zona I y II ($F= 13,6$, $p= <0,0002$ NPMANOVA). En cambio, en los tafogramas y en el diagrama de las variables tafonómicas en profundidad podemos ver que no existe una variación marcada de la fragmentación, corrosión o textura calcárea a lo largo del testigo (Figura 4.5).

Figura 4.4 – A. Diagrama de ordenación NMDS basado en la distancia euclídeana de las variables tafonómicas y paleoecológicas: NMI, corrosión, textura calcárea y fragmentación, B. Diagramas ternarios de las variables tafonómicas: corrosión, textura calcárea y fragmentación.

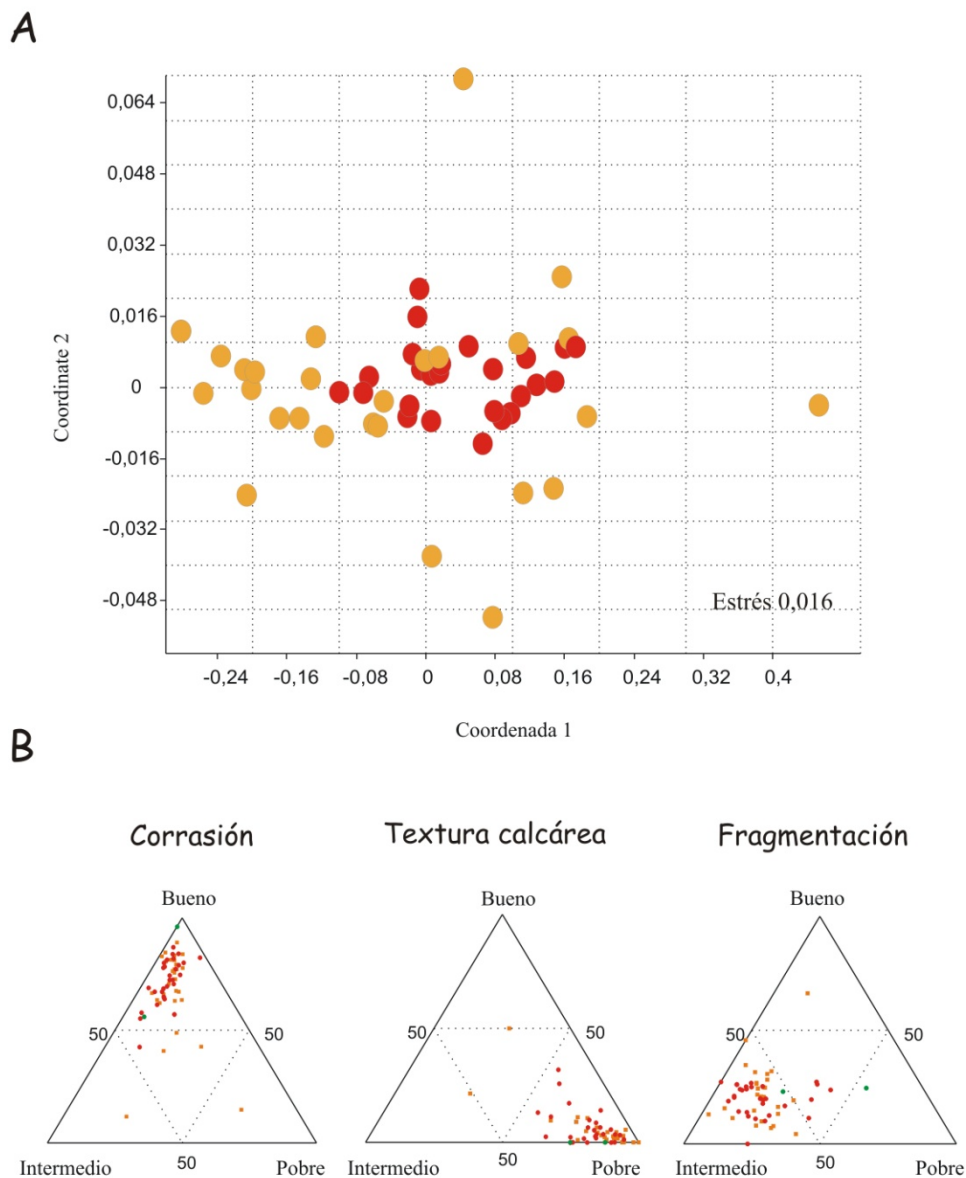
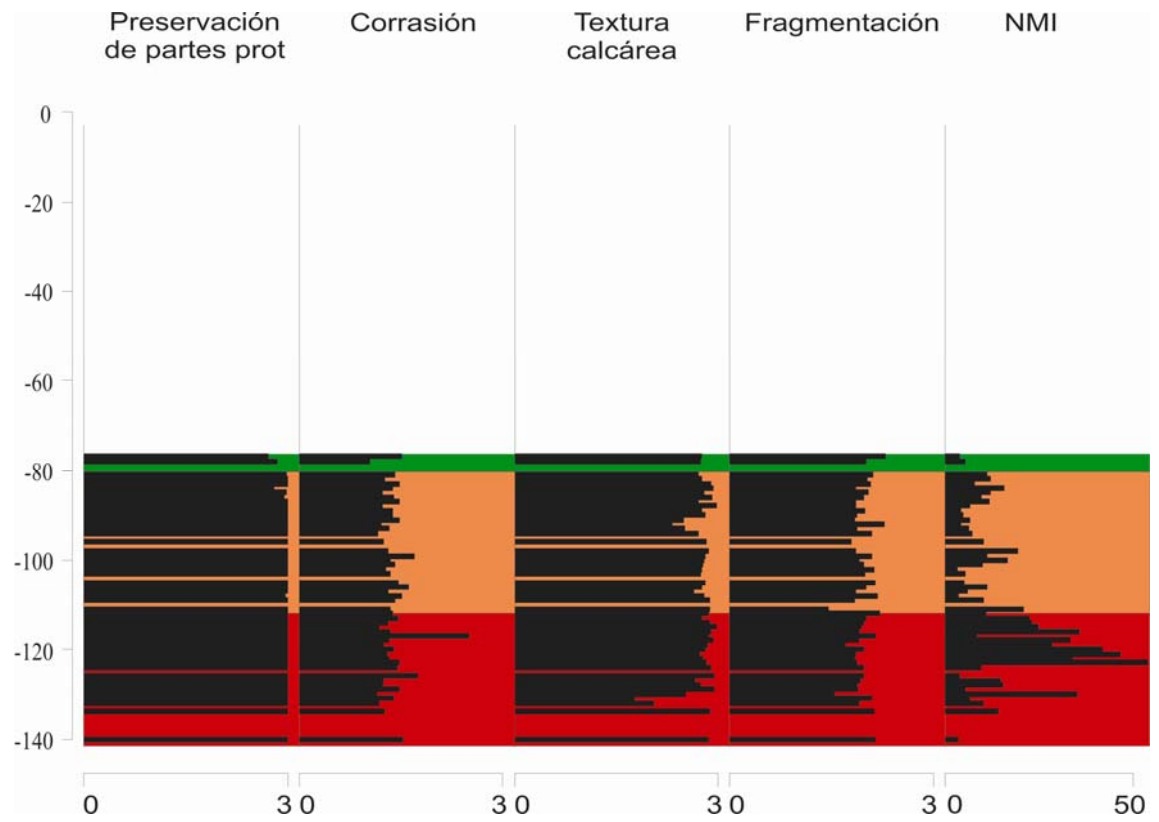


Figura 4.5 – Diagrama del grado tafonómico total, de las variables preservación de partes proteínicas, corrosión, textura calcárea, fragmentación y NMI, de cada muestra a lo largo del testigo sedimentario (Profundidad en el eje y).



DISCUSIÓN

Los ensambles de moluscos fósiles, al igual que los ensambles de vivos y de muertos, estuvieron dominados por *Heleobia parchappii*. Esta dominancia enfatiza la capacidad adaptativa de esta especie a diferentes ambientes así como su alto potencial de preservación. A su vez, la mayor similitud de los EF con los EV y EM de los sitios lénticos, en especial de la Laguna La Brava, puede ser explicada por la menor riqueza específica que presentan estos sitios en comparación a los lóxicos (ver capítulo II). Sin embargo, a pesar de las similitudes, los EF difirieron en composición con respecto a los EV y EM debido a la presencia de algunas especies que estuvieron representadas en pero no en los ensambles fósiles. Estas diferencias posiblemente se deban a: 1) que las especies que se encuentran viviendo en la actualidad, y que no están registradas fósiles (ver capítulo 2), no hayan vivido en el pasado, 2) que hayan vivido y no se hayan preservado, o 3) que se hayan preservado y el muestreo no sea representativo. Para la primera alternativa, la ausencia de estas especies en el pasado puede explicarse por condiciones ambientales que no favorecían su establecimiento y desarrollo. Si bien desde la base del testigo se registran especies de moluscos que se encuentran viviendo en la actualidad (i.e., *H. parchappii*, *B. peregrina*, *S. meridionalis*), las características reconstruidas en base al polen y diatomeas muestran que las condiciones ambientales del cuerpo de agua fueron variando en el tiempo principalmente en relación a la salinidad y el estado trófico (Stutz *et al.*, 2012; Hassan, 2012).

