

TAFONOMÍA DE MOLUSCOS POR DEBAJO DE LA  
INTERFASE AGUA-SEDIMENTO EN LAGOS  
SOMEROS DEL SUDESTE BONAERENSE:  
IMPLICANCIAS PARA LA INTERPRETACIÓN DEL  
REGISTRO FÓSIL

**Lic. Paula A. Cristini**

**Director: Dr. Claudio G. De Francesco**  
**Facultad de Ciencias Exactas y Naturales**  
**Universidad Nacional de Mar del Plata**

**2015**

## INDICE

❖ <b>Resumen</b> .....	3
❖ <b>Abstract</b> .....	4
❖ <b>Introducción General</b> .....	5
❖ <b>Área de estudio</b> .....	13

❖ **PARTE I - Características extrínsecas e intrínsecas que influyen en la preservación de los moluscos –**

**Capítulo 1 - Caracterización estacional de la composición del sedimento y del agua del lago así como la retención entre los poros del sedimento.**

➤ <b>Introducción</b> .....	17
➤ <b>Metodología</b> .....	19
➤ <b>Resultados</b> .....	23
➤ <b>Discusión</b> .....	42
➤ <b>Conclusiones</b> .....	45

**Capítulo 2 - Caracterización morfológica y mecánica de moluscos dulceacuícolas del sudeste bonaerense: Implicancias en el potencial de preservación.**

➤ <b>Introducción</b> .....	46
➤ <b>Metodología</b> .....	49
➤ <b>Resultados</b> .....	58
➤ <b>Discusión</b> .....	70
➤ <b>Conclusiones</b> .....	73

## ❖ **PARTE II - Tafonomía actualista –**

### **Capítulo 3 - Caracterización tafonómica de conchas de moluscos actuales por debajo de la interfase agua-sedimento.**

➤ Introducción.....	74
➤ Metodología.....	75
➤ Resultados.....	78
➤ Discusión.....	94
➤ Conclusiones.....	98

### **Capítulo 4 - Efecto de la profundidad y del tiempo de permanencia en el sedimento sobre el desgaste superficial de las conchas de moluscos.**

➤ Introducción.....	99
➤ Metodología.....	101
➤ Resultados.....	104
➤ Discusión.....	109
➤ Conclusiones.....	111

## ❖ **PARTE III - Aplicación al registro fósil -**

### **Capítulo 5 - Caracterización tafonómica de conchas de moluscos holocenos.**

➤ Introducción.....	112
➤ Metodología.....	114
➤ Resultados.....	117
➤ Discusión.....	122
➤ Conclusiones.....	124

❖ <b>Discusión General.....</b>	125
---------------------------------	-----

❖ <b>Conclusiones Generales.....</b>	129
--------------------------------------	-----

❖ <b>Bibliografía.....</b>	131
----------------------------	-----

## RESUMEN

El objetivo del presente trabajo de tesis es comprender los factores que afectan la preservación de los moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento en lagos someros del sudeste bonaerense. El conocimiento que se obtenga tendrá un impacto significativo en el mejoramiento de la calidad de las reconstrucciones paleoambientales basadas en el registro biológico. Para ello se dividió el trabajo en tres etapas: 1- caracterización del medio donde se depositan los restos de moluscos y análisis de las propiedades intrínsecas de las distintas especies y su importancia en el potencial de preservación, 2- caracterización tafonómica de conchas de moluscos actuales y 3- caracterización tafonómica de conchas de moluscos holocenos. Los sedimentos de los lagos se caracterizaron por ser ambientes altamente reductores y por presentar índices de saturación de aragonita y calcita cercanos al equilibrio o ligeramente subsaturados. Esto nos hace pensar que los restos que se encuentran en los sedimentos podrían sufrir disolución, contrariamente a los que se encuentran en contacto con la columna de agua, que está fuertemente saturada. La mayor destrucción de los restos se produce dentro de los primeros 5-10 cm por debajo de la interfase agua-sedimento, profundidad que probablemente corresponda a la Zona Tafonómicamente Activa (TAZ) en estos ambientes. Las peores condiciones biogeoquímicas para la preservación de los moluscos se dan en el área litoral de los lagos, donde se encuentra la mayor cantidad de vegetación cuya descomposición acidifica el medio y disminuye el pH. Las especies estudiadas presentaron un conjunto de características intrínsecas que les confieren distinta resistencia a la rotura y por ende un potencial de preservación diferente. Finalmente, las condiciones modernas de los lagos no serían un buen análogo para realizar interpretaciones paleoambientales dado que difieren notablemente de las desarrolladas en el pasado.

## ABSTRACT

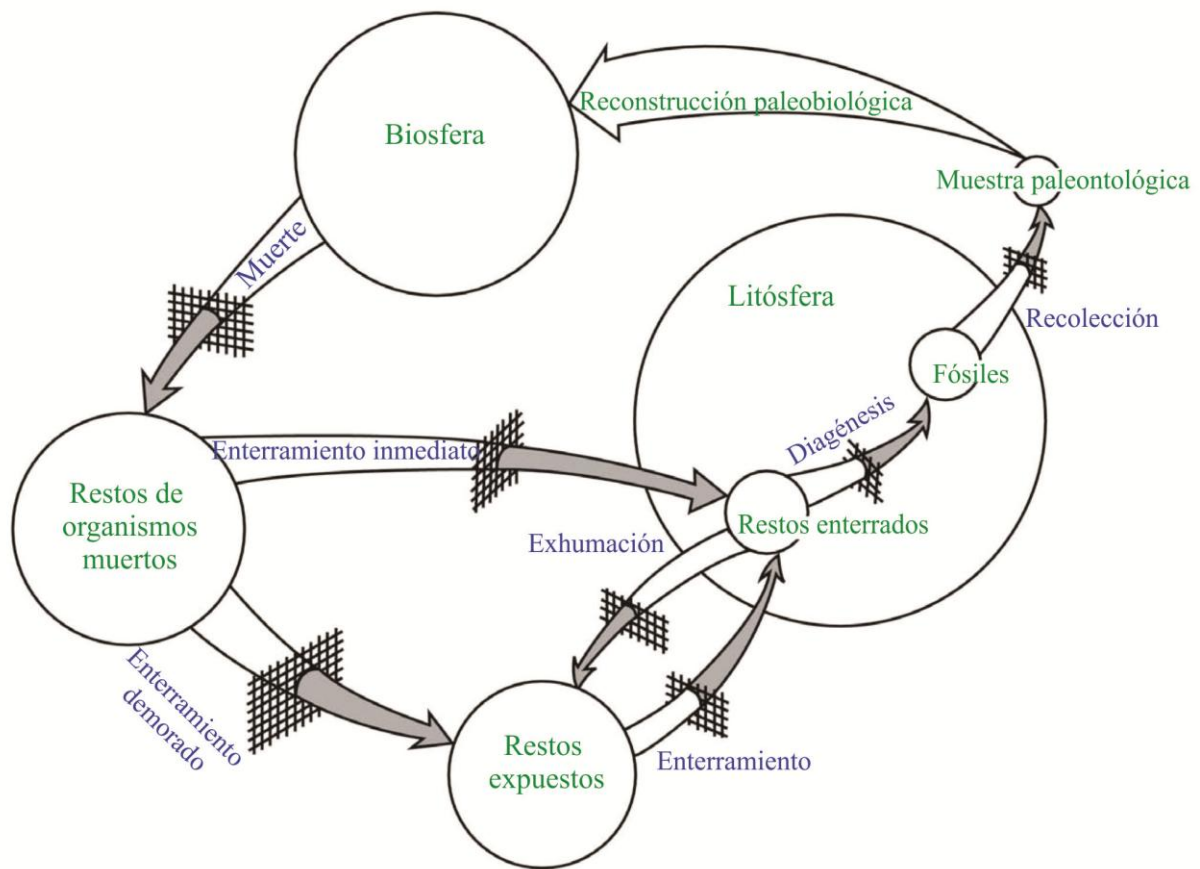
The aim of the present doctoral thesis is to understand factors affecting mollusks preservation below the sediment-water interface in freshwater shallow lakes from southeastern Pampa plain. The knowledge obtain from this work will have a significant impact in the improvement of paleoenvironmental reconstructions based on biologic record. For this reason the work was divided into three stages: 1- characterization of depositional environment of mollusks remains and analysis of intrinsic properties from different mollusk species and their importance in preservation potential, 2- taphonomic characterization of modern mollusk shells and 3- taphonomic characterization of Holocene mollusk shells. Sediments from lakes were characterized by highly reduced environments and by aragonite and calcite saturation index near equilibrium or slightly subsaturated. This lead to think that remains within sediments could suffer dissolution, contrary to those in contact to water column which is strongly supersaturated. The greatest taphonomic destruction takes place in the first 5-10 cm below the sediment-water interface, depth that probably corresponds to the Taphonomically Active Zone (TAZ) in these environments. Worst biogeochemical conditions for mollusk preservation occurs in littoral area of the lakes, where there is larger amount of vegetation (compared with open waters) which decomposition produce corrosive pore water and low the pH. Mollusk species showed a combination of intrinsic characteristic which gives them different crush resistance and hence, different preservation potential. Finally, modern conditions from the lakes studied would not be a good analogous to make paleoenvironments interpretations since they differ considerably from those developed in the past.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La tafonomía actualista es la disciplina que se ocupa del estudio de los patrones y procesos de fosilización que tienen lugar en los ambientes modernos, como una guía para interpretar la amplia variedad de información provista por el registro fósil (Kowalewski y LaBarbera, 2004). En este sentido, constituye una herramienta fundamental en cualquier estudio paleolimnológico cuyo objetivo sea reconstruir paleoambientes a partir del registro estratigráfico preservado en los sedimentos de los lagos (Juggins y Birks, 2012).

Si bien el registro fósil es rico en información biológica, la calidad de esa información es incompleta y sesgada (Beherensmeyer *et al.*, 2000), lo que se debe a la naturaleza del proceso de fosilización. Durante la formación de un ensamble fósil (Figura 1), es decir desde que el organismo muere hasta su enterramiento final dentro del sedimento, ocurren procesos de necrólisis, biostratinomía y/o diagénesis, que alteran los restos influyendo en su preservación (Brett y Baird, 1986; Kidwell y Bosence, 1991; Martin, 1999; Olszewski, 2004). La primera etapa del proceso de fosilización está representada por la necrólisis, que consiste en la descomposición de las partes blandas del organismo luego que se produce su muerte, quedando sólo las partes duras (esqueletales) que son sometidas a alteraciones mecánicas y químicas (Foote y Miller, 2007). Luego de ocurrida la necrólisis tiene lugar la biostratinomía, que involucra las alteraciones físicas, químicas y biológicas de las partes duras antes de su enterramiento final. Con posterioridad puede tener lugar la diagénesis, la que se caracteriza porque los restos son sometidos a procesos de disolución, piritización silicificación, fosfatización, dolomitización y formación de concreciones, compactación, o fragmentación. Si bien este proceso en general es lineal y sucesivo en el tiempo, en los lagos someros carbonáticos puede ocurrir diagénesis temprana simultáneamente a la etapa de biostratinomía (Martin, 1999). La totalidad de estos procesos constituyen filtros tafonómicos a través de los cuales deben pasar los restos antes de ser recuperados por los paleontólogos. En este sentido, la tafonomía actualista busca comprender la naturaleza y magnitud de estos procesos en los ambientes modernos como un modo de evaluar la calidad del registro fósil (Beherensmeyer *et al.*, 2000; Fernández-Jalvo *et al.*, 2011).