La segunda y tercera alternativas se deben a que el registro fósil es afectado tanto por la preservación diferencial de las especies como por sesgos en el muestreo (Benton, 1998; Benton *et al.*, 2000; Puchalski *et al.*, 2008). Algunas taxa ausentes pueden no haberse preservado en ningún lugar, mientras que otros pueden existir como fósiles pero no estuvieron representados en las muestras obtenidas (Valentine *et al.*, 2006). En un estudio realizado en la laguna Nahuel Rucá la riqueza de moluscos disminuyó en profundidad a lo largo de los primeros 25 cm, quedando en los niveles basales solamente representada *H. parchappii* y numerosos fragmentos indeterminables (Cristini y De Francesco, 2012). En este estudio observaron la desaparición en profundidad de aquellas especies que usualmente están en menor abundancia en las poblaciones actuales de la laguna (*D. kermatoides* y *B. peregrina*) como aquellas que, si bien están en abundancia, presentan una concha muy frágil (*U. concentricus*). Lo mismo se registró en el Río Touro Passo de Brasil, donde especies de conchas delgadas o invasoras no estuvieron representadas en el registro fósil pero sí estuvieron presentes en los EV y EM (Erthal *et al.*, 2011). Como fue señalado por estos autores, es menos probable que los moluscos dulceacuícolas de conchas delgadas dejen registro comparados con los de conchas más gruesas, lo cual implica un verdadero sesgo tafonómico. Esto provee una explicación posible mediante

causas tafonómicas de la dominancia de *H. parchappii* en el testigo de Lonkoy así como en otros testigos sedimentarios holocenos de la región (véase De Francesco y Zárate, 1999; Prieto *et al.*, 2004; Steffan, 2007). Un factor a tener en cuenta es el sesgo temporal que afecta de manera distinta el registro. En los ensambles fósiles existen variaciones en la riqueza y en la composición específica dependiendo del lapso de tiempo involucrado y el efecto de la mezcla temporal (Erthal *et al.*, 2011). En cuanto al sesgo en el muestreo es especialmente importante en moluscos debido a que son organismos de gran tamaño, poseen distribución en parches y especificidad de micro-hábitats. En el trabajo de la laguna Nahuel Rucá mencionado anteriormente también se registró una gran variabilidad en la composición de los ensambles de diferentes testigos, lo que sugiere una distribución heterogénea de las especies fósiles en estos ambientes. A partir de la variabilidad espacial registrada, los autores sugieren la necesidad de tomar testigos replicados dentro de la laguna a los fines de poder conocer la composición taxonómica total del cuerpo de agua, para poder realizar inferencias paleolimnológicas confiables (Cristini y De Francesco, 2012).

A pesar de las dificultades que se presentan en la formación del registro fósil, el patrón de la sucesión y de las abundancias de moluscos registrado en Lonkoy también fue registrado en otras dos lagunas de la región (De Francesco *et al.*, 2012). Esto sugiere que a pesar de que puedan existir sesgos debido a preservaciones diferenciales y/o muestreo, la información obtenida a partir del análisis de un testigo sedimentario es valiosa para reconstruir los ambientes, incluso a un nivel regional. En el caso de la laguna Lonkoy en particular podemos inferir en la parte basal (Zona I) un ambiente salobre, donde habitaban *Heleobia parchappii* y *Succinea meridionalis*. *H. parchappii* es un caracol que ha mostrado ser muy resistente a las condiciones ambientales salobres (e.g., De Francesco e Isla, 2004; Ciocco y Scheibler, 2008; De Francesco y Hassan, 2009; Hassan *et al.*, 2012). Posiblemente esto sea resultado de que es una especie que se encuentra en estadios evolutivos intermedios en el paso al agua dulce, motivo por el cual posee vestigios de los mecanismos fisiológicos marinos que le permiten vivir y reproducirse a salinidades altamente variables. Esto mismo ha sido propuesto para la especie de camarón “dulceacuícola” *Palaemonetes argentinus*, Nobilis, 1901, que habita en arroyos y lagos así como en lagunas costeras salobres (Menú-Marque, 1973; Anger, 2001; Ituarte *et al.*, 2007). *S. meridionalis* es un gasterópodo terrestre que se encuentra en una amplia variedad de ambientes acuáticos aunque también puede habitar un rango amplio de ambientes terrestres (d’Orbigny, 1835–1847; Landoni, 1992). Esta especie ha sido observada incluso en la marisma de Mar Chiquita habitando sobre *Spartina densiflora* y en otros ambientes con influencia marina. La presencia de estas dos especies de moluscos junto con taxa vegetales como Chenopodiaceae y *Rupia*, palinomorfos no polínicos como quistes de *Peridinium* y diatomeas salobre/dulceacuícolas indican que era un ambiente claro, salobre, de baja productividad, y de

gran inestabilidad. Por lo tanto, las asociaciones de moluscos, diatomeas, polen y palinomorfos no polínicos coinciden en la prevalencia de un cuerpo de agua salobre, lo cual coincide con una posible influencia marina debido a la transgresión marina ocurrida *circa* 5200 - 4600 A.P. (Violante *et al.*, 2001) en momentos de condiciones climáticas más secas (Zárate *et al.*, 2000; Piovano *et al.*, 2009).

En la zona II del testigo, la presencia de *H. australis* es importante ya que es una especie estuarina y, por lo tanto, habría tenido un papel ecológico similar al actual durante el Holoceno indicando condiciones de salinidad. La presencia de esta especie podría ser explicada por las fluctuaciones del nivel del mar durante el Holoceno que afectaron la parte este de la provincia de Buenos Aires. En esta área, se estima que el nivel del mar habría alcanzado una altura máxima de 5-6 m s.n.m. entre los *ca.* 6000 y 5500 años AP (Violante *et al.*, 2001), el área de transgresión fue de aproximadamente 10 km desde la línea de costa actual (Violante, 1992; Stutz *et al.*, 2006, 2010). Durante la fase regresiva, el área adyacente a la costa evolucionó hacia la formación de largas planicies costeras, barreras, lagunas y canales por donde pudo haber influencia marina, situación que favoreció la dispersión y el establecimiento de *H. australis*. Con posterioridad a la salinización y con la consecuente evolución de Lonkoy a un cuerpo dulceacuícola las comunidades de *H. australis* desaparecieron. Alrededor de los 1500-1200 años AP hay un aumento creciente de la proporción de *Biomphalaria peregrina* y a en los 700 años AP aparecen los primeros registros de *Uncanlyus concentricus*. Como se indicó en el capítulo I, la distribución de *Biomphalaria* está muy influenciada por la vegetación acuática y *Uncanlyus concentricus* se encuentra generalmente asociada a los juncos. Esto coincide con el registro de Cyperaceas, *Myriophyllum*, *Azolla*, *Ricciocarpus* en el registro polínico, por lo tanto, esta etapa representa el inicio de las condiciones modernas del cuerpo de agua (Stutz *et al.*, 2012). Estos cambios fueron registrados por moluscos, polen y diatomeas en varios testigos de la zona y se sugirió que fue respuesta a un aumento de las precipitaciones en el área de estudio más que una respuesta local (Peña, 2012; Stutz *et al.*, 2012; Hassan, 2012).

La baja abundancia en la Zona III del testigo puede ser explicada por la escasa cantidad de sedimento disponible para los análisis (varió de 0 a 3 g mientras que el resto del testigo de 4 a 20 g), lo que sumado a una baja preservación o sedimentación en esta zona del testigo explicaría la esterilidad de la mayoría de las muestras. El potencial de preservación es altamente variable en los ambientes dulceacuícolas por ser subsaturados con respecto a los carbonatos (Canfield y Raiswell, 1991, Cummins 1994, Nielsen *et al.*, 2008). La saturación de los carbonatos en esta región pudo haber variado dependiendo de las fluctuaciones entre condiciones secas y húmedas. Durante períodos prolongados de déficit hídrico se produce un aumento de la conductividad y el pH, lo cual favorece el incremento del índice de saturación de los carbonatos y consecuentemente la preservación de restos calcáreos. Durante los períodos de

excesos hídricos tiene lugar una marcada disminución de la conductividad, del pH y del oxígeno disuelto produciendo el efecto contrario (Halcrow, 1999). Esto podría explicar, que esta zona (Zona III), con características dulceacuícolas, sea la zona que presenta menores abundancias y mayor cantidad de muestras estériles y que la zona I sea donde se registró mayor concentración de conchas de moluscos ya que el ambiente reconstruido corresponde a un cuerpo de condiciones salobres. A su vez, variaciones en los lapsos de sedimentación provocan variaciones en la mezcla temporal de los ensambles y puede ser la causa de las diferencias en las abundancias registradas (Fürsich y Aberhan, 1990). El pico de abundancia se registró en la zona I, entre los 4840 (142-143cm) y 2240 (110-111cm) años cal AP, que abarca un lapso de 2600 años en 30 cm de sedimento, a diferencia del nivel II que en 30 cm abarca 1500 años y el nivel III que en 80 cm abarca aproximadamente 700 años. Por lo tanto, las variaciones en la concentración de moluscos registradas a lo largo del testigo pueden deberse tanto a variaciones reales de las abundancias así como a variaciones en el potencial de preservación y/o en la tasa de sedimentación.