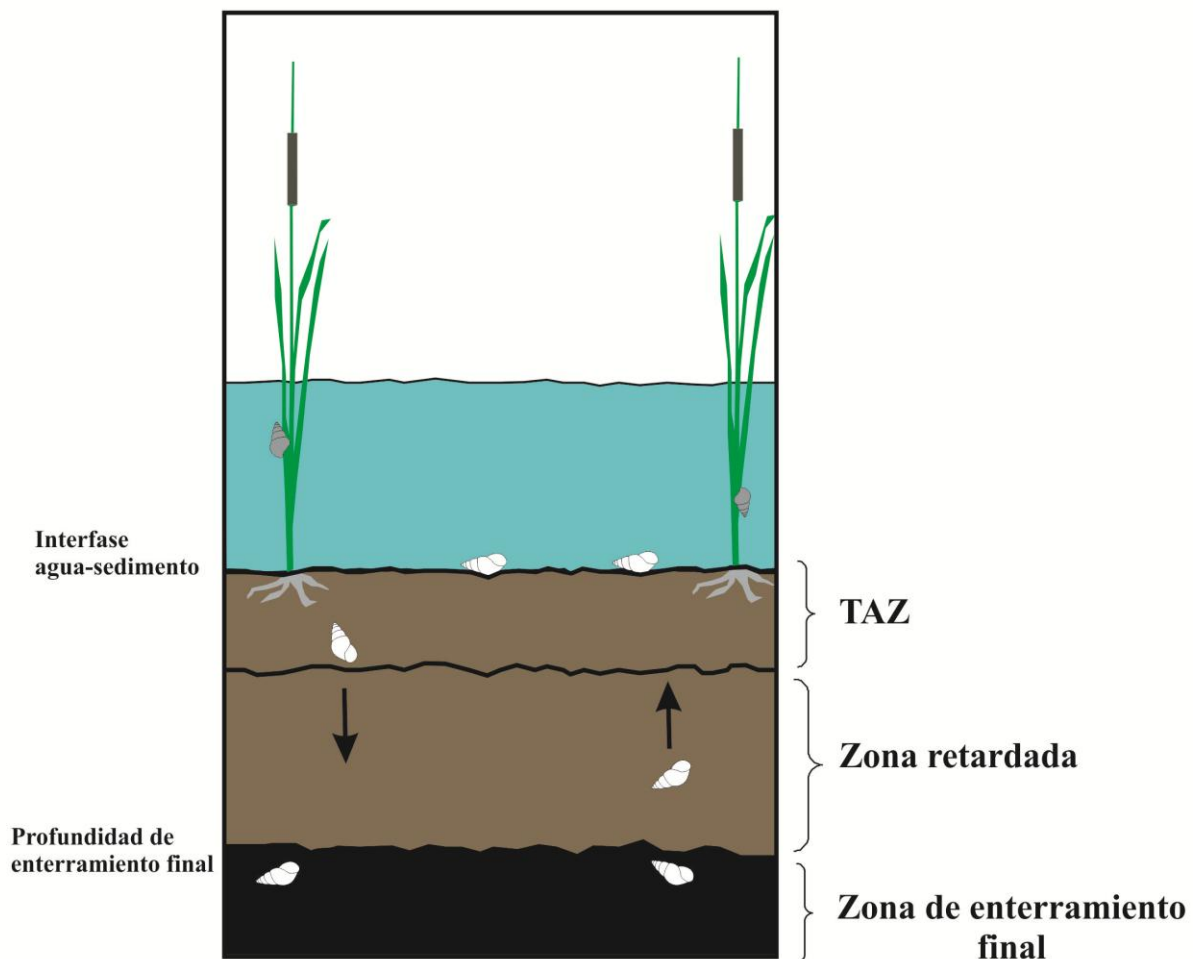
**Figura 1.** Procesos tafonómicos y circunstancias que, durante la fosilización de los restos orgánicos, tienen potencial para modificar la señal biológica original (Terry, 2009).



En los ambientes acuáticos, la interfase agua-sedimento y los primeros centímetros por debajo de la misma, se conoce como Zona Tafonómicamente Activa (*Taphonomically Active Zone* o TAZ; Davies *et al.*, 1989) y es la parte de la columna sedimentaria donde los procesos tafonómicos modifican activamente a los restos (Figura 2). Algunos de esos procesos pueden aumentar el potencial de preservación como la cementación o la incrustación, mientras que otros son destructivos y provocan la pérdida del material (Olszewski, 2004). Los procesos destructivos en la TAZ pueden ser físicos (ruptura y perforaciones causadas por organismos, fragmentación y abrasión por olas y corrientes) o biogeoquímicos (Cutler, 1995; Best y Kidwell, 2000a; Zuschin *et al.*, 2003; Olszewski, 2004; y referencias incluidas allí). Dentro de estos últimos la disolución actúa como uno de los principales impulsores de la pérdida de información en el registro sedimentario (Cherns *et al.*, 2011). La extensión vertical de la TAZ varía dependiendo de la funcionalidad de las bacterias dentro del sedimento, estacionalidad, aporte de materia orgánica y tipo de resto biológico, registrándose la máxima extensión a los

50 cm en ambientes costeros (Walker, 2001). Por debajo de la TAZ existe una zona de destrucción retardada (*Retarded Taphonomic Destruction Zone*; Olszewski, 1999), donde los restos experimentan una menor alteración tafonómica que en la TAZ, pero desde la que pueden ser retrabajados hacia ésta (Olszewski, 1999; 2004). El límite inferior de esta zona está representado por la profundidad de enterramiento final (*Depth of Final Burial o DFB*; Olszewski, 2004), la cual indica el punto más profundo a partir del cual los restos pueden ser retrabajados hacia arriba en la columna de sedimento. Debajo de la DFB, los restos comienzan a formar parte del registro fósil (Olszewski, 2004).

**Figura 2.** Esquema en corte transversal del sedimento de un ambiente acuático que resume los conceptos de la TAZ (modificado de Olszewski, 1999).



De acuerdo con el esquema presentado, se puede reconocer un paso gradual de los restos biológicos desde la muerte de los organismos presentes en las comunidades (ensambles de vida) hasta los restos finalmente preservados en la zona de enterramiento final (ensambles

fósiles), pasando por los ensambles de muerte, que son los restos depositados en los sedimentos de la TAZ. Dada la naturaleza del proceso de fosilización y el hecho de que las tasas de depositación de los sedimentos son más lentas que las tasas de depositación de los restos biológicos, los ensambles de muerte y fósiles presentan una mezcla temporal de restos de diferentes edades en una única acumulación (Olszewski, 2004), lo que se conoce como *time-averaging* o “tiempo promedio”, que afecta la resolución temporal y/o espacial de los ensambles. La escala del *time-averaging*, es decir la cantidad de tiempo representado dentro del ensamble fósil, controla la resolución temporal de las muestras paleontológicas. Sin embargo, la escala del *time-averaging* no es fácilmente estimada en el registro fósil y posiblemente varía entre ambientes depositacionales y entre distintos taxa (Carroll *et al.*, 2003). Durante el *time-averaging* los restos sufren alteraciones tafonómicas, lo cual influye en la fidelidad composicional del ensamble fósil (Olszewski, 2004; Behrensmeyer *et al.*, 2000), es decir, cuán exactamente la morfología, edades, riqueza específica, abundancia, estructura trófica, etc., de las comunidades biológicas originales se reflejan en los ensambles fósiles (Behrensmeyer *et al.*, 2000). La magnitud del *time-averaging* en los ensambles de muerte es del orden de los 100-1000 años, para los ambientes costeros (Kowalewski y Bambach, 2003 y referencias incluidas allí). Se desconoce la magnitud del *time-averaging* para ambientes acuáticos continentales, aunque un estudio preliminar realizado en el Lago Tanganyica (África) dio un valor de *circa* 2000 años (Cohen, 1989).

Dentro de la enorme variabilidad de organismos que se preservan en el registro fósil, los esqueletos carbonáticos proveen el principal registro de la historia de vida de los macroinvertebrados y el principal camino para la transferencia del carbono a la litósfera (Best *et al.*, 2007 y referencias allí). La preservación de las partes duras de carbonato de calcio dentro de los sedimentos no está comprendida del todo y presumiblemente está controlada por muchos factores, tanto extrínsecos como intrínsecos (Walker y Goldstein, 1999). De esta manera, el potencial de preservación así como la calidad de preservación de un ensamble fósil se verá influenciado por factores relacionados al ambiente donde los restos se acumulan así como los relacionados con las características biológicas de los taxa (Best y Kidwell, 2000a, b; Tomasovych y Rothfus, 2005; Lockwood y Work, 2006 y referencias incluidas allí). Dentro de los primeros podemos mencionar las características del sedimento: tipo y origen, porosidad, tasa de sedimentación, presencia de organismos bioturbadores y cantidad de materia orgánica cuya descomposición afecta la química del agua intersticial, es decir el agua que queda retenida entre los poros del sedimento. Los organismos bioturbadores producen acidez a través de la respiración, mientras que la oxidación (aeróbica y anóxica) de la materia

orgánica mediada por bacterias produce cambios en el estado de saturación del carbonato de calcio y altera el estado redox de los sedimentos y por consiguiente la preservación de los restos carbonáticos (Canfield y Raiswell, 1991; Cherns *et al.*, 2011). Dentro de los segundos encontramos la composición de la concha que incluye a la mineralogía (aragonita vs calcita) así como el contenido orgánico de la matriz esquelética y presencia de capas orgánicas protectoras; morfología, espesor y la microestructura de las conchas de moluscos que afectan la estabilidad de los restos (Canfield y Raiswell, 1991; Glover y Kidwell, 1993; Walker y Goldstein 1999; Loockwood y Work 2006; Best *et al.*, 2007).

Los moluscos de agua dulce están entre los restos macroscópicos más comunes preservados en sedimentos continentales del Cuaternario tardío (Tietze *et al.*, 2011, De Francesco, 2013 y referencias incluidas allí). Están representados exclusivamente por gasterópodos y bivalvos, que se caracterizan por tener una concha calcárea externa, que es generalmente la única estructura fosilizable en el registro sedimentario (De Francesco, 2013). La alta abundancia y diversidad de los moluscos de agua dulce los convierte en una herramienta muy valiosa para estudios paleolimnológicos y tafonómicos. Además, su tamaño grande (comparado con el de los microfósiles) permite reconocer fácilmente cualquier alteración en la superficie de la concha producida por procesos tafonómicos, lo cual es de relevancia para delinear el origen de los depósitos fósiles así como entender los procesos de fosilización en los ambientes dulceacuícolas (De Francesco, 2013). Hasta el momento la mayoría de los estudios tafonómicos llevados a cabo en ambientes dulceacuícolas se focalizaron principalmente en arroyos y reservorios del Hemisferio Norte, África, sur de Brasil y sudeste de la llanura pampeana (Cohen, 1989; Briggs *et al.*, 1990; Cummins, 1994; Brown *et al.*, 2005; Martello *et al.*, 2006; Kotzian y Simões, 2006; Nielsen *et al.*, 2008; Erthal *et al.*, 2011; Tietze y De Francesco, 2012; 2014). En particular para los ambientes dulceacuícolas del sudeste pampeano, los estudios demostraron que los ensambles de muerte de moluscos preservados exhiben una alta fidelidad composicional reflejando la composición taxonómica y abundancia relativa de las especies. Esto nos da la idea que la señal original no sufre grandes alteraciones debido a procesos post-mortem durante la transición desde las comunidades vivientes a los ensambles de muerte (Tietze y De Francesco, 2012).