CONCLUSION

Los ensambles fósiles de Lonkoy mostraron grandes diferencias con los ensambles de vivos y muertos de la región tanto en la composición de especies como en las abundancias proporcionales. En general, los ensambles fósiles presentaron una menor riqueza específica y una mayor dominancia. Estas variaciones podrían haber sido causadas por múltiples factores como pueden ser: (1) cambios en el ambiente; (2) procesos tafonómicos que estén afectando los ensambles en el paso del ensamble de muerto al fósil; (3) diferencias en la magnitud de la mezcla temporal y/o (4) sesgos de muestreo. Sin embargo, a pesar de las dificultades que se presentan en la utilización de los moluscos como indicadores paleoambientales o paleoecológicos, las interpretaciones de la historia de la laguna Lonkoy fueron sincrónicas con aquellas obtenidas de otros testigos sedimentarios de la región. A su vez, la información brindada por los moluscos complementó la provista por otros proxies permitiendo una reconstrucción ambiental y paleoecológica sólida de la historia de la región.

DISCUSIÓN GENERAL

Los ambientes del sudeste pampeano presentan características ambientales homogéneas, condición que se vio reflejada en la similitud de las comunidades vivas así como en la preservación. Por lo tanto, la baja riqueza específica y diversidad beta presentada por estos ambientes pampeano posiblemente sea consecuencia de esta homogeneidad ambiental. Los amplios rangos de tolerancia ecológica que presentan las especies, seguramente estén a su vez influyendo en este patrón de distribución. Sin embargo, existen variaciones en la distribución de las especies que responden a la presencia de determinados micro-hábitats, lo que facilita el reconocimiento de circunstancias locales al momento de la reconstrucción de ambientes. En cuanto a la composición de los ensambles, tanto los ensambles de moluscos vivos, como los de muertos y fósiles estuvieron dominados por *Heleobia parchappii*. Esta dominancia enfatiza la capacidad adaptativa de esta especie a diferentes ambientes así como su alto potencial de preservación.

La baja diversidad beta que presentan estos ambientes a una escala regional provoca que los factores intrínsecos tengan poca influencia en la formación del registro fósil. Sin embargo, estos factores podrían estar afectando, a través de la preservación diferencial, los ensambles de muertos y fósiles explicando la dominancia de *H. parchappii*. En el río Touro Passo de Brasil también se registraron mayores concentraciones de especies que poseen conchas gruesas en el registro fósil, como *H. parchappii* y *Potamolithus* sp. (Erthal *et al.*, 2011). Estas especies, que son las que tienen conchas más gruesas dentro de la fauna dulceacuícola, son delgadas cuando se las compara con especies marinas. Estas evidencias estarían sugiriendo que los factores intrínsecos relacionados al grosor de la concha son probablemente más importantes en moluscos dulceacuícolas que en los marinos, ya que las conchas delgadas tienen menor probabilidad de dejar registro que las gruesas (Kosnik *et al.*, 2011; Erthal *et al.*, 2011).

Si bien el espesor de la concha es una característica limitante para la preservación de las especies dulceacuícolas, en este trabajo se demostró que los resultados obtenidos a partir de los ensambles de moluscos totales y de un único taxa no difieren. Lo que se debe a la gran dominancia de la misma especie en diferentes ambientes que enmascara las diferencias que podría haber en especies con menores abundancias. Por lo tanto, las inferencias realizadas a partir de un taxa indicador dominante (por ejemplo *H. parchappii*) son comparables a las obtenidas a partir del ensamble total. En este sentido, si bien se puede observar que hay diferencias en el grosor de la concha entre las especies esto no estaría afectando las conclusiones que se obtienen a partir del registro.

En el pasaje de un organismo vivo al registro fósil existen diferentes procesos que están afectando los ensambles. Los factores extrínsecos que actúan durante la etapa bioestratigráfica en la interfase agua-sedimento son los que probablemente estén causando las mayores diferencias en la preservación entre distintas áreas y distintos ambientes en esta región. De estos, la disolución sería el principal proceso que afectaría a los ensambles. Se ha demostrado que las conchas pueden llegar a destruirse completamente por efecto de este único proceso (Pip, 1988; Gray, 1988; Canfield y Raiswell, 1991; Neves *et al.*, 2007, Erthal *et al.*, 2011). Los filtros tafonómicos que se han registrado en los ambientes dulceacuícolas son muy distintos a los registrados en ambientes marinos, ya que en estos últimos los ensambles de moluscos muertos tienden a acumularse, debido a la gran tasa de producción de conchas carbonáticas y a la baja destrucción por la disolución debida al agua intersticial (Flessa y Kowalewski, 1994).

A partir de los resultados obtenidos en la presente tesis se pudo demostrar que la fidelidad composicional se mantiene constante durante el pasaje desde el ensamble de vivos al ensamble de muertos. Esto indicaría que los ensambles de muertos no están sujetos a alteraciones significativas debidas al reemplazo y preservación diferencial de las especies y/o a la mezcla temporal de diferentes hábitats. También se ha registrado una alta preservación de las abundancias de especies en otros ambientes dulceacuícolas (Cummins, 1994; Martello *et al.*, 2006), destacando la fiabilidad general de la información contenida en los EMs de estos ambientes. De este modo se valida la hipótesis propuesta de que los ensambles de moluscos muertos depositados en sistemas dulceacuícolas modernos representan fielmente las biocenosis locales. Sin embargo, se registraron diferencias en la preservación entre áreas lo que podría deberse a condiciones locales.

Si bien no se distorsionó de manera significativa el ensamble de moluscos vivos al pasar al ensamble de muertos, sí se registraron grandes diferencias de éstos con respecto a los ensambles fósiles. Estas diferencias se dieron tanto en la composición de especies (ausencia/presencia de especies distintas) como en las abundancias proporcionales (cambios en la dominancia). Estas variaciones podrían haber sido causadas por múltiples factores que estarían actuando a una escala temporal mayor: (1) cambios en el ambiente; (2) procesos tafonómicos que estén afectando los ensambles en el paso del ensamble de muerto al fósil; (3) diferencias en la magnitud de la mezcla temporal. Como se mencionó en el capítulo IV los sesgos de muestreo también estarían influyendo en la composición de los ensambles fósiles. Sin embargo, éstos demostraron ser buenos indicadores paleoambientales/paleoecológicos permitiendo reconstruir la historia ambiental de la región.

La magnitud de los procesos tafonómicos mostró diferencias entre ambientes lénticos y lóticos sólo en una de las áreas, provocando variaciones en la diversidad de los ensambles de muertos. Las explicaciones posibles para este patrón serían: 1) diferencias en la magnitud de la

mezcla temporal o en otros aspectos de la dinámica preservacional entre los EMs, y/o 2) variaciones en las tasas de recambio de las especies.

Finalmente, a partir de los resultados obtenidos en la presente tesis es posible concluir que la magnitud de los procesos tafonómicos en ambientes dulceacuícolas es diferente a la que tiene lugar en ambientes marinos. Los ambientes dulceacuícolas están sujetos a una mayor disolución, lo que combinado con la presencia de especies de concha delgada, provoca una menor posibilidad de preservación de los restos. Esta situación limita aún más la reconstrucción paleoambiental en estos ambientes caracterizados por una baja riqueza específica y/o una baja producción de restos carbonáticos.

Las variaciones encontradas en la región tanto en las comunidades vivas como en las muertas y fósiles posiblemente estén relacionadas con el distinto origen de los ambientes. Varios procesos geológicos han afectado la región generando ambientes con distintas características geomorfológicas. Estas características pueden entonces sesgar la composición del registro fósil a través de variaciones por ejemplo de la disponibilidad de micro-hábitats y/o de los factores extrínsecos que afectan la preservación de manera diferencial.

CONCLUSIONES

- Los moluscos dulceacuícolas presentes en el sudeste pampeano no varían significativamente en cuanto a su composición taxonómica y abundancia relativa en los diferentes ambientes acuáticos. Sin embargo presentan algunas especies que son buenas indicadoras de microhábitats particulares (sustrato, velocidad de corriente, vegetación) que permiten el reconocimiento de circunstancias locales particulares para la reconstrucción de ambientes pasados.
- Los ensambles de moluscos muertos preservados en ambientes dulceacuícolas de la región pampeana exhiben una alta fidelidad composicional, reflejando la composición taxonómica (riqueza) y las abundancias relativas de las especies. Esto sugiere que los ensambles de moluscos muertos registran a su comunidad viva original, porque no están bajo alteraciones significativas por modificaciones composicionales debido al reemplazo y/o preservación diferencial de las especies y a la mezcla temporal de múltiples hábitats. No obstante, se reconocen diferencias entre áreas y ambientes relacionadas a diferencias en las condiciones ambientales donde se forman los EMs y/o a diferencias en las tasas de enterramiento.
- La disolución fue el principal proceso tafonómico que afectó la preservación de las conchas, corroborando los resultados obtenidos previamente en otros ambientes dulceacuícolas.
- Los ensambles fósiles recuperados de la laguna Lonkoy mostraron grandes diferencias con los ensambles de vivos y muertos de la región tanto en la composición de especies como en las abundancias proporcionales. En general los ensambles fósiles presentaron una menor riqueza específica y una mayor dominancia, que podrían haber sido causadas por: (1) cambios en el ambiente; (2) procesos tafonómicos que estén afectando los ensambles en el paso del ensamble de muerto al fósil; (3) diferencias en la magnitud de la mezcla temporal y/o (4) sesgos de muestreo. Sin embargo, las interpretaciones de la historia de la laguna Lonkoy fueron sincrónicas con aquellas obtenidas de otros testigos sedimentarios de la región, lo que enfatiza la fiabilidad de los moluscos como indicadores paleoambientales o paleoecológicos.

BIBLIOGRAFIA

- Alin, S.R., y Cohen, A.S., 2004, The live, the dead, and the very dead: taphonomic calibration of the recent record of paleoecological change in Lake Tanganyika, East Africa, *Paleobiology*, v.30, p.44-81.
- APHA, 1992, Standard methods for the examination of water and wastewater. APHA, Washington, DC.
- Anderson, M.J., 2001, A new method for non-parametric multivariate analysis of variance, *Austral Ecology*, v.26, p.32-46.
- Anderson, M.J., 2006, Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions, *Biometrics*, v.62, p.245-253.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E., y McArdle, B.H., 2006, Multivariate dispersions as a measure of beta diversity, *Ecology Letters*, v.9, p.683-693.
- Anger, K., 2001, The biology of decapods crustacean larvae, *Crustacean Issues*, 14, Rotterdam, The Netherlands, A.A. Balkema Publishers.
- Arruda, J.O., y Thomé, J.W., 2008, Revalidation of *Omalonyx convexus* (Heynemann 1868) and emendation of the type locality of *Omalonyx unguis* (Orbigny 1837), *Archiv für Molluskenkunde*, v.137, p.159-166.
- Battarbee, R.W., 2000, Palaeolimnological approaches to climate change, with special regard to the biological record, *Quaternary Science Reviews*, v.19, p.107-124.
- Behrensmeyer, A.K., y Chapman, R.E., 1993, Models and Simulations of Taphonomic Time-averaging in Terrestrial Vertebrate Assemblages. *En: Kidwell, S.M. y Behrensmeyer, A.K., eds., Taphonomic Approaches to Time Resolution in Fossil Assemblages*, Knoxville, Tennessee, The Paleontological Society, p.125-149.
- Behrensmeyer, A.K., Willis, B.J. y Quade, J., 1995, Floodplains and paleosols of Pakistan Neogene and Wyoming Paleogene deposits a comparative study, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.115, p.35-60.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M., y Gastaldo, R.A., 2000, Taphonomy and Paleobiology, *Paleobiology*, v.26, p.103-144.

- Benton, M. J., 1998, The quality of the fossil record of vertebrates. *En: S.K. Donovan y C.R.C. Paul, eds., The Adequacy of the Fossil Record, Wiley, New York, p.269-303.*
- Benton, M.J., Wills, M.A., y Hitchin, R., 2000, Quality of the fossil record through time, *Nature*, v.403, p.534-537.
- Best, M.M.R., y Kidwell, S.M., 2000a, Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. I. Environmental variation in shell condition, *Paleobiology*, v.26, p.80-102.
- Best, M.M.R., y Kidwell, S.M., 2000b, Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. II. Effect of bivalve life-habits and shell types, *Paleobiology*, v.26, p.103-115.
- Birks, H.J.B., Heiri, O., Seppä, H., y Bjune, A.E., 2010, Strengths and weaknesses of quantitative climate reconstructions based on Late-Quaternary biological proxies, *The Open Journal of Ecology*, v.3, p.68-110.
- Bocard, D., Legendre, P., y Drapeau, P., 1992, Partialling out the spatial component of ecological variation, *Ecology*, v.73, p.1045-1055.
- Brandt, D.S., 1989, Taphonomic grades as a classification for fossiliferous assemblages and implications for paleoecology, *Palaaios*, v.4, p.303-309.
- Brett, C.E., y Baird, G.C., 1986, Comparative taphonomy: A key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation, *Palaaios*, v.1, p. 207-227.
- Briggs, D.J., Gilbertson, D.D., y Harris, A.L., 1990, Molluscan taphonomy in a braided river environment and its implications for studies of Quaternary cold-stage river deposits, *Journal of Biogeography*, v.17, p.623-637.
- Brown, M.E., Kowalewski, M., Neves, R.J., Cherry, D.S., y Schreiber, M.E., 2005, Freshwater mussel shells as environmental chronicles: geochemical and taphonomic signatures of mercury-related extirpations in the North Fork Holston River, Virginia, *Environmental Science and Technology*, v.39, p.1455-1462.
- Bush, A.M., y Bambach, R.K., 2004, Did alpha diversity increase during the Phanerozoic? Lifting the veils of taphonomic, latitudinal, and environmental biases in the study of paleocommunities, *The Journal of Geology*, v.112, p.625-642.
- Cadée, G.C., 1999, Bioerosion of shells by terrestrial gastropods, *Lethaia*, v.32, p.253-260.
- Cai, W.J., Chen, F., Powell, E.N., Walker, S.E., Parsons-Hubbard, K.M., Staff, G.M., Wang, Y., Ashton-Alcox, K.A., Callender, W.R., y Brett, C.E., 2006, Preferential dissolution of

- carbonate shells driven by petroleum seep activity in the Gulf of Mexico, *Earth and Planetary Science Letters*, v.248, p.227–243.
- Callender, W. R., Powell, E.N., y Staff, G.M., 1994, Taphonomic rates of molluscan shells placed in autochthonous assemblages on the Louisiana continental slope, *Palaios*, v.9, p.60-73.
- Canfield, D.E., y Raiswell, R., 1991, Carbonate precipitation and dissolution: Its relevance to fossil preservation. *En*: P.A. Allison y D.E.G. Briggs, eds., *Taphonomy. Releasing the Data Locked in the Fossil Record*, Plenum Press, New York, p.411-453.
- Carroll, M., Kowalewski, M., Simões, M.G., y Rodland, D., 2003, Quantitative estimates of time-averaging in brachiopod shell accumulations, *Paleobiology*, v.29, p.382-403.
- Carter, S.P., 1990, The stratification under taphonomy of shells in calcareous soils: implication for land snails analysis in archaeology, *Journal of Archaeological Science*, v.17, p.495-507.
- Ciocco, N.F., y Scheibler, E.E., 2008, Malacofauna of the littoral benthos of a saline lake in southern Mendoza, Argentina, *Fundamental and Applied Limnology*, v.172, p.87-98.
- Clarke, K.R., 1993, Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure, *Australian Journal of Ecology*, v.18, p.117-143.
- Cristini, P.A., y De Francesco, C.G., 2012, Análisis tafonómico de moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento en la laguna Nahuel Rucá (provincia de Buenos Aires, Argentina), *Ameghiniana*, *en prensa*.
- Cummins, R.H., 1994, Taphonomic processes in modern freshwater molluscan dead assemblages: Implications for the freshwater fossil record, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.108, p.55-73.
- Cutler, A.H., 1995, Taphonomic implications of shell surface textures in Bahia la Choya, northern Gulf of California, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.114, p.219-240.
- Dangavs, N.V., 2005, Los ambientes acuáticos de la provincia de Buenos Aires. *En*: R.E. de Barrio, R.O. Etcheverry, M.F. Caballé, y E. Llambías, eds., *Geología y Recursos minerales de la provincia de Buenos Aires, Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino*, La Plata, p.219-236.
- Davies, D.J., Powell, E.N., y Stanton, R.J. Jr, 1989, Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation – a commentary: can shell beds form by the gradual accumulation of biogenic debris on the sea floor?, *Lethaia*, v.22, p.207-212.

- Davis, E.B., 2005, Mammalian beta diversity in the Great Basin, western USA: palaeontological data suggest deep origin of modern macroecological structure, *Global Ecology and Biogeography*, v.14, p.479–490.
- de Castellanos, Z.A., y Fernández, D., 1976, Mollusca, Gasteropoda, Ampullariidae. *En*: R.A. Ringuelet, ed., *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura, Buenos Aires, v.15, p.1–33.
- de Castellanos, Z.A., y Gaillard, M.C., 1981, Mollusca, Gasteropoda, Chiliniidae. *En*: R.A., Ringuelet, ed., *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura, Buenos Aires, v.15, p.19–52.
- de Castellanos, Z.A., y Landoni, N., 1995, Mollusca Pelecypoda y Gasteropoda. *En*: E. Lopretto, y G. Tell, eds., *Ecosistemas de Aguas Continentales*, Ediciones Sur, La Plata, p.759–781.
- De Francesco, C.G., 2007, Las limitaciones a la identificación de especies de *Heleobia* Stimpson, 1865 (Gastropoda: Rissoidae) en el registro fósil del Cuaternario tardío y sus implicancias paleoambientales, *Ameghiniana*, v.44, p.631-635.
- De Francesco, C.G., 2010, Moluscos y paleoambientes del centro-oeste de Argentina durante el Cuaternario. *En*: M.A. Zárate, A.F. Gil, y G.A. Neme, eds., *Condiciones paleoambientales y ocupaciones humanas durante la transición Pleistoceno-Holoceno y Holoceno de Mendoza*, Sociedad Argentina de Antropología, p.151-174.
- De Francesco, C.G., 2013, Freshwater molluscs. *En*: S. Elias, ed., *Encyclopedia of Quaternary Science*, 2nd Edition, Elsevier, Amsterdam, *en prensa*.
- De Francesco, C.G., y Hassan, G.S., 2009, The significance of molluscs as paleoecological indicators of freshwater systems in central–western Argentina, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.274, p.105 -113.
- De Francesco C.G., e Isla, F.I., 2004, Reproductive period and growth rate of the freshwater snail *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835) (Gastropoda, Rissoidae) in a shallow brackish habitat (Buenos Aires Province, Argentina), *Malacologia*, v.45, p.443-450.
- De Francesco, C.G., y Zárate, M.A., 1999, Análisis tafonómico de *Littoridina* (Gastropoda: Hydrobiidae) en perfiles holocenos del río Quequén Grande (provincia de Buenos Aires): significado paleobiológico y paleoambiental, *Ameghiniana*, v.36, p.297-310.
- De Francesco, C.G., Tietze, E., y Cristini, P.A., 2012, Evolución de las comunidades de moluscos durante el Holoceno medio-tardío en lagunas del sudeste de la provincia de Buenos Aires,