La totalidad de los estudios mencionados previamente se focalizaron en los ensambles de muerte presentes en la interfase agua-sedimento. Sin embargo, nuestros conocimientos sobre los procesos tafonómicos que afectan la preservación de moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento son aún limitados. Los escasos estudios que abordaron la temática lo hicieron de manera preliminar en casos puntuales y para ambientes costeros (Walker y

Goldstein, 1999 y referencias incluidas allí). Así, Johnson (1957), fue el primero en llevar a cabo experimentos de campo para evaluar el transporte de conchas y su orientación final en un ambiente estuárico de California, hallando que la mayoría de las conchas se presentaban parcialmente o casi completamente enterradas luego de un ciclo de mareas, sugiriendo que el proceso de enterramiento era más rápido de lo que se pensaba. Posteriormente, Peterson (1976) enterró conchas de moluscos contenidas en bolsas bajo 50 cm de sedimentos arenosos durante 7 meses y medio para evaluar la preservación de moluscos en dos lagunas de California. Sus resultados indicaron que las tasas de disolución eran mayores para las conchas que habían sido enterradas en sedimentos arenosos (en contraposición con aquellas enterradas en sedimentos fangosos) y que la magnitud de la disolución era mayor para gasterópodos que para bivalvos. Walker (1988) enterró conchas de gasterópodos incrustadas con epibiontes dentro de sedimentos anóxicos durante tres meses. Los resultados revelaron que algunos epibiontes eran más susceptibles de ser destruidos durante el enterramiento (e.g., percebes) que otros (e.g., briozoos), lo que implicaba una preservación diferencial en el registro fósil. Recientemente, un estudio preliminar desarrollado en una lago somero pampeano (Cristini y De Francesco, 2012) permitió identificar que la mayor destrucción de los restos ocurre en los primeros 10 cm y disminuye gradualmente en profundidad y que el efecto de la disolución que tiene lugar en la TAZ es mayor en aquellas conchas que carecen de perióstraco. Estos resultados preliminares constituyen el punto de partida del presente trabajo de Tesis, que se abordará de manera integrada en tres lagos someros del sudeste pampeano. Las preguntas que se intentan responder son: ¿Existe una preservación diferencial en los diferentes compartimentos de los lagos, i.e., área litoral y de aguas abiertas? ¿Cuál es la extensión vertical de la TAZ? ¿La preservación varía entre diferentes lagos? ¿Cuál es el tiempo mínimo en el que empieza a evidenciarse el desgaste de los ensambles de muerte una vez incorporados en el sedimento? ¿Cómo influyen los factores extrínsecos e intrínsecos en el potencial de preservación? ¿Cómo se preservan las conchas holocenas en estos lagos?

En el presente trabajo de tesis se plantean las siguientes hipótesis de trabajo:

- 1- En los lagos pampeanos, la mayor destrucción de los restos se produce por la acción de los organismos bioturbadores.

Predicción: Debido a que en los lagos pampeanos, los organismos bioturbadores se encuentran próximos a la interfase agua-sedimento y en el área litoral, es allí donde se produce la principal destrucción y decrece en profundidad.

- 2- Las distintas especies de moluscos presentes en los lagos pampeanos tienen diferente potencial de preservación.

Predicción: Las especies de moluscos presentan diferencias en sus características intrínsecas y modos de vida.

## **OBJETIVOS**

### **OBJETIVO GENERAL**

Comprender los factores que afectan la preservación de los moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento en lagos someros del sudeste bonaerense. El conocimiento que se obtenga tendrá un impacto significativo en el mejoramiento de la calidad de las reconstrucciones paleoambientales basadas en el registro biológico.

### **OBJETIVOS PARTICULARES**

- 1- Determinar los factores extrínsecos (características del sedimento y del agua) que podrían estar afectando la preservación de moluscos en los lagos someros de la región pampeana.
- 2- Realizar una caracterización morfológica, mineralógica y mecánica de las distintas especies de moluscos que habitan la región y evaluar cómo podrían estar afectando el potencial de preservación.
- 3- Identificar los principales tipos de alteración tafonómica y estimar la abundancia y riqueza específica por debajo de la interfase agua-sedimento.
- 4- Evaluar el efecto de la profundidad y del tamaño de los restos de moluscos sobre la preservación y estimar el tiempo mínimo en el que empieza a evidenciarse el desgaste.
- 5- Comparar el estado de preservación exhibido por conchas con diferentes edades, modernas y holocenas, obtenidas de un testigo sedimentario en los mismos lagos someros estudiados.

## ÁREA DE ESTUDIO

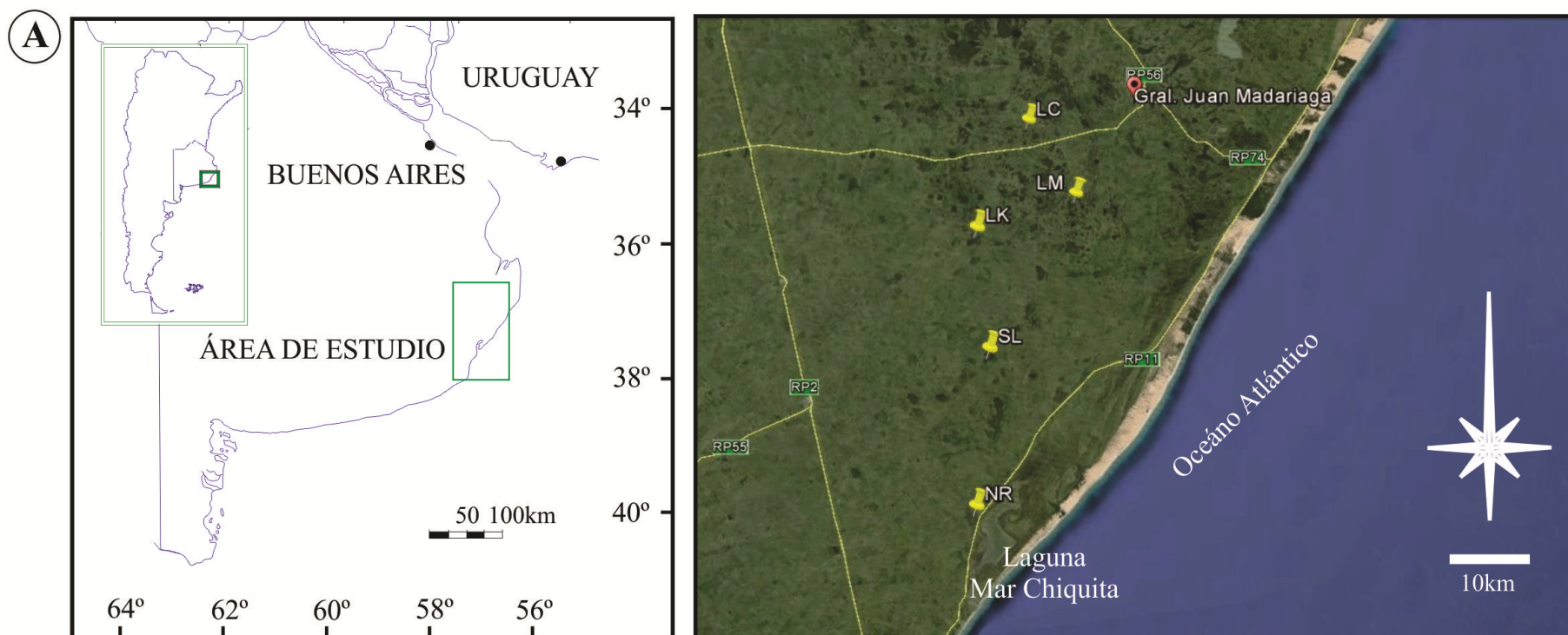
El estudio se llevó a cabo en tres lagos someros de la llanura pampeana, ubicados en el sudeste de la provincia de Buenos Aires: Nahuel Rucá (NR, 37°37'21"S; 57°25'42"O), Las Mostazas (LM, 37°9'57"S; 57°14'50"O) y Los Carpinchos (LC, 37°3'34"S; 57°19'56"O) (Figura 1). La llanura pampeana cubre una extensión de aproximadamente 673,000 km<sup>2</sup> en la región central de Argentina, y representa una de las áreas de humedales más grande de Sudamérica. Es una extensa llanura herbácea caracterizada por un relieve bastante uniforme excepto por la existencia de dos cadenas montañosas bajas (Ventania y Tandilia) situadas en el sur de la provincia (Diovisalvi *et al.*, 2014). Los suelos del área son generalmente fértiles con alto contenido de nutrientes, compuestos principalmente de loess y con una alta capacidad de intercambio catiónico (Rodríguez Capítulo *et al.*, 2010). El clima es templado y húmedo o subhúmedo con una temperatura media anual de 15 °C y una precipitación media anual de 1100 mm (Feijoó y Lombardo, 2007). El régimen de precipitaciones exhibe una gran variabilidad interanual que en conjunto con el pobre desarrollo del sistema de drenaje debido a la suave pendiente de la región, resulta en recurrentes y extensas inundaciones alternando con períodos de sequía. Esto afecta el tiempo de residencia del agua, el contenido de sólidos en el agua y el nivel de la capa freática (Diovisalvi *et al.*, 2014).

Debido a la suave pendiente de la región, la llanura pampeana está caracterizada por numerosos lagos someros temporarios y permanentes, llamados lagunas pampeanas, los cuales son muy someros (2 m) y no poseen estratificación térmica excepto por cortos períodos de tiempo (Quirós y Drago, 1999; Quirós, 2005). Estos lagos están caracterizados por una extensa área litoral, dominada por macrófitas emergentes *Schoenoplectus californicus* (C. A. Mey) Soják, las cuales forman un anillo completo alrededor del lago, y un área de aguas abiertas, en general libre de vegetación excepto por las macrófitas sumergidas *Myriophyllum elatinoides* y *Ceratophyllum demersum* (Stutz *et al.*, 2010; 2012). Estos lagos son naturalmente eutróficos o hipereutróficos y la mayoría de ellos son turbios debido al alto contenido de algas, mientras que unos pocos presentan estados claros dominados por macrófitas (Quirós *et al.*, 2002; Quirós *et al.*, 2006). La columna de agua es casi siempre térmicamente homogénea, saturada de oxígeno disuelto y con alto contenido de materia orgánica disuelta. El grado de salinidad es altamente variable oscilando entre oligohalinos e hiperhalinos (Fernández Cirelli y Miretzky, 2004).

Estos lagos son cubetas de deflación ubicadas sobre el lado expuesto al viento de una antigua paleoduna. Estas cubetas y las demás paleodunas asociadas probablemente se originaron como consecuencia de la prevalencia de vientos del oeste durante el Pleistoceno tardío (Tricart, 1973). Con el advenimiento de condiciones de mayor humedad relativa durante el Holoceno, estas depresiones probablemente se convirtieron en áreas de descarga de agua subterránea y acumulación superficial, colmatándose gradualmente con sedimentos. Estos sedimentos portan fósiles desde el Holoceno temprano a la actualidad, caracterizados por distintas especies de moluscos que también están presentes actualmente en las comunidades modernas. Además se han registrado en determinados momentos especies de moluscos de aguas salobres como es el caso de *H. australis* encontrada en perforaciones realizadas en sedimentos holocenos (398-6401 años cal. AP) (De Francesco *et al.*, 2013).