- Argentina, Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, General Roca.
- Dillon, R.T. Jr., 2000, The ecology of freshwater molluscs. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dodd, J.R. y Stanton, R.J. Jr., 1990, Paleoecology. Concepts and applications, Wiley, 502 pp.
- Edinger, E.N., Pandolfi, J.M., y Kelley, R.A., 2001, Community structure of Quaternary reefs compared to Recent life and death assemblages, *Paleobiology*, v.26, p.669-694.
- Efremov, I.A., 1940, Taphonomy: a new branch of paleontology, *Pan-American Geology*, v.74, p.81-93.
- Erthal, F., Kotzian, C.B., y Simões, M.G., 2011, Fidelity of molluscan assemblages from the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), Southern Brazil: taphonomy as a tool for discovering natural baselines for freshwater communities, *Palaios*, v.26, p.433-446.
- Estebenet, A.L., Martín, P.R., y Burela, S., 2006, Conchological variation in *Pomacea canaliculata* and other South American Ampullariidae (Caenogastropoda, Architaenioglossa), *Biocell*, v.30, p.329-335.
- Fay, M.P., y Shaw, P.A., 2010, Exact and Asymptotic Weighted Logrank Tests for Interval Censored Data: The interval R Package. *Journal of Statistical Software*, v. 36, p. 1-34. URL <http://www.jstatsoft.org/v36/i02/>.
- Feijoó, C.S., y Lombardo, R.J., 2007, Baseline water quality and macrophyte assemblages in Pampean streams: A regional approach, *Water Research*, v.41, p.1399-1410.
- Fernández, D., 1981a, Mollusca, Gasteropoda, Physidae. *En*: R.A. Ringuelet, dir., Fauna de agua dulce de la República Argentina, Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura, Buenos Aires, v.15, p.83-98.
- Fernández, D., 1981b., Mollusca, Gasteropoda, Ancyliidae. *En*: R.A. Ringuelet, dir., Fauna de Agua Dulce de la República Argentina Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura, Buenos Aires, v.15, p.99-114.
- Fernández-Cirelli, A., y Miretzky, P., 2004, Ionic relations: a tool for studying hydrogeochemical processes in Pampean shallow lakes (Buenos Aires, Argentina), *Quaternary International*, v.114, p.113-121.

- Flessa, K.W., y Brown, T.J., 1983, Selective solution of macro-invertebrate calcareous hard parts, *Lethaia*, v.16, p.193-205.
- Flessa, K.W., y Kowalewski, M., 1994, Shell survival and time-averaging in nearshore and shelf environments: estimates from the radiocarbon literature, *Lethaia*, v.27, p.153-165.
- Flores, V.R., Semenas, L.G., y Veleizán, A.A., 2010, Larval digenean community parasitizing the freshwater snail, *Biomphalaria peregrina* (Pulmonata: Planorbidae), from a temporary pond in Patagonia, Argentina, *Journal of Parasitology*, v.96, p.652-6.
- Folk, R.L., 1968, Petrology of sedimentary rocks, University of Texas at Hemphills, Austin.
- Fürsich, F.T., y Aberhan, M., 1990, Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis, *Lethaia*, v.23, p.143-152.
- Gaillard, M.C., y de Castellanos, Z.A., 1976, Mollusca, Gasteropoda, Hydrobiidae. *En*: R.A. Ringuelet, Dir., Fauna de agua dulce de la República Argentina, Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura, Buenos Aires, v.15, p.1-40.
- Geraldi, A.M., Piccolo, M.C., y Perillo, G.M.E., 2011, Lagunas bonaerenses en el paisaje pampeano, *Ciencia Hoy*, v.21, p.17-22.
- Gray, J., 1988, Evolution of the freshwater ecosystem: The fossil record, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.62, p.1-214.
- Greenstein, B.J., y Pandolfi, J.M., 2003, Taphonomic alteration of reef corals: Effects of reef environment and coral growth form II: The Florida Keys, *Palaios*, v.18, p.495-509.
- Halcrow, W., 1999, Plan Maestro Integral Cuenca del Río Salado, Informe Final. Ministerio de Obras y Servicios Públicos de la Provincia de Buenos Aires. La Plata, Argentina. <http://www.mosp.gba.gov.ar/>
- Hammer, Ø., y Harper, D., 2006, *Paleontological Data Analysis*, Oxford, Blackwell Publishing.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., y P.D. Ryan, 2008, PAST - PALaeontological STatistics, ver.1.81. <http://folk.uio.no/ohammer/past>.
- Hassan, G.S., 2012, Diatomeas del Holoceno medio-tardío en la laguna Lonkoy (sudeste bonaerense, Argentina): significado paleoambiental, Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, General Roca.

- Hassan, G.S., De Francesco, C.G., Peretti, V., 2012, Distribution of diatoms and mollusks in shallow lakes from the semiarid Pampa region, Argentina: Their relative paleoenvironmental significance, *Journal of Arid Environments*, v.78, p.65-72.
- Heck, K.L. Jr., van Belle, G., y Simberloff, D., 1975, Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size, *Ecology*, v.56, p.1459-1461.
- Heiri, O., Lotter, A.F., y Lemcke, G., 2001, Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results, *Journal of Paleolimnology*, v.25, p.101-110.
- Horsák, M., 2011, Mollusc assemblages in paleoecological reconstructions: an investigation of their predictive power using transfer function models, *Boreas*, v.40, p.459-467.
- Hunter, R.D., 1990, Shell dissolution rate in freshwater pulmonate snails: influence of periostracum and water chemistry, *The Nautilus*, v.104, p.87-91.
- Hurlbert, S.H., 1971, The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters, *Ecology*, v.52, p.577-586.
- Iuarte, R.B., Spivak, E.D., y Anger, K., 2007, Intraspecific variability in life-history traits of a “freshwater shrimp”, *Annales de Limnologie*, v.43, p.293-302.
- Jiménez-Valverde, A., Baselga, A., Melic, A., y Txasko, N., 2009, Climate and regional beta-diversity gradients in spiders: dispersal capacity has nothing to say?, *Insect Conservation and Diversity*, v.3, p.51-60.
- Juggins, S., 2009, rioja: Analysis of Quaternary Science Data, R package version 0.5-6, <http://cran.r-project.org/package=rioja>
- Kidwell, S.M., 2001, Preservation of species abundance in marine death assemblages, *Science*, v.294, p.1091-1094.
- Kidwell, S.M., 2002, Mesh-size effects on the ecological fidelity of death assemblages: a meta-analysis of molluscan live–dead studies, *Geobios*, v.24, p.107-119.
- Kidwell, S.M., 2007, Discordance between living and death assemblages as evidence for anthropogenic ecological change, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v.104, p.17701-17706.

- Kidwell, S.M., 2008, Ecological fidelity of open marine molluscan death assemblages: effects of post-mortem transportation, shelf health, and taphonomic inertia, *Lethaia*, v.41, p.199-217.
- Kidwell, S.M., y Bosence, D.W.J., 1991, Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. *En: P.A. Allison y D.E.G. Briggs, eds., Taphonomy. Releasing the Data Locked in the Fossil Record*, Plenum Press, New York, p.115-209.
- Kidwell, S.M., y Flessa, K.W., 1995, The quality of the fossil record: Populations, species, and communities, *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.26, p.269-299.
- Kidwell, S.M., Rothfus, T.A., y Best, M.M., 2001, Sensitivity of taphonomic signatures to sample size, sieve size, damage scoring system, and target taxa, *Palaios*, v.16, p.26-52.
- Kosnik, M.A., Behrensmeyer, A.K., Fürsich, F.T., Gastaldo, R.A., Kidwell, S.M., Kowalewski, M., Plotnick, R.E., Rogers, R.R., Wagner, P.J., y Alroy, J., 2011, Changes in the shell durability of common marine taxa through the Phanerozoic: evidence for biological rather than taphonomic rivers, *Paleobiology*, v.37, p.303-331.
- Kosten, S., Vernooij, M., Van Nes, E.H., González Sagrario, M.A., Clevers, J.G.P.W., y Scheffer, M., 2012, Bimodal transparency as an indicator for alternative states in South American lakes, *Freshwater biology*, v.57, p.1191-1201.
- Kotzian, C.B., y Simões, M.G., 2006, Taphonomy of recent freshwater molluscan death assemblages, Touro Passo Stream, Southern Brazil, *Revista Brasileira de Paleontologia*, v.9, p.243-260.
- Kowalewski, M., 1996, Time-averaging, overcompleteness, and the geological record: *The Journal of Geology*, v.104, p.317-326.
- Kowalewski, M., 1999, Actupaleontology: The strength of its limitations, *Acta Paleontologica Polonica*, v.44, p.452-454.
- Kowalewski, M., y LaBarbera, M., 2004, Actualistic taphonomy: Death, decay, and disintegration in contemporary settings, *Palaios*, v.19, p.423-427.
- Kowalewski, M., Flessa, K.W., y Aggen, J.A., 1994, Taphofacies analysis of recent shelly cheniers (beach ridges), northeastern Baja California, Mexico, *Facies*, v.31, p.209-241.
- Kowalewski, M., Flessa, K.W., y Hallman, D.P., 1995, Ternary taphograms: triangular diagrams applied to taphonomic analysis, *Palaios*, v.10, p.478-483.