La malacofauna viviente de la llanura Pampeana presenta baja diversidad taxonómica y está caracterizada por un número bajo de familias (6), géneros (12), y especies (23) (para detalles ver Tietze y De Francesco, 2012). En particular para los lagos estudiados en la presente contribución, los moluscos dominantes son *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835) (Cochliopidae), *Biomphalaria peregrina* (d'Orbigny, 1835) (Planorbidae) y *Uncancylus concentricus* (d'Orbigny, 1835) (Planorbidae). En Nahuel Rucá también fueron registrados en algunos momentos del año, *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1801) (Ampullariidae), *Antillorbis nordestensis* (Lucena, 1954) (Planorbidae), "*Physa acuta*" (Draparnaud, 1805) (Physidae), *Musculium argentinum* (d'Orbigny, 1835) (Sphaeriidae) y *Omalonyx* sp. (Tietze y De Francesco, 2012). En Los Carpinchos los moluscos también están representados por *M. argentinum*, *P. canaliculata*, *Omalonix* sp., "*Stenophysa marmorata*" (Guillin, 1828) (Physidae), *Drepanotrema* spp. y *Succinea meridionalis* aunque en menor frecuencia y abundancia (Eleonor Tietze pers. com.). En Las Mostazas, solo se registran las tres especies más dominantes. Para evitar confusiones taxonómicas, cabe mencionar aquí que la familia Physidae es aún objeto de importantes revisiones sistemáticas (ver De Francesco, 2010 y referencias incluídas allí). Por tal motivo las especies se mencionan entre comillas hasta tanto se resuelva la cuestión, sin que ello implique un acuerdo a tal denominación.

**Figura 1.** Mapa del área de estudio. **A.** Ubicación de los lagos. **B.** Detalle del muestreo estacional de agua y sedimento realizado en el capítulo 1 y de la extracción de testigos del capítulo 3: ★ sitios del área de aguas abiertas (AB), ★ sitios del área litoral (LIT), ★ sitios donde se realizó el experimento de campo del objetivo 4, ★ sitio donde se extrajo el testigo Holoceno del capítulo 5 (NR= Nahuel Rucá, LM = Las Mostazas, LC= Los Carpinchos, LK= Lonkoy, SL= San Leoncio).

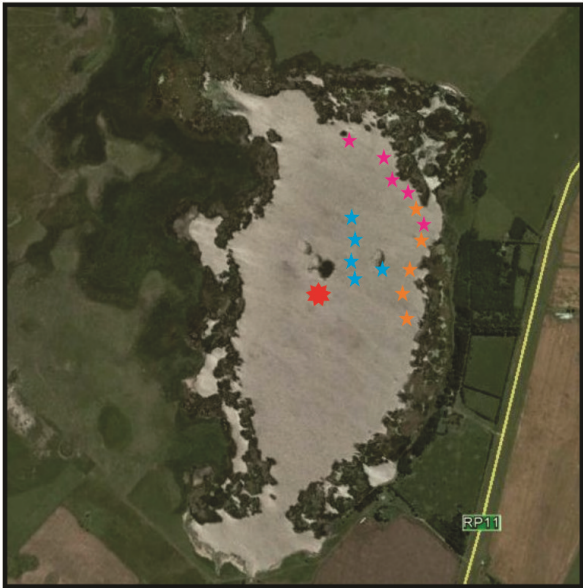


Nahuel Rucá (NR)

Las Mostazas (LM)

Los Carpinchos (LC)

**B**



## PARTE I

### Características extrínsecas e intrínsecas que influyen en la preservación de los moluscos

#### CAPÍTULO 1

##### *Caracterización estacional de la composición del sedimento y del agua del lago así como la retenida entre los poros del sedimento*

#### INTRODUCCIÓN

La naturaleza del ambiente, es decir sus características físicas, químicas, y biológicas, va a ser determinante para los procesos tafonómicos que actúen en ellos. Entre las características más importantes a tener en cuenta al momento de realizar cualquier estudio tafonómico que examine la preservación post-enterramiento de los esqueletos carbonáticos están la zona microbiana y el estado de saturación del agua intersticial con respecto al carbonato de calcio (Walker y Goldstein, 1999). El ácido carbónico ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ), dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ), bicarbonato ( $\text{HCO}_3^-$ ) y carbonato ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) están relacionados entre sí mediante reacciones de equilibrio. A medida que el pH aumenta las especies carbonatadas disueltas viran según las siguientes reacciones desde ácido carbónico  $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3$  (a  $\text{pH} < 6$ ), a bicarbonato  $\text{H}_2\text{CO}_3 \rightleftharpoons \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$  ( $6 < \text{pH} < 9,1$ ) y a carbonato  $\text{HCO}_3^- \rightleftharpoons \text{H}^+ + \text{CO}_3^{2-}$  ( $\text{pH} > 9,1$ ) (Canfield y Raiswell, 1991; Wetzel, 2001). Un factor importante a tener en cuenta es la oxidación aeróbica de la materia orgánica contenida en los sedimentos. A medida que se consume el oxígeno disminuye el pH y genera subsaturación de carbonato de calcio en el agua contenida en los poros del sedimento, debido a la adición de  $\text{CO}_2$ . Sin embargo, existen procesos como la reducción del sulfato que recicla la materia orgánica y promueve la preservación de los carbonatos. (Canfield y Raiswell, 1991).

En el caso de los ambientes marinos se han podido identificar varias zonas microbianas donde estos procesos tienen lugar y pueden afectar fuertemente la preservación de las partes duras de carbonato de calcio que a continuación se resumen brevemente (para detalles ver Canfield y Raiswell, 1991; Chernes *et al.*, 2011 y referencias incluidas allí). En la zona aeróbica la bioturbación produce acidez a través de la respiración (y disminuye la alcalinidad) y oxidación del sulfuro. En ausencia de bioturbación, la alcalinidad aumenta, como consecuencia de la reducción del sulfato. A medida que nos movemos hacia sedimentos más profundos dentro de la zona de reducción del sulfato, se produce bicarbonato y el agua

contenida en los poros del sedimento posiblemente se sobresatura con respecto al carbonato de calcio, especialmente cuando hay minerales reactivos de hierro. Estos minerales de hierro reaccionan con el sulfuro de hidrógeno ( $H_2S$ ) para formar sulfuros de hierro y de esta manera eludir las potenciales condiciones ácidas. Por debajo de la zona de reducción del sulfato hay una zona de producción de metano que disminuye el pH, pero no produce subsaturación de carbonato (Canfield y Raiswell, 1991).

En sedimentos de agua dulce la descomposición de la materia orgánica sigue la misma secuencia microbiana que en los sedimentos marinos, pero con la diferencia importante de que la reducción del sulfato es mucho menos significativa debido a la menor concentración de sulfatos en estos ambientes. Por el contrario, puede tener lugar la metanogénesis, debido a las grandes concentraciones de materia orgánica que se degrada. Durante la metanogénesis se libera  $CO_2$  por lo que los sedimentos pueden subsaturarse rápidamente con respecto al  $CaCO_3$ . Sin embargo, debido a las pequeñas cantidades de reducción del sulfato y subsiguiente reacción del sulfuro con minerales de hierro, se dispone de grandes cantidades de óxidos de hierro para ser reducidos. Este proceso genera directamente alcalinidad al producir  $HCO_3^-$  y tiende a neutralizar el ácido  $CO_2$  formado por metanogénesis. Así, el potencial de preservación de los esqueletos de carbonato de calcio es altamente variable, dependiendo de la composición inicial del agua y de la importancia relativa de la metanogénesis y reducción del hierro, y en menor grado a la reducción del sulfato (Canfield y Raiswell, 1991). Dado que la actividad geoquímica de las bacterias es mayor en verano, la preservación de los restos también se vería afectada por la estacionalidad (Walker, 2001).

Hasta el momento son escasos los estudios que se han llevado a cabo en ambientes de agua dulce que integren el análisis tafonómico y el análisis de la composición química del agua (Cummins, 1994; Nielsen *et al.*, 2008). En particular, se desconoce cómo el pH, materia orgánica, carbonatos, y composición química del agua del lago e intersticial afectan la preservación de los moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento en los lagos someros de la región pampeana. Por tal motivo el objetivo general del presente capítulo es realizar una caracterización estacional de la composición química del agua y del sedimento donde se depositan los restos de moluscos y evaluar cómo podrían estar afectando la preservación de los mismos en este tipo de ambientes. En particular se realizará 1- una caracterización estacional de la composición del sedimento y del agua del lago e intersticial, en las dos áreas de los lagos (LIT y AB) y 2- se calculará los índices de saturación de carbonato de calcio con respecto a la aragonita y calcita y el potencial redox de los sedimentos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Muestreo

Para cumplir con los objetivos del trabajo, se realizó por un lado un muestreo para el análisis granulométrico de los sedimentos lacustres y, por otro, un muestreo estacional para el análisis de la composición del sedimento y del agua en los lagos NR, LM y LC (Figura 1 Área de estudio). Para el análisis granulométrico se tomó una única muestra de sedimento por lago, de aproximadamente 500 g. Para el análisis del sedimento y del agua el muestreo se realizó en otoño e invierno del 2013 y verano del 2014. Se eligieron estas estaciones porque representan los meses más cálidos y más fríos, respectivamente y una situación intermedia entre ellos. El muestreo se realizó en 5 sitios ubicados en el área litoral (LIT) y en 5 sitios ubicados en aguas abiertas (AB) (Figura 1 Área de estudio). Se tomaron: 1- muestras de sedimento para la determinación de las variables físico-químicas del sedimento (pH, contenido de humedad, materia orgánica y carbonatos), 2- muestras de agua del lago y, 3- muestras de sedimento para extraer el agua intersticial que queda retenida entre los poros del mismo, en los dos últimos casos para la determinación de las variables físico-químicas del agua (pH y conductividad eléctrica), iones mayoritarios ( $\text{Ca}^{+2}$ ,  $\text{Mg}^{+2}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{CO}_3^{-2}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{-2}$ ), iones minoritarios ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{S}^{-2}$ ,  $\text{Fe}^{+3}$ ) y dureza. Las muestras de sedimento para la extracción del agua intersticial, se tomaron en los primeros 10 cm por debajo de la interfase agua-sedimento, por ser donde ocurre la mayor destrucción tafonómica (Cristini y De Francesco, 2012), mediante un muestreador *gravity corer*. Las muestras fueron guardadas en tubos plásticos de PVC con tapa y llevadas al laboratorio y conservadas en la heladera hasta su análisis.

### *Análisis de laboratorio*

#### *Granulometría y composición del sedimento*

En el laboratorio se analizó la granulometría siguiendo la técnica de tamizado en seco de Folk (1968). Las categorías de tamaño de grano que se tuvieron en cuenta fueron: gravas (> 2 mm), arena muy gruesa (2-1 mm), arena gruesa (1-0,5 mm), arena media (0,5-0,25 mm), arena fina (0,25-0,125 mm), arena muy fina (0,125-0,0625 mm) y fango (limo/arcilla, < 0,0625 mm).

Para las variables físico-químicas del sedimento se midió el pH en pasta y se determinó el contenido de humedad, materia orgánica y carbonatos. Para la determinación de humedad se pesaron 20 g de muestra aproximadamente y se secó en estufa a 105°C durante 24 hs. El contenido de humedad se determinó por diferencia de peso húmedo y seco. A la muestra de sedimento seco restante (aproximadamente 5 g) se los llevo a mufla durante 4 hs a 550°C y durante 2 hs a 1000°C para la determinación de materia orgánica y carbonatos respectivamente (Heiri *et al.*, 2001).

### *Composición química del agua*

Tanto las muestras de agua provenientes del lago como las provenientes del agua intersticial del sedimento se analizaron en el Laboratorio de Hidrogeoquímica e Hidrología isotópica de la FCEyN dentro de las 48hs de realizado el muestreo. En el caso de las muestras del agua intersticial, las mismas tuvieron que ser centrifugadas a 2500 rpm durante 25 minutos para extraer el agua contenida entre los poros del sedimento, procedimiento que se llevó a cabo dentro de las 24 hs de tomadas las muestras. Se midió el pH y la conductividad con instrumentos de laboratorio y se midieron los iones calcio ( $\text{Ca}^{+2}$ ), magnesio ( $\text{Mg}^{+2}$ ), sodio ( $\text{Na}^+$ ), potasio ( $\text{K}^+$ ), cloro ( $\text{Cl}^-$ ), carbonatos ( $\text{CO}_3^{-2}$ ), bicarbonatos ( $\text{HCO}_3^-$ ), nitratos ( $\text{NO}_3^-$ ), nitritos ( $\text{NO}_2^-$ ), sulfatos ( $\text{SO}_4^{-2}$ ), sulfuros ( $\text{S}^{-2}$ ), dureza (mg/l de  $\text{CaCO}_3$ ) y hierro total ( $\text{Fe}^{+3}$ ). Para la medición de sulfuros las muestras fueron previamente fijadas en el campo con acetato de zinc 2N, 4 gotas cada 100 ml mientras que para la determinación de  $\text{NO}_3^-$  y hierro total las muestras fueron fijadas en el laboratorio con ácido sulfúrico concentrado hasta bajar el pH a valores menores a 2 y conservadas en heladera hasta su determinación.

### *Análisis de los datos*

#### *Granulometría y composición del sedimento*

Para visualizar la granulometría de cada lago se realizó un gráfico de barras expresando en porcentaje la contribución de cada una de las distintas categorías de sedimento analizadas.

Con el fin de evaluar si existen diferencias estacionales en las variables físico-químicas del sedimento (pH, humedad, materia orgánica y carbonatos) y entre las distintas áreas del lago, se realizó un análisis multivariado de la varianza no paramétrico de dos vías

(PERMANOVA) con 9999 permutaciones utilizando la distancia Euclideana (Legendre y Birks, 2012), para cada lago. Las variables físico-químicas fueron estandarizadas previamente al análisis para llevarlas a una escala común (Legendre y Birks, 2012; Clarke y Gorley, 2006). El diseño consistió en dos factores: el factor *estación*, con tres niveles: otoño (O), invierno (I) y verano (V) y el factor *área del lago*, con dos niveles: litoral (LIT) y aguas abiertas (AB). Se evaluaron los efectos principales así como la interacción entre ambos factores para un nivel de significancia ( $\alpha$ ) de 0,05. En los casos que se detectó diferencia significativa se realizaron comparaciones *a posteriori* (Anderson, 2001). Dado que este análisis no evalúa qué variables son las responsables de las diferencias encontradas con el PERMANOVA, se realizó un análisis de SIMPER que nos permite conocer el porcentaje de contribución de cada variable a las diferencias encontradas. Para visualizar el patrón multivariado entre las observaciones se realizó un gráfico no métrico de escalamiento multidimensional (NMDS). Todos los análisis y gráficos se realizaron con el paquete estadístico Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research (PRIMER-e) (Clarke y Gorley, 2006). Adicionalmente se realizó un gráfico de *boxplot* para sintetizar gráficamente los resultados, utilizando el programa R versión 2.12.2 (R Development Core Team, 2011), incluyendo el paquete “rioja” versión 0.5-6 (Juggins, 2009).

### *Composición química del agua*

Con el fin de caracterizar el tipo de agua de los tres lagos estudiados se realizaron diagramas de Piper, que constituyen una herramienta sencilla para el análisis de la evolución química del agua así como en la identificación y clasificación del tipo de agua a estudiar.

Para evaluar si existen diferencias estacionales en las variables químicas medidas, entre el agua proveniente del lago y el agua intersticial y entre las distintas áreas del lago, se realizó un análisis multivariado no paramétrico de tres vías (PERMANOVA) con 9999 permutaciones utilizando la distancia Euclideana (Legendre y Birks, 2012). Las variables químicas fueron estandarizadas previamente al análisis para llevarlas a una escala común previo a un procedimiento de ordenación (Legendre y Birks, 2012; Clarke y Gorley, 2006). El diseño consistió en tres factores: el factor *estación*, con tres niveles: otoño (O), invierno (I) y verano (V), el factor *agua*, con dos niveles: lago (L) y sedimento (S) y el factor *área del lago*, con dos niveles: litoral (LIT) y aguas abiertas (AB). Se evaluaron los efectos principales así como la interacción entre los factores para un nivel de significancia ( $\alpha$ ) de 0,05. En los casos que se detectó diferencia significativa se realizaron comparaciones *a posteriori* (Anderson, 2001). Posteriormente, se realizó un ordenamiento de las observaciones mediante el Análisis

de Componentes Principales (ACP) lo que permitió por un lado visualizar el patrón multivariado entre las observaciones y, por otro lado, determinar qué variables explican mejor las diferencias encontradas con el PERMANOVA. Si bien el ACP se definió originalmente para distribuciones multinormales, desviaciones de la normalidad no necesariamente producen sesgos en el análisis (Legendre y Legendre, 1998 y referencias incluidas allí). No es necesario cumplir con el supuesto de multinormalidad si el análisis se usa con fines descriptivos y exploratorio como en este trabajo (Jolliffe, 2002). Todos los análisis y gráficos se realizaron con el paquete estadístico Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research (PRIMER-e) (Clarke y Gorley, 2006).

Finalmente, con el fin de evaluar la potencial susceptibilidad a la disolución de los ensamblajes de muerte se calculó el índice de saturación de aragonita y calcita y el potencial redox en los sedimentos de los lagos estudiados. Para el cálculo del potencial redox se utilizó el par redox sulfato/sulfuro,  $S(6)/S(-2)$ . Para la visualización de estos resultados, se realizaron gráficos de dispersión contrastando los índices de saturación de aragonita y calcita y el potencial redox con el pH. Todos los cálculos y gráficos así como los diagramas de Piper, fueron confeccionados utilizando los programas Aquachem (Calmbach y Waterloo Hydrogeologic Inc., 2003) y Phreeqc Interactivo 3.2.0 (Parkhurst y Appelo 1999).