- Kowalewski, M., Carroll, M., Casazza, L., Gupta, N.S., Hannisdal, B., Hendy, A., Krause, R.A., Jr., LaBarbera, M., Lazo, D.G., Messina, C., Puchalski, S., Rothfus, T.A., Sälgeback, J., Stempien, J.A., Terry, R.C., y Tomašových, A., 2003, Quantitative fidelity of brachiopod-mollusk assemblages from modern subtidal environments of San Juan Islands, USA, *Journal of Taphonomy*, v.1, p.43-65.
- Krause, R.A.Jr., Barbour, S.L., Kowalewski, M., Kaufman, D.S., Romanek, C.S., Simões, M.G., y Wehmiller, J.F., 2010, Quantitative comparisons and models of time-averaging in bivalve and brachiopod shell accumulations, *Paleobiology*, v.36, p.428-452.
- Landoni, N.A., 1992, Inventario de los moluscos de agua dulce de la provincia de Buenos Aires. *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, p.1-53.
- Laprida, C., y Valero-Garcés, B., 2009, Cambios ambientales de épocas históricas en la pampa bonaerense en base a ostrácodos: historia hidrológica de la laguna de Chascomús, *Ameghiniana*, v.46, p.95-111.
- Lazo, D., 2004, Análisis tafonómico e inferencia del grado de mezcla temporal y espacial de la macrofauna del Miembro Pilmatué de la Formación Agrio, Cretácico Inferior de cuenca Neuquina, Argentina, *Ameghiniana*, v.43, p.311-326.
- Legendre, P., 1993, Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm?, *Ecology*, v.74, pp.1659-1673.
- Legendre, P., y Legendre, L., 1998, *Numerical ecology*, Second english edition, Elsevier Publishers, Amsterdam, Holanda.
- Lockwood, R., y Chastant, L.R., 2006, Quantifying taphonomic bias of compositional fidelity, species richness, and rank abundance in molluscan death assemblages from the upper Chesapeake Bay, *Palaios*, v.21, p.376-383.
- Lyell, C., 1830-1833, *Principles of geology*, 3 vols., Murray, London.
- Magurran, A.E., 1988, *Ecological diversity and its measurement*: Croom Helm, New South Wales, p.179.
- Martello, A.R., Kotzian, C.B., y Simões, M.G., 2006, Quantitative fidelity of Recent freshwater mollusk assemblages from the Touro Passo River, Rio Grande do Sul, Brazil, *Iheringia Série Zoologia*, v.96, p.453-465.

- Martín, P.R., 1989, Microdistribución de los moluscos del arroyo Napostá Grande, Actas del primer Congreso Latinoamericano de Ecología, Montevideo, Uruguay.
- Martín, P.R., 1998, Estudios ecológicos sobre los gasterópodos del arroyo Napostá Grande, Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur.
- Martín, P.R., Estebenet, A.L., y Cazzaniga, N.J., 2001, Factors affecting the distribution of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) along its southernmost natural limit, *Malacologia*, v.43, p.13-23.
- McGlue, M.M., Soreghan, M.J., Michel, E., Todd, J.A., Cohen, A.S., Mischler, J., O'Connell, C.S., Castañeda, O.S., Hartwell, R.J., Lezzar, K.E., y Nkotagu, H.H., 2010, Environmental controls on shell-rich facies in tropical lacustrine rifts: a view from lake Tanganyika's littoral, *Palaios*, v.25, p.426-438.
- Meldahl, K.H., y Flessa, K.W., 1990, Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a recent intertidal/shallow shelf environment, *Lethaia*, v.23, p.43-60.
- Menu-Marque, S.A., 1973, Desarrollo larval de *Palaemonetes argentinus* (Nobili 1901) en el laboratorio (Crustacea, Caridea, Palaemonidae), *Physis*, v.32, p.149-169.
- Miller, J.H., 2011, Ghosts of Yellowstone: Multi-Decadal histories of wildlife populations captured by bones on a modern landscape, *PLoS ONE*, v.6, e18057.
- Miller, B.B., y Bajc, A.F., 1990, Non-marine molluscs. *En*: B.G. Warner, ed., *Methods in Quaternary Ecology*, Geoscience Canada, Reprint Series 5, Ontario, p.101-112.
- Mouthon, J., 1996, Molluscs and biodegradable pollution in rivers: proposal for a scale in sensitivity of species, *Hydrobiologia*, v.317, p.221-229.
- Neves, J.P., Rodrigues, S.C., Simões, M.G., y Kotzian, C.B., 2007, Taphonomic role of periostracum on the preservational potential of the freshwater bivalve mollusk shells: Laboratory and field-based observations, Geological Society of America Regional Meeting at Savannah, Georgia, Program and Abstracts, v.39, p.95.
- Nielsen, J.K., 2004, Taphonomy in the light of intrinsic shell properties and life habits: Marine bivalves from the Eemian of northern Russia, *Paläontologische Zeitschrift*, v.78, p.53-72.
- Nielsen, J.K., Helama, S., y Nielsen, J.K., 2008, Taphonomy of freshwater molluscs in carbonate-poor deposits: a case study of the river pearl mussel in northeastern Finnish Lapland, *Norwegian Journal of Geology*, v.88, p.103-116.

- Odum, E.P., 1971, *Fundamentals of ecology*, 3rd ed. Saunders, Philadelphia and London.
- Oksanen, J., F. Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.R.H., y Wagner, H., 2011, *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olszewski, T.A., 1999, Taking advantage of time-averaging, *Paleobiology*, v.25, p.226-238.
- Olszewski, T.A., y Kidwell, S.M., 2007, The preservational fidelity of evenness in molluscan death assemblages, *Paleobiology*, v.33, p.1-23.
- Pandolfi, J.M., 2001, Ancient Reefs. *En: D.E.G Briggs, y P.R. Crowther, Palaeobiology II*, Blackwell Scientific Publications, UK, p.307-309
- Pandolfi, J.M., y Greenstein, B.J., 1997, Preservation of community structure in death assemblages of deep-water Caribbean reef corals, *Limnology and Oceanography*, v.42, p.1505-1516.
- Pandolfi, J.M., y Jackson, J.B.C., 2001, Community structure of Pleistocene coral reefs of Curaçao, Netherlands Antilles, *Ecological Monographs*, v.71, p.49-67.
- Pandolfi, J.M., y Minchin, P.R., 1996, A comparison of taxonomic composition and diversity between reef coral life and death assemblages in Madang Lagoon, Papua New Guinea, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.119, p.321-341.
- Paraense, W.L., 2003, Planorbidae, Lymnaeidae and Physidae of Peru (Mollusca: Basommatophora), *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, v.98, p.767-771.
- Paraense, W.L., 2005, Planorbidae, Lymnaeidae and Physidae of Argentina (Mollusca: Basommatophora), *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, v.100, p.491-493.
- Paraense, W.L., y Pointier, J.-P., 2003, *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae): a case study of topotypic specimens, *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, v.98, p.513-517.
- Parsons, K.M., y Brett, C.E., 1991, Taphonomic processes and biases in modern marine environments: an actualistic perspective on fossil assemblage preservation. *En: S.K. Donovan, The Processes of Fossilization*, Belhaven Press, London.
- Pearce, T.A., 2008, When a snail dies in the forest, how long will the shell persist? Effect of dissolution and micro-bioerosion, *American Malacological Bulletin*, v.26, p.111-117.
- Peña, L., 2012, Reconstrucción de la historia reciente de los lagos someros del SE de la llanura Pampeana a partir del análisis de múltiples indicadores, Tesis de Grado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 47pp.

- Peretti, V., 2005, Factores ambientales y distribución de moluscos en las lagunas del centro-este de La Pampa, Tesina de Grado, Universidad Nacional de La Pampa, Santa Rosa, Argentina.
- Piovano, E.L., Ariztegui, D., Córdoba, F., Gioccale, M., y Sylvestre, F., 2009, Hydrological variability in South America below the tropic of Capricorn (Pampas and Patagonia, Argentina) during the last 13.0 ka. *En*: F. Vimeaux, F. Sylvestre y M. Khodri, eds., Past climate variability in South America and surrounding regions, Developments in Paleoenvironmental Research, Springer, p.323–351.
- Pip, E., 1988, Differential attrition of moluscan shells in freshwater sediments, *Canadian Journal of Earth Sciences*, v.25, p.68-73.
- Powell, M.G., y Kowalewski, M., 2002, Increase in evenness and alpha diversity through the Phanerozoic: Comparison of Early Paleozoic and Cenozoic marine fossil assemblages, *Geology*, v.30, p.331-334.
- Powell, E.N., Parsons-Hubbard, K.M., Callender, W.R., Staff, G.M., Rowe, G.T., Brett, C.E., Walker, S.E., Raymond, A., Carlson, D.D., White, S., y Heise, E.A., 2002, Taphonomy on the continental shelf and slope: two-year trends—Gulf of Mexico and Bahamas, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.184, p.1–35.
- Prieto, A.R., Blasi, A.M., De Francesco, C.G., y Fernández, C., 2004, Environmental history since 11,000 ¹⁴C yr B.P. of the northeastern Pampas, Argentina, from alluvial sequences of the Luján River, *Quaternary Research*, v.62, p.146-161.
- Puchalski, S.S., Eernisse, D.J., y Johnson, C.C., 2008, The effect of sampling bias on the fossil record of chitons (Mollusca, Polyplacophora), *American Malacological Bulletin*, v.25, p.87-95.
- Quirós, R., y Drago, E., 1999, The environmental state of Argentinean lakes: An overview, *Lakes and Reservoirs: Research and Management*, v.4, p.55-64.
- Quirós, R., Rennella, A.M., Boveri, M.B., Rosso, J.J., y Sosnovsky, A., 2002, Factores que afectan la estructura y el funcionamiento de las lagunas pampeanas, *Ecología Austral*, v.12, p.175-185.
- R Development Core Team, 2009, R: a language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, www.R-project.org
- Rull, V., 2010, Ecology and palaeoecology: two approaches, one objective, *The Open Ecology Journal*, v.3, p.1-5.