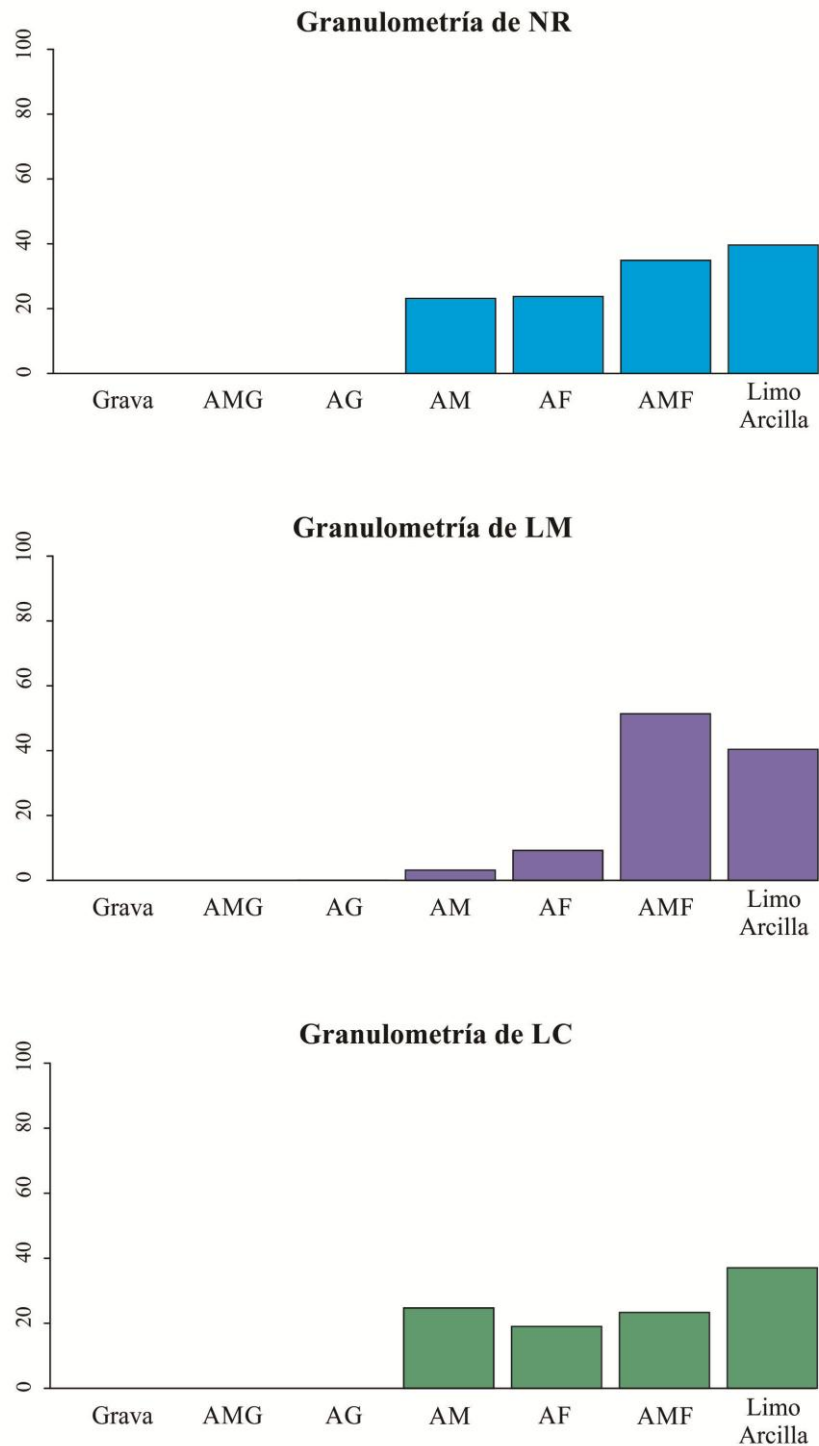
## RESULTADOS

### *Granulometría y composición del sedimento*

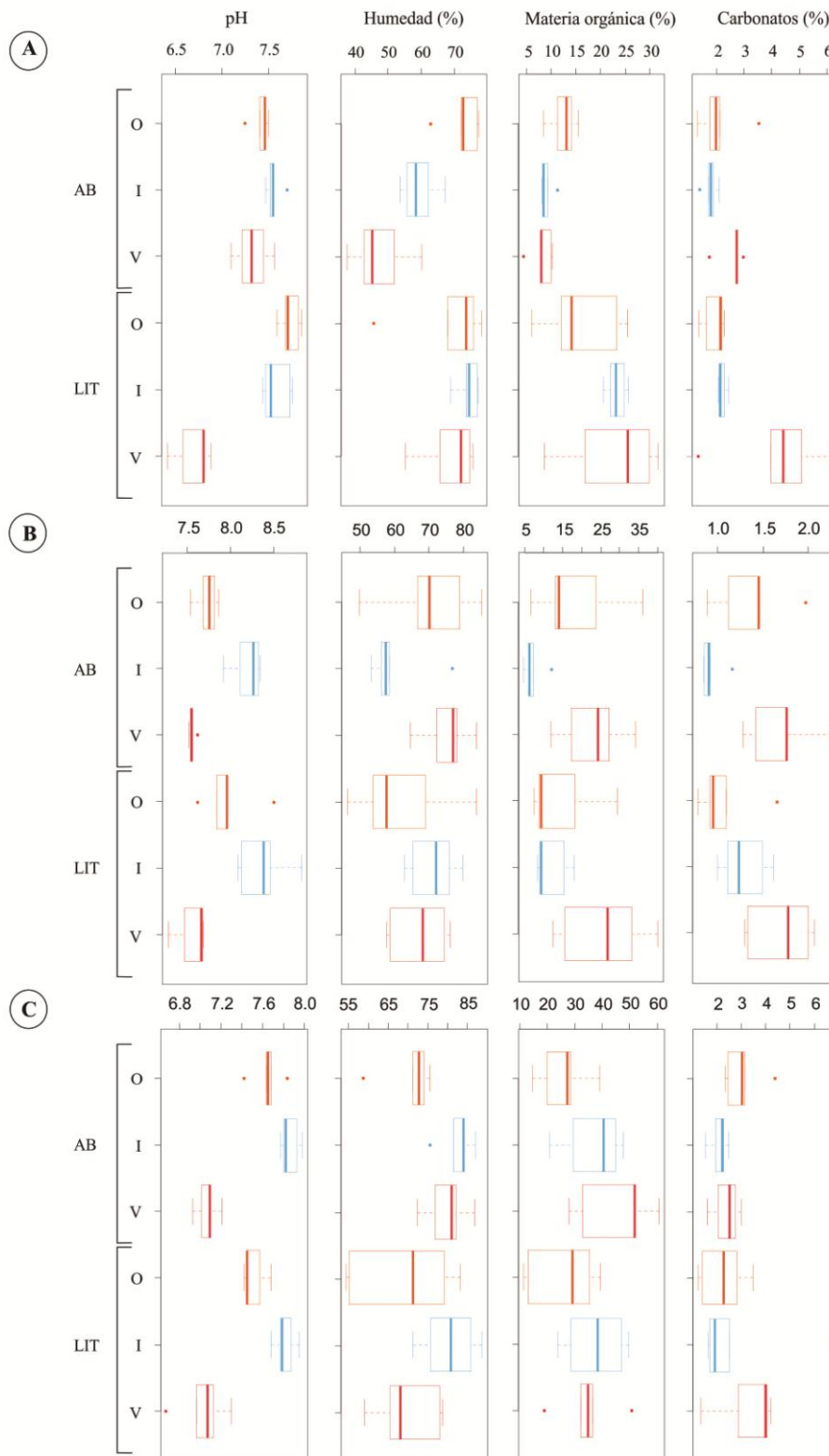
Los tres lagos estudiados se caracterizaron por la presencia de sedimentos finos con tamaño de grano menor a 0,5 mm. Estos sedimentos se pudieron clasificar como arena media, fina y muy fina y limo/arcilla registrándose valores muy similares en NR y LC. Sin embargo, en LM se registraron valores más bajos de arena media y fina y valores más altos de arena muy fina y limo/arcilla. En los tres lagos también se registró arena gruesa pero en muy bajos porcentajes (<0,02%) (Figura 1).

Los valores de pH variaron entre 6,41 y 8,82 siendo LM la que presentó los valores más altos. El contenido de humedad osciló entre 37,47% y 88,62% y la materia orgánica entre 4,49% y 60,63% con los valores más altos registrados en LC. Finalmente los carbonatos variaron entre 0,78% y 6,73% con los valores más bajos en LM. En los tres lagos, los valores más bajos de pH así como los más altos de materia orgánica y carbonatos fueron registrados durante el verano, excepto en algunos casos como en AB de NR y LIT de LC, donde los valores más altos de materia orgánica fueron registrados en otoño e invierno, respectivamente. Con respecto al contenido de humedad, los valores más altos se registraron principalmente en otoño e invierno, excepto en AB de LM donde los valores más altos se registraron en verano (Tabla 1, Figura 2A-C).

**Figura 1.** Gráfico de barra que muestra la granulometría de los lagos NR, LM y LC. Los valores están expresados en % (AMG= arena muy gruesa, AG= arena gruesa, Am= arena media, AF= arena fina, AMF= arena muy fina).



**Figura 2.** Gráficos boxplot mostrando las variables físico-químicas medidas en el sedimento en las diferentes estaciones y entre las áreas del lago. **A:** NR, **B:** LM; **C:** LC (O= otoño, I= invierno y V= verano, LIT= litoral, AB= aguas abiertas).



**Tabla 1.** Valores promedio de las variables físico-químicas medidas en el sedimento en otoño (O), invierno (I) y verano (V) en los tres lagos NR, LM y LC.

	NR			LM			LC		
	O	I	V	O	I	V	O	I	V
pH	7,58	7,57	7,01	7,86	8,28	7,56	7,58	7,84	7,05
Humedad (%)	70,4	66,9	58,1	66,2	65,9	71,1	69,5	81,4	74,9
Materia orgánica (%)	14,4	16,2	15,3	16,7	9,6	24,3	25,7	37	39,8
Carbonatos (%)	2	2	3,4	1,2	1,1	1,7	2,7	2,5	2,8

En los tres lagos las variables físico-químicas medidas en el sedimento (pH, contenido de humedad, materia orgánica y carbonatos) variaron estacionalmente (NR:  $p=0,0001$ , Tabla 2, Figura 3-A; LM:  $p=0,0005$ , Tabla 3, Figura 3-B y LC:  $p=0,0001$ , Tabla 4, Figura 3-C). Además, en NR también se observaron diferencias significativas entre las áreas LIT y AB ( $p=0,0003$ ) y en la interacción entre los factores ( $p=0,0006$ ). Las comparaciones *a posteriori* mostraron que hubo diferencias significativas entre todas las estaciones (otoño, invierno y verano) (Tabla 2 a 4, respectivamente; Figura 3A-C). La única excepción fue NR que en el área litoral no presentó diferencias significativas entre otoño e invierno (Tabla 2, Figura 3-A). El análisis de SIMPER mostró que el pH fue la variable responsable de las diferencias encontradas estacionalmente en los tres lagos, con valores más ácidos en verano, excepto en algunos casos donde el resto de las variables tuvieron mayor contribución que el pH (e.g. entre otoño e invierno en NR y LC, y entre otoño y verano en LM) (Tabla 5). Las diferencias entre LIT y AB en NR se deben principalmente al contenido de materia orgánica y humedad que fue mayor en LIT (Tabla 5) (Figura 2A-C).

**Tabla 2.** Resultados del PERMANOVA de dos factores utilizando distancia Euclídeana, donde se evalúan diferencias en la composición del sedimento del lago NR entre estaciones del año y entre áreas del lago (gl= grados de libertad, O= otoño, I= Invierno, V= Verano, LIT = Litoral, AB = aguas abiertas). Valores resaltados en negrita indican valores de p significativos. \*indica comparación *a posteriori* del término interacción *EstaciónxÁrea del lago* para el factor *estación*. \*\* Indica comparación *a posteriori* del término interacción *EstaciónxÁrea del lago* para el factor *área del lago*.

Fuente de variación	gl	Pseudo-F	P (perm)		
Estación	2	9,3607	<b>0,0001</b>		
Área del lago	1	13,603	<b>0,0003</b>		
EstaciónxÁrea del lago	2	6,3904	<b>0,0006</b>		
Residual	24				
Total	29				
<b>*Comparación</b>	<b>Estación</b>	<b>LIT</b>	<b>AB</b>		
	O vs I	0,1256	<b>0,0233</b>		
	O vs V	<b>0,0188</b>	<b>0,0076</b>		
	I vs V	<b>0,0095</b>	<b>0,0086</b>		
<b>**Comparación</b>	<b>Área del lago</b>	<b>O</b>	<b>I</b>	<b>V</b>	
	LIT vs AB	0,223	<b>0,0085</b>	<b>0,0253</b>	

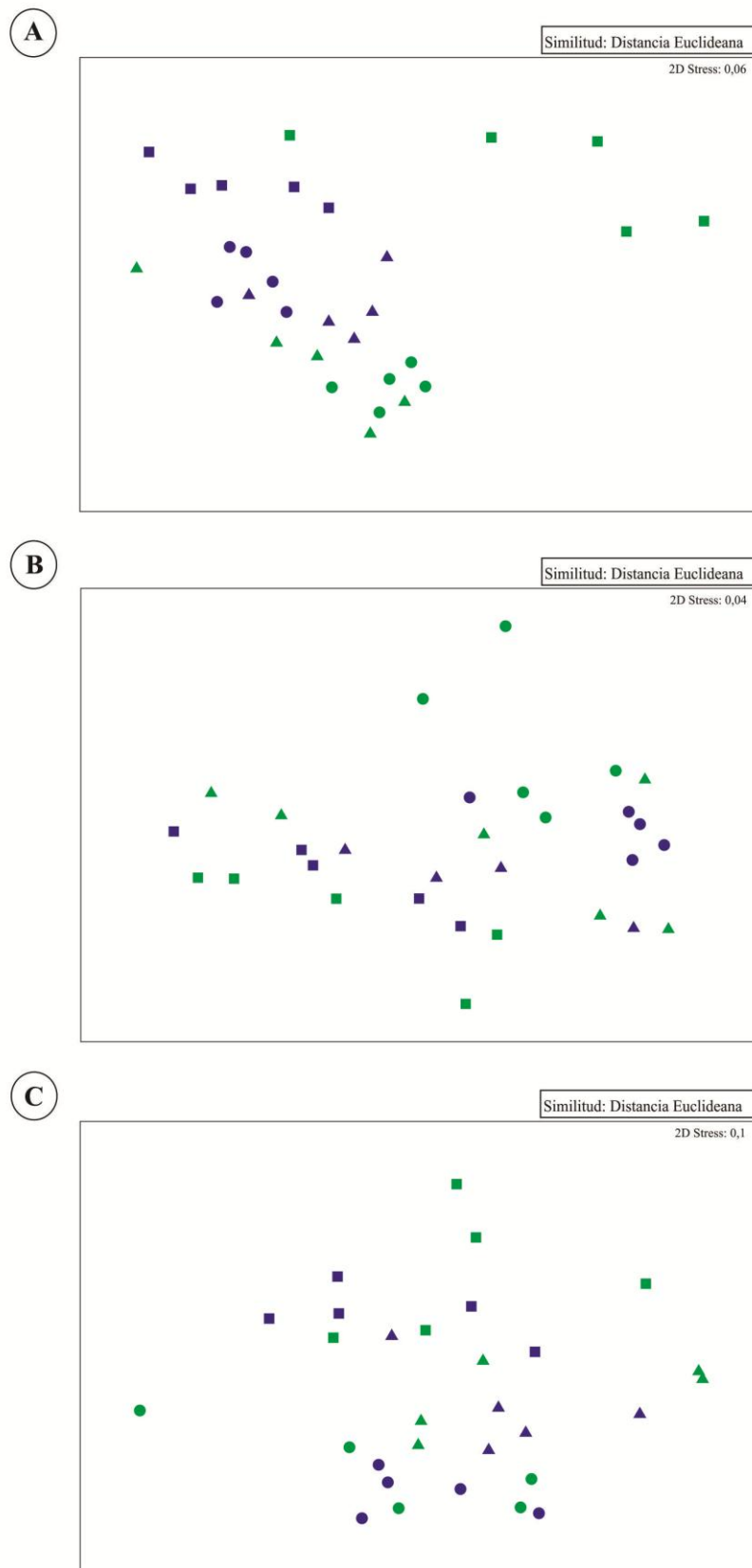
**Tabla 3.** Resultados del PERMANOVA de dos factores utilizando distancia Euclídeana, donde se evalúan diferencias en la composición del sedimento del lago LM entre estaciones del año y entre áreas del lago (gl= grados de libertad, O= otoño, I= Invierno, V= Verano). Valores resaltados en negrita indica valores de p significativos. \*indica comparación *a posteriori* para el factor *estación*.

Fuente de variación	gl	Pseudo-F	P (perm)	
Estación	2	8,1096	<b>0,0005</b>	
Área del lago	1	0,54045	0,5398	
EstaciónxÁrea del lago	2	1,8577	0,1527	
Residual	24			
Total	29			
<b>*Comparación</b>	<b>Estación</b>	<b>t</b>	<b>p (perm)</b>	
	O vs I	1,8695	<b>0,0485</b>	
	O vs V	2,0425	<b>0,0455</b>	
	I vs V	4,6047	<b>0,0001</b>	

**Tabla 4.** Resultados del PERMANOVA de dos factores utilizando distancia Euclideana, donde se evalúan diferencias en la composición del sedimento del lago LC entre estaciones del año y entre áreas del lago (gl= grados de libertad, O= otoño, I= Invierno, V= Verano). Valores resaltados en negrita indica valores de p significativos. \*indica comparación *a posteriori* para el factor *estación*.

<b>Fuente de variación</b>	<b>gl</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P (perm)</b>
Estación	2	7,2738	<b>0,0001</b>
Área del lago	1	1,1215	0,3144
EstaciónxÁrea del lago	2	1,0942	0,354
Residual	24		
Total	29		
<b>*Comparación</b>	<b>Estación</b>	<b>t</b>	<b>p (perm)</b>
	O vs I	2,2403	<b>0,0122</b>
	O vs V	2,6715	<b>0,0041</b>
	I vs V	3,1255	<b>0,0002</b>

**Figura 3.** NMDS de las variables físico-químicas entre estaciones y entre áreas del lago **A:** NR; **B:** LM; **C:** LC ( $\triangle$  = otoño,  $\circ$  = invierno y  $\square$  = verano, símbolos verde = litoral, símbolos azules = aguas abiertas).



### *Composición química del agua*

En general, los tres lagos estuvieron caracterizados por aguas neutras a alcalinas y muy duras, registrándose la mayor dureza y conductividad en LM (Tabla 6). A su vez, el tipo de agua de LM se caracterizó por ser clorurada sódica en las tres estaciones, mientras que en NR y LC varió entre bicarbonatadas sódicas y cloruradas sódicas, con mayor aporte de magnesio en algunos casos (Figura 4).

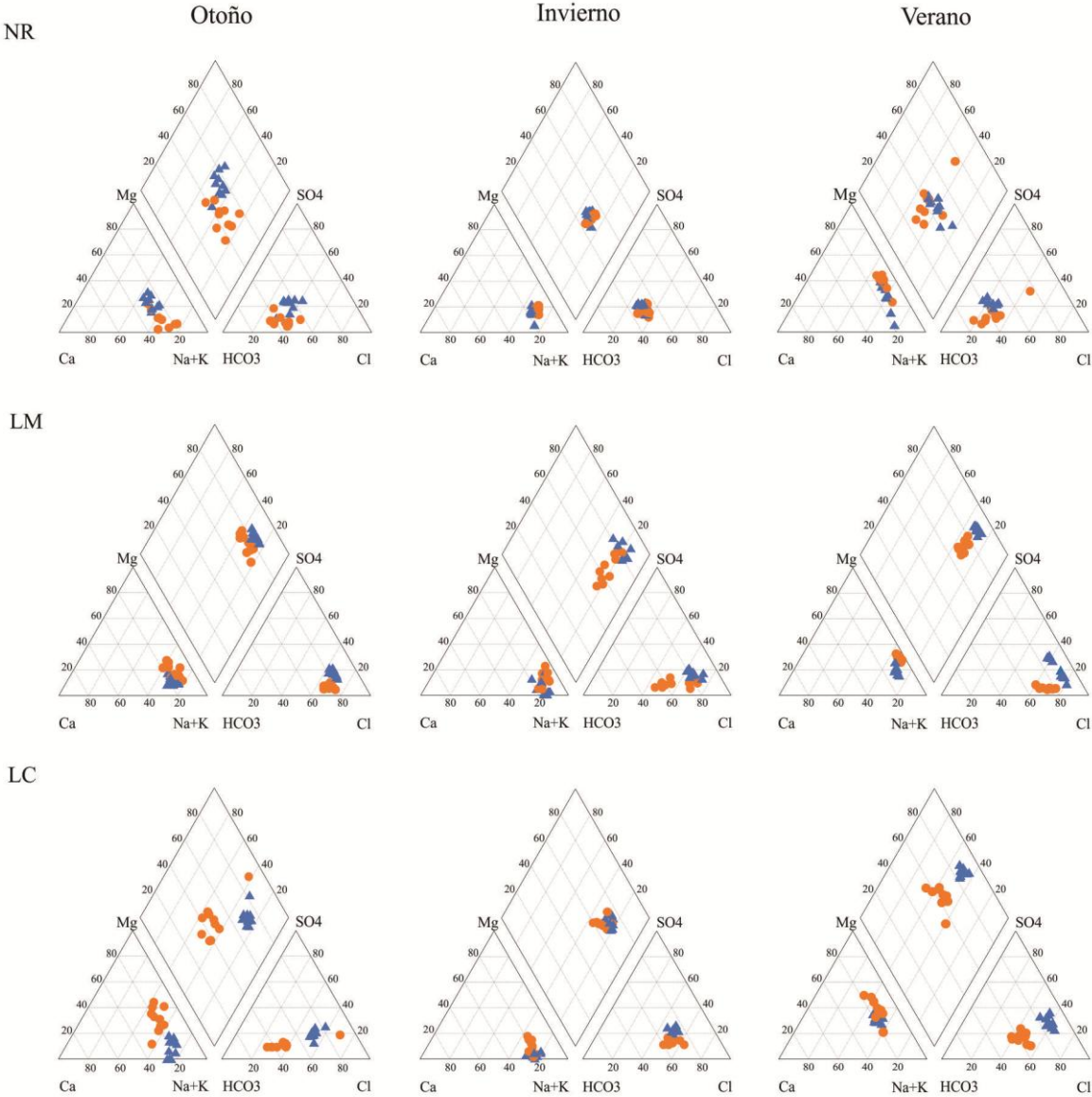
En los tres lagos las variables químicas medidas variaron estacionalmente ( $p= 0,0001$ ) y entre el agua proveniente del lago y la que queda retenida dentro del sedimento ( $p= 0,0001$ ), sin embargo no se observaron diferencias significativas entre LIT y AB ( $p>0,05$ ), excepto durante el verano en NR ( $p= 0,0229$ ) y LM ( $p= 0,0539$ ). Las interacciones de los factores fueron todas significativas, excepto en el caso de *AguaxÁrea del lago* en NR. Las comparaciones de dicha interacción en LM y LC mostraron que la composición química del agua del lago y la que queda retenida en los poros del sedimento varió entre LIT y AB en LM y sólo en el sedimento en LC (Tabla 7 a 9, Figura 5)

En el gráfico de ordenación del Análisis de Componentes Principales se reflejan claramente los resultados obtenidos en el PERMANOVA para los tres lagos estudiados (Figura 5). Se observa una clara separación de las estaciones así como el agua del lago del agua intersticial, con mayor concentración de carbonatos y pH más alto en el lago y mayor concentración de bicarbonatos y pH más bajo en el sedimento. Sin embargo no se observa una diferenciación clara entre LIT y AB, excepto en los casos puntuales mencionados anteriormente.

**Tabla 6.** Valores promedio (mg/l) de los iones medidos en el agua en los tres lagos NR, LM y LC (O= otoño, I= Invierno, V= Verano, Cond. = Conductividad, Cl<sup>-</sup> = cloro, CO<sub>3</sub><sup>-2</sup> = carbonatos, HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> = bicarbonatos, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> = nitratos, NO<sub>2</sub><sup>-</sup> = nitritos, SO<sub>4</sub><sup>-2</sup> = sulfatos, S<sup>-2</sup> = sulfuros, Fe<sup>+3</sup> = hierro total, Ca<sup>+2</sup> = calcio, Mg<sup>+2</sup> = magnesio, Na<sup>+</sup> = sodio y K<sup>+</sup> = potasio).

	NR			LM			LC		
	O	I	V	O	I	V	O	I	V
pH	8,14	8,11	8,52	8,52	8,37	8,62	7,96	7,91	8,39
CaCO <sub>3</sub>	-	254,1	457,8	-	902,6	1499,7	503,5	384,2	817,2
Cond. (uS/cm)	1183,9	1139,2	1138,7	7550	7438,7	6697,8	2221	2623	4004,6
CO <sub>3</sub> <sup>-2</sup>	12,8	2,8	26,1	111,1	137,9	108,6	0	0	69,8
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	414,3	511,5	747,3	1059,1	1126,4	948,4	801,5	596,3	944
Cl <sup>-</sup>	165,6	186,3	193,8	2057,4	1645,9	1894	439,9	595,6	957,6
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	-	12,4	32,6	163,3	96,9	28,9	50,9	12,2	23,9
NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	31	-	-	0,93	-	-	0,43	-	-
SO <sub>4</sub> <sup>-2</sup>	96,9	149,5	163	503,7	457	401,5	205,5	577,5	569,1
S <sup>-2</sup>	6,8	8	2,6	23,6	14,7	15,8	19,8	15,3	5,2
Fe <sup>+3</sup>	-	0,35	1,8	4,7	-	1,2	0,5	3,1	1,2
Ca <sup>+2</sup>	47,5	46,3	43	231,5	208,3	127,2	92	117,4	102,6
Mg <sup>+2</sup>	18,8	33,1	84,3	136,6	91,3	283,6	65,6	22,9	134,6
Na <sup>+</sup>	121,5	260,5	246,5	1140	1493,5	1406	341	469,3	340,5
K <sup>+</sup>	12,6	22,8	24,2	82,5	75,4	50,4	30,4	31,3	35,2

**Figura 4.** Diagrama de Piper mostrando el tipo de agua que caracteriza a los lagos. Los círculos anaranjados indican agua proveniente del sedimento mientras que los triángulos azules indican agua proveniente del lago.



**Tabla 7.** Resultados del PERMANOVA de tres factores utilizando distancia Euclideana, donde se evalúan diferencias en la composición del agua del lago NR entre estaciones del año, entre diferentes tipos de agua y entre áreas del lago (gl= grados de libertad, O= otoño, I= Invierno, V= Verano, LIT= litoral, AB= Aguas abiertas, L= agua del lago y S= agua retenida en los poros del sedimento). Valores resaltados en negrita indican valores de p significativos. <sup>1</sup>Indica comparación *a posteriori* del término interacción *EstaciónxAgua* para el factor *estación* y *agua* respectivamente. <sup>2</sup>Indica comparación *a posteriori* del término interacción *EstaciónxÁrea del lago* para el factor *estación* y *área del lago* respectivamente. <sup>3</sup>Indica comparación *a posteriori* del término interacción *EstaciónxAgua*x $\bar{A}$ rea para los factores *estación*, *agua* y *área del lago* respectivamente.