- Rumi, A., 1986, Estudio morfológico, taxonómico y bio-ecológico de planórbidos argentinos, Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Rumi, A., 1991, La familia Planorbidae Rafinisque, 1815 en la República Argentina. *En: Z.A. de Castellanos, ed., Fauna de Agua Dulce de la República Argentina, Programa de Fauna de Agua Dulce Museo de La Plata, Buenos Aires, v.15, p.3-51.*
- Russell, M.P., 1991, Modern death assemblages and Pleistocene fossil assemblages in open coast high energy environments, San Nicolás, California, *Palaios, v.6, p.179-191.*
- Satorre, E.H., 2005, Cambios tecnológicos en la agricultura argentina actual, *Ciencia Hoy, v.15, p.24-31.*
- Simpson, E., 1949, Measurement of diversity, *Nature, v.163, p.688.*
- Speyer, S.E., y Brett C.E., 1986, Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies, *Palaios, v.1, p.312-327.*
- Staff, G.M., Callender, W.R., Powell, E.N., Parsons-Hubbard, K.M., Brett, C.E., Walker, S.E., Carlson, D.D., White, S., Raymond, A., y Heise, E.A., 2002, Taphonomic trends along a foreereef slope: Lee Stocking Island, Bahamas: II. Time, *Palaios, v.17, p.66–83.*
- Steffan, P., 2007, Análisis paleoambiental sobre la base del estudio malacológico del sitio Paso Otero 1 (región pampeana, Argentina), *Intersecciones en Antropología, v. 8, p. 173-184.*
- Strong, E.E., Gargominy, O., Winston, F., y Ponder, P.B., 2008, Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater, *Hydrobiologia, v.595, p.149-166.*
- Stutz, S., Prieto, A.R., e Isla, F.I., 2006, Holocene evolution of the Mar Chiquita coastal lagoon area, Argentina, indicated by pollen analysis, *Journal of Quaternary Science, v.21, p.17–28.*
- Stutz, S., Borel, C.M., Fontana, S.L., Del Puerto, L., Inda, H., García-Rodríguez, F., y Tonello, M., 2010, Late Holocene climate and environment of the SE Pampa grasslands, Argentina, inferred from biological indicators in shallow, freshwater Lake Nahuel Rucá, *Journal of Paleolimnology, v.44, p.761–775.*
- Stutz, S., Borel, M., Fontana, S.L., y Tonello, M.S., 2012, Holocene changes in trophic states of shallow lakes from the Pampa plain of Argentina, *The Holocene, v.22, p.1263-1270.*
- ter Braak, C.J.F., y Smilauer, P., 1998, CANOCO Reference Manual and User's Guide to CANOCO for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4), Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA.

- Taylor, D.W., 2003, Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophila): biogeography, classification, morphology, *Revista de Biología Tropical*, v.51, p.1-299.
- Taylor, D.W., 2004, Morphological revision of freshwater snails, family Physidae, *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, v.8, p.279-282.
- Terry, R.C., 2010a, On raptors and rodents: testing the ecological fidelity and spatiotemporal resolution of cave death assemblages, *Paleobiology*, v.36, p.137-160.
- Terry, R.C., 2010b, The dead do not lie: using skeletal remains for rapid assessment of historical small-mammal community baselines, *Proceedings of the Royal Society of London B*, v.277, p.1193-1201.
- Tietze, E., y De Francesco, C.G., 2008. Distribución de moluscos en ambientes dulceacuícolas de la Pampa Interserrana (provincia de Buenos Aires), III Congreso Argentino de Conservación de la Biodiversidad, p.352.
- Tietze, E., y De Francesco, C.G., 2010, Environmental significance of freshwater mollusks in the Southern Pampas, Argentina: to what detail can local environments be inferred from mollusk composition?, *Hydrobiologia*, v.641, p.133-143.
- Tietze, E., De Francesco, C.G., y Núñez, M.V., 2011, What can gastropod assemblages tell us about freshwater environments? *En: A. Bianchi, y J. Fields, eds., Gastropods: Diversity, Habitat and Genetics*, Nova Science Publishers, p.1-34.
- Tomašových, A., 2004, Postmortem durability and population dynamics affecting the fidelity of size-frequency distributions, *Palaios*, v.19, p.477-496.
- Tomašových, A., 2006, Linking taphonomy to community-level abundance: Insights into compositional fidelity of the Upper Triassic shell concentrations (Eastern Alps), *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.235, p.355-381.
- Tomašových, A., y Kidwell, S.M., 2009, Fidelity of variation in species composition and diversity partitioning by death assemblages: time-averaging transfers diversity from beta to alpha levels, *Paleobiology*, v.35, p.94-118.
- Tomašových, A., y Kidwell, S.M., 2010a, The effects of temporal resolution on species turnover and on testing metacommunity models, *The American Naturalist*, v.175, p.587-606.
- Tomašových, A., y Kidwell, S.M., 2010b, Predicting the effects of increasing temporal scale on species composition, diversity, and rank-abundance distributions, *Paleobiology*, v.36, p.672-695.

- Tomašových, A., y Kidwell, S.M., 2011, Accounting for the effects of biological variability and temporal autocorrelation in assessing the preservation of species abundance, *Paleobiology*, v.37, p. 32-354.
- Tomašových, A., y Zuschin, M., 2009, Variation in brachiopod preservation along a carbonate shelf-basin transect (Red sea and Gulf of Aden): environmental sensitivity of taphofacies, *Palaios*, v.24, p.697-716.
- Tomašových, A., Fürsich, F.T., y Olszewski, T.D., 2006a, Modeling shelliness and alteration in shell beds: variation in hardpart-input and burial rates leads to opposing predictions, *Paleobiology*, v.32, p.278-298.
- Tomašových, A., Fürsich, F.T., y Wilmsen, M., 2006b, Preservation of autochthonous shell beds by positive feedback between increased hardpart-input rates and increased sedimentation rates, *The Journal of Geology*, v.114, p.287–312.
- Valentine, J.W., Jablonski, D., Kidwell, S., y Roy, K., 2006, Assessing the fidelity of the fossil record by using marine bivalves, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v.103, p.6599–6604.
- Van Schayck, IR.C.P., 1985, Laboratory studies on the relation between aquatic vegetation and the presence of two *Bilharzia*-bearing snail species, *Journal of Aquatic Plant Management*, v.23, p.87-91.
- 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*, v.47, p.201-214.
- Violante, R.A., Parker, G., y Cavallotto, J.L., 2001, Evolución de las llanuras costeras del este bonaerense entre la bahía Samborombón y la laguna Mar Chiquita durante el Holoceno, *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, v.56, p.51-66.
- Walker, K.R., y Bambach, R.K., 1971, The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments: time-averaged communities, *Geological Society American Abstracts*, Program 3, p.783-784.
- Walker, S.E., y Goldstein, S.T., 1999, Experimental field taphonomy: Taphonomic tiering of molluscs and foraminifera above and below the sediment-water interface, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.149, p.227-244.

- Wetzel, R.G., 2001, *Limnology*, Third edition, Academic Press, San Diego California USA, 1006 pp.
- Yanes, Y., 2012, Shell taphonomy and fidelity of living, dead, Holocene, and Pleistocene land snail assemblages, *Palaios*, v.27, p.127-136.
- Yanes, Y., Aguirre, J., Alonso, M.R., Ibañez, M., y Delgado, A., 2011, Ecological fidelity of Pleistocene-Holocene land snail shell assemblages preserved in carbonate-rich paleosols: *Palaios*, v.26, p.235–256.
- Yanes, Y., Tomašových, A., Kowalewski, M., Castillo, C., Aguirre, J., Alonso, M.R., y Ibañez, M., 2008, Taphonomy and compositional fidelity of Quaternary fossil assemblages of terrestrial gastropods from carbonate-rich environments of the Canary Islands, *Lethaia*, v.41, p.235–256.
- Yesares-García, J., y Aguirre, J., 2004, Quantitative taphonomic analysis and taphofacies in lower Pliocene temperate carbonate-siliciclastic mixed platform deposits (Almería-Níjar basin, SE Spain), *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.207, p.83-103.
- Zárate, M.A., Espinosa, M.A., y Ferrero, L., 1998, Palaeoenvironmental implications of a Holocene diatomite, Pampa Interserrana, Argentina, *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, v.11, p.135-152.
- Zárate, M.A., Kemp, R.A., Espinosa, M., y Ferrero, L., 2000, Pedosedimentary and palaeoenvironmental significance of a Holocene alluvial sequence in the southern Pampas, Argentina, *The Holocene*, v.10, p.481-488.
- Zuschin, M., y Oliver, P.G., 2003, Fidelity of molluscan life and death assemblages on sublittoral hard substrata around granitic islands of the Seychelles, *Lethaia*, v.36, p.133-150.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M., Pervesler, P. y Kollmann, H., 1999, Structural features and taphonomic pathways of a high-biomass epifauna in the northern Gulf of Trieste, Adriatic Sea, *Lethaia*, v.32, p.299-317.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M., y Stanton, R.J., 2003, Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments, *Earth-Science Reviews*, v.63, p.33-82.

◦ ~ Apéndice ~ ◦

Tabla - Valores obtenidos de las variables ambientales en los 30 sitios. Abreviaciones: Hum, Humedad (%); Morg, contenido orgánico %; AG, Arena Gruesa; AM, Arena media; AF, Arena fina; AMF, Arena muy fina; Temp, Temperatura del agua (°C); Cond, conductividad (mS cm⁻¹); Prof, Profundidad (cm); Dur, Dureza (mg l⁻¹ de CaCO₃); Veg, Cobertura vegetal. Las categorías del tamaño de grano están expresadas en % y las cconcentraciones de los iones en mg l⁻¹

Sitio	Hum	Morg	Grava	AG	AM	AF	AMF	Fango	Temp	Cond	pH	Prof	CO ₃ ⁻²	HCO ₃ ⁻	Cl	SO ₄ ⁻²	Dur	Ca ⁺²	Mg ⁺²	SiO ₂	NO ⁻³	F ⁻	PO ₄ ⁻³	Veg
1-Lag Salada Grande	40,78	1,35	0,40	0,63	2,13	8,35	43,96	44,49	19,7	5,98	8,96	40	0	673,0	1680,5	158,2	743,0	38,1	155,40	3,53	0,50	2,06	0,14	0
2-Lag Los Horcones	55,77	88,69	0,40	0,63	2,13	8,35	43,96	44,49	19,2	5,90	8,98	50	0	820,0	1661,0	95,0	687,2	31,8	145,80	6,46	0,50	3,60	0,59	2
3-Arroyo Chico- R2	64,64	5,12	0,03	0,05	0,47	14,12	25,47	59,82	19,4	0,87	9,05	25	0	857,5	78,4	16,3	245,3	35,4	37,60	29,50	1,45	1,84	0,04	2
4-Arroyo Grande-SI	32,41	3,50	48,10	0,08	1,41	6,17	11,23	32,99	18,1	1,13	8,99	90	0	698,2	104,6	33,0	167,0	22,7	26,40	34,00	13,43	2,15	0,20	2
5-Arroyo Grande SII	49,07	6,85	48,17	0,82	1,99	8,32	19,46	21,21	14,3	0,91	8,77	55	0	808,5	75,4	24,2	261,6	24,6	50,40	50,50	11,00	0,78	0,17	0
6-Lag Nahuel Rucá	83,63	31,97	2,65	3,73	13,14	23,76	40,03	16,65	15,4	1,16	8,60	60	0	502,0	157,0	81,8	255,0	30,0	43,20	7,22	0,50	3,32	0,50	1
7-Arroyo Grande SIII	32,41	3,50	48,10	0,08	1,41	6,17	11,23	32,99	17,2	0,46	8,67	80	0	539,0	101,3	0,5	200,0	24,5	33,30	31,20	17,16	2,00	0,08	2
8-Arroyo El Pantanoso	52,29	6,56	50,29	0,59	0,36	1,59	27,14	20,01	15,0	1,05	8,56	45	0	820,7	88,0	53,4	223,0	21,1	40,80	48,40	39,80	1,70	0,76	0
9-Arroyo del Junco	61,91	12,80	0	3,51	9,50	14,54	31,06	41,36	14,6	0,82	8,49	45	0	722,7	88,0	20,7	214,6	23,5	37,40	44,30	13,27	1,55	0,29	1
10-Arroyo Dulce	41,76	6,41	0,17	0,95	1,02	7,06	48,08	42,70	14,1	0,95	8,65	50	0	771,7	110,0	40,0	295,4	35,8	49,40	44,50	1,74	0,99	0,24	0
11-Arroyo los Ortiz	32,28	4,69	0,70	0,60	0,47	1,36	42,80	54,04	14,3	1,01	8,65	40	0	1384,2	81,6	24,6	201,0	19,9	36,30	68,50	4,73	1,39	0,06	1
12-Arroyo Vivoratá	49,81	9,98	52,65	0,79	0,83	4,55	20,22	20,93	13,2	1,17	8,75	20	0	906,5	75,4	20,4	229,3	23,5	41,00	70,30	24,85	0,96	0,20	0
13-Arroyo el Peligro	48,43	5,00	50,15	0,29	1,20	2,66	19,64	26,05	16,9	0,70	8,45	35	0	379,0	58,8	4,6	245,0	15,4	49,56	13,70	14,68	2,35	0	2
14-Lag La Brava	29,72	0,44	0,07	0,25	0,54	1,32	64,34	33,45	17,4	0,65	9,12	45	0	514,0	68,6	6,3	096,5	12,7	15,54	3,58	0,50	2,36	0	1
15-Lag Los Pinos	57,10	14,91	0,34	1,63	4,06	20,51	43,45	29,98	20,3	1,06	8,25	15	0	673,0	137,3	2,5	173,8	17,2	31,30	22,10	0,50	0,76	0,14	2
16-Arroyo La Totora	39,95	9,20	4,69	4,66	6,55	25,64	35,43	22,99	13,8	1,34	8,39	20	0	165,7	292,2	11,1	297,0	49,0	41,80	6,83	5,41	2,53	3,50	2
17-Arroyo La Ballenera	28,51	5,12	49,46	0,09	0,15	2,01	24,67	23,60	16,1	1,22	8,38	25	0	1041,2	94,2	52,6	177,2	17,3	32,08	53,24	17,67	2,10	0,03	0
18-Arroyo La Carolina	49,29	6,28	0	0,15	0,59	7,06	32,25	59,93	16,9	1,23	8,77	15	0	1200,0	185,3	62,1	171,5	20,0	29,10	433,4	11,00	2,66	0,02	2
19-Arroyo de la Tigra SI	59,23	15,48	46,73	2,25	4,09	6,01	18,56	18,28	16,8	1,63	8,19	30	0	1445,5	286,0	38,3	165,8	24,5	26,00	30,60	0,50	0	0,17	2
20-Arroyo El Pescado	38,47	8,08	1,48	5,15	4,56	13,12	42,62	33,05	18,7	0,81	8,77	40	0	833,0	125,6	31,0	220,0	19,0	41,40	26,00	20,00	2,44	0	2
21-Arroyo Malacara	40,02	6,84	1,06	0,83	1,02	11,68	44,01	41,37	20,5	1,03	8,56	40	0	1139,2	147,6	54,1	217,0	24,5	37,40	23,20	6,60	1,44	0,05	2
22-Rio Quequen Grande	42,13	6,53	51,08	3,83	3,08	10,41	20,64	10,92	15,7	1,06	7,83	35	0	820,0	180,0	121,0	183,0	19,0	32,50	29,30	20,50	0	0,10	1
23-Lag Tupungato	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	14,4	1,04	8,95	20	0	710,5	190,0	28,3	221,5	24,5	38,40	21,00	14,11	1,03	0,08	2
24-Lag La Salada	31,25	4,72	5,91	1,78	0,83	9,52	34,13	47,76	22,8	5,93	9,80	15	2082,5	2597,0	1118,4	320,0	124,0	15,4	20,50	9,77	0,50	0	1,67	0
25-Arroyo Zabala	21,74	0,75	2,69	1,26	0,92	24,06	54,70	16,33	14,5	1,49	9,13	30	0	906,5	209,2	148,0	266,0	21,8	50,70	43,00	11,30	2,60	0,14	2
26-Arroyo Cortaderas	47,98	6,75	0,39	4,22	6,56	14,69	28,79	45,32	11,4	2,20	9,02	35	0	1041,2	353,0	339,0	350,0	56,3	50,20	42,00	11,50	1,85	0,13	1
27-Arroyo Seco	41,01	5,94	2,34	1,46	1,55	18,48	45,85	30,28	11,3	1,28	9,22	55	0	1004,5	186,3	77,8	220,0	34,5	32,10	25,70	13,77	2,53	0,17	2
28-Arroyo Claromecú	42,75	2,71	51,09	0,62	2,23	7,77	26,04	12,21	12,9	1,48	8,88	35	0	857,5	255,0	148,0	230,0	31,0	36,60	43,10	13,50	2,71	0,25	1
29-Rio Quequen Salado	34,94	5,89	2,05	3,17	2,43	9,14	49,54	33,64	14,4	4,30	8,96	35	0	931,0	1076,0	107,0	671,3	40,0	137,10	45,80	0,50	2,68	0,15	1
30-Arroyo De la Tigra SII	0	0	100,00	0	0	0	0	0	16,8	1,63	8,19	10	0	1445,5	286,0	38,3	165,8	24,5	26,00	30,60	0,50	0	0,17	0

Figura – Fotografía de las conchas de moluscos registradas en este capítulo: A. *Heleobia parchappii*, B. *H. australis*, C. *Pomacea canaliculata*, D. *Biomphalaria peregrina*, E. *Drepanotrema lucidum*, F. *D. heloicum*, G. *Antillorbis nordestensis*, H. “*Physa acuta*”, I. “*Stenophysa marmorata*”, J. *Chilina parchappii*, K. *Uncancylus concentricus*, L. *Succinea meridionalis*, M. *Omalonyx* sp., N. Charopidae sp., O. *Musculium argentinum*. Escala 2 mm.