Fuente de variación	gl	Pseudo-F	p (perm)		
Estación	2	39,05	<b>0,0001</b>		
Agua	1	46,49	<b>0,0001</b>		
Área del lago	1	0,79	0,5673		
EstaciónxAgua	2	8,88	<b>0,0001</b>		
EstaciónxÁrea del lago	2	2,73	<b>0,0028</b>		
AguaxÁrea del lago	1	1,36	0,2162		
EstaciónxAgua\bar{A}rea del lago	2	1,83	<b>0,0505</b>		
Residual	48				
Total	59				
<b><sup>1</sup>Comparación</b>	<b>Estación</b>	<b>L</b>	<b>S</b>		
	O vs I	<b>0,0001</b>	<b>0,0002</b>		
	O vs V	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>		
	I vs V	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>		
	<b>Agua</b>	<b>O</b>	<b>I</b>	<b>V</b>	
	L vs S	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>	
<b><sup>2</sup>Comparación</b>	<b>Estación</b>	<b>LIT</b>	<b>AB</b>		
	O vs I	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>		
	O vs V	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>		
	I vs V	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>		
	<b>Área del lago</b>	<b>Otoño</b>	<b>Invierno</b>	<b>Verano</b>	
	LIT vs AB	0,1802	0,2043	<b>0,0229</b>	
<b><sup>3</sup>Comparación</b>	L-LIT	L-AB	S-LIT	S-AB	
	O vs I	<b>0,008</b>	<b>0,008</b>	<b>0,0095</b>	<b>0,0085</b>
	O vs V	<b>0,0083</b>	<b>0,0076</b>	<b>0,0093</b>	<b>0,0081</b>

I vs V	<b>0,0074</b>	<b>0,0092</b>	<b>0,009</b>	<b>0,0087</b>		
L vs S	O-LIT	O-AB	I-LIT	I-AB	V-LIT	V-AB
	<b>0,0089</b>	<b>0,0086</b>	<b>0,0083</b>	<b>0,009</b>	<b>0,0084</b>	<b>0,0076</b>
LIT vs AB	O-L	O-S	I-L	I-S	V-L	V-S
	0,1526	0,3247	0,1978	<b>0,0208</b>	<b>0,0073</b>	0,3143

**Tabla 8.** Resultados del PERMANOVA de tres factores utilizando distancia Euclideana, donde se evalúan diferencias en la composición del agua del lago LM entre estaciones del año, entre diferentes tipo de agua y entre áreas del lago (gl= grados de libertad, O= otoño, I= Invierno, V= Verano, LIT= litoral, AB= Aguas abiertas, L= agua del lago y S= agua retenida en los poros del sedimento). Valores resaltados en negrita indican valores de p significativos. <sup>1</sup>Indica comparación *a posteriori* del término interacción *EstaciónxAgua* para el factor *estación* y *agua* respectivamente. <sup>2</sup>Indica comparación *a posteriori* del término interacción *EstaciónxÁrea del lago* para el factor *estación* y *área del lago* respectivamente. <sup>3</sup>Indica comparación *a posteriori* del término interacción *AguaxÁrea del lago* para el factor *agua* y *área del lago* respectivamente. <sup>4</sup>Indica comparación *a posteriori* del término interacción *EstaciónxAgua x Área* para los factores *estación*, *agua* y *área del lago* respectivamente.

Fuente de variación	gl	Pseudo-F	p (perm)		
Estación	2	20,52	<b>0,0001</b>		
Agua	1	39,68	<b>0,0001</b>		
Área del lago	1	1,89	<b>0,0573</b>		
EstaciónxAgua	2	7,26	<b>0,0001</b>		
EstaciónxÁrea del lago	2	1,88	<b>0,0059</b>		
AguaxÁrea del lago	1	3,08	<b>0,0002</b>		
EstaciónxAgua x Área del lago	2	2,88	<b>0,0006</b>		
Residual	43				
Total	54				
<b><sup>1</sup>Comparación</b>	<b>Estación</b>	<b>L</b>	<b>S</b>		
	O vs I	<b>0,0001</b>	<b>0,0003</b>		
	O vs V	<b>0,0002</b>	<b>0,0001</b>		
	I vs V	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>		
	<b>Agua</b>	<b>O</b>	<b>I</b>	<b>V</b>	
	L vs S	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>	<b>0,0004</b>	
<b><sup>2</sup>Comparación</b>	<b>Estación</b>	<b>LIT</b>	<b>AB</b>		
	O vs I	<b>0,0003</b>	<b>0,0002</b>		
	O vs V	<b>0,0003</b>	<b>0,0002</b>		
	I vs V	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>		
	<b>Área del lago</b>	<b>O</b>	<b>I</b>	<b>V</b>	
	LIT vs AB	0,0731	0,2113	<b>0,0539</b>	
<b><sup>3</sup>Comparación</b>	<b>Agua</b>	<b>LIT</b>	<b>AB</b>		

	L vs S		<b>0,0001</b>		<b>0,0001</b>	
	<b>Área del lago</b>		<b>L</b>		<b>S</b>	
	LIT vs AB		<b>0,0018</b>		<b>0,0084</b>	
<b><sup>4</sup>Comparación</b>	L-LIT	L-AB	S-LIT	S-AB		
O vs I	<b>0,0082</b>	<b>0,0087</b>	<b>0,0447</b>	<b>0,0163</b>		
O vs V	<b>0,0078</b>	<b>0,0192</b>	<b>0,0232</b>	<b>0,0085</b>		
I vs V	<b>0,009</b>	<b>0,0199</b>	<b>0,0622</b>	<b>0,0078</b>		
L vs S	O-LIT	O-AB	I-LIT	I-AB	V-LIT	V-AB
	<b>0,008</b>	<b>0,0075</b>	<b>0,0067</b>	<b>0,0068</b>	<b>0,0305</b>	<b>0,0316</b>
LIT vs AB	O-L	O-S	I-L	I-S	V-L	V-S
	0,2863	<b>0,0477</b>	<b>0,0074</b>	0,2763	<b>0,0296</b>	0,0819

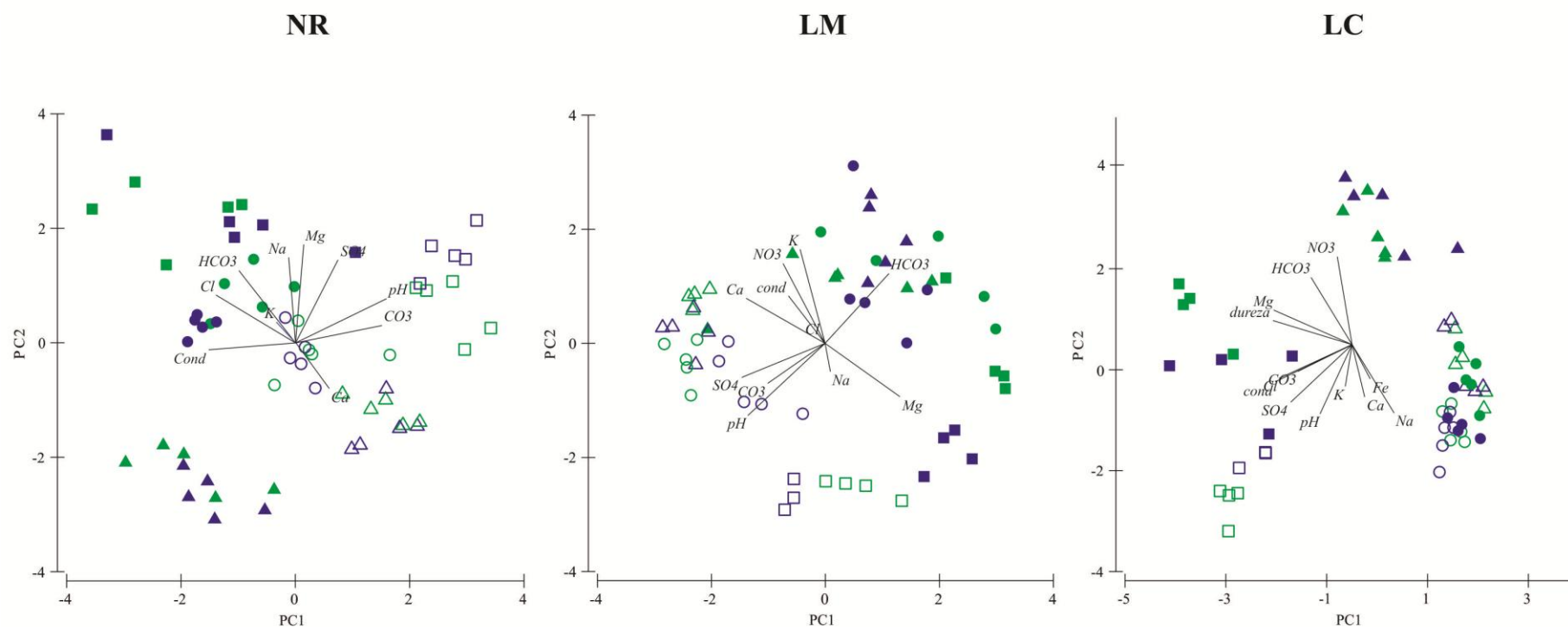
**Tabla 9.** Resultados del PERMANOVA de tres factores utilizando distancia Euclideana, donde se evalúan diferencias en la composición del agua del lago LC entre estaciones del año, entre diferentes tipo de agua y entre áreas del lago (gl= grados de libertad, O= otoño, I= Invierno, V= Verano, LIT= litoral, AB= Aguas abiertas, L= agua del lago y S= agua retenida en los poros del sedimento). Valores resaltados en negrita indican valores de p significativos. <sup>1</sup>Indica comparación *a posteriori* del término interacción *EstaciónxAgua* para el factor *estación* y *agua* respectivamente. <sup>2</sup>Indica comparación *a posteriori* del término interacción *EstaciónxÁrea del lago* para el factor *estación* y *área del lago* respectivamente. <sup>3</sup>Indica comparación *a posteriori* del término interacción *AguaxÁrea del lago* para el factor *agua* y *área del lago* respectivamente. <sup>4</sup>Indica comparación *a posteriori* del término interacción *EstaciónxAgua x Área* para los factores *estación*, *agua* y *área del lago* respectivamente.

Fuente de variación	gl	Pseudo-F	p (perm)		
Estación	2	49,19	<b>0,0001</b>		
Agua	1	33,85	<b>0,0001</b>		
Área del lago	1	1,57	0,1469		
EstaciónxAgua	2	11,09	<b>0,0001</b>		
EstaciónxÁrea del lago	2	2,30	<b>0,0053</b>		
AguaxÁrea del lago	1	3,07	<b>0,0045</b>		
EstaciónxAgua x Área del lago	2	3,80	<b>0,0001</b>		
Residual	44				
Total	55				
<b><sup>1</sup>Comparación</b>	<b>Estación</b>	<b>L</b>	<b>S</b>		
	O vs I	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>		
	O vs V	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>		
	I vs V	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>		
	<b>Agua</b>	<b>O</b>	<b>I</b>	<b>V</b>	
	L vs S	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>	
<b><sup>2</sup>Comparación</b>	<b>Estación</b>	<b>LIT</b>	<b>AB</b>		
	O vs I	<b>0,0001</b>	<b>0,0002</b>		
	O vs V	<b>0,0002</b>	<b>0,0001</b>		
	I vs V	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>		
	<b>Área del lago</b>	<b>O</b>	<b>I</b>	<b>V</b>	
	LIT vs AB	0,1694	0,0812	0,1114	
<b><sup>3</sup>Comparación</b>	<b>Agua</b>	<b>LIT</b>	<b>AB</b>		
	L vs S	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>		

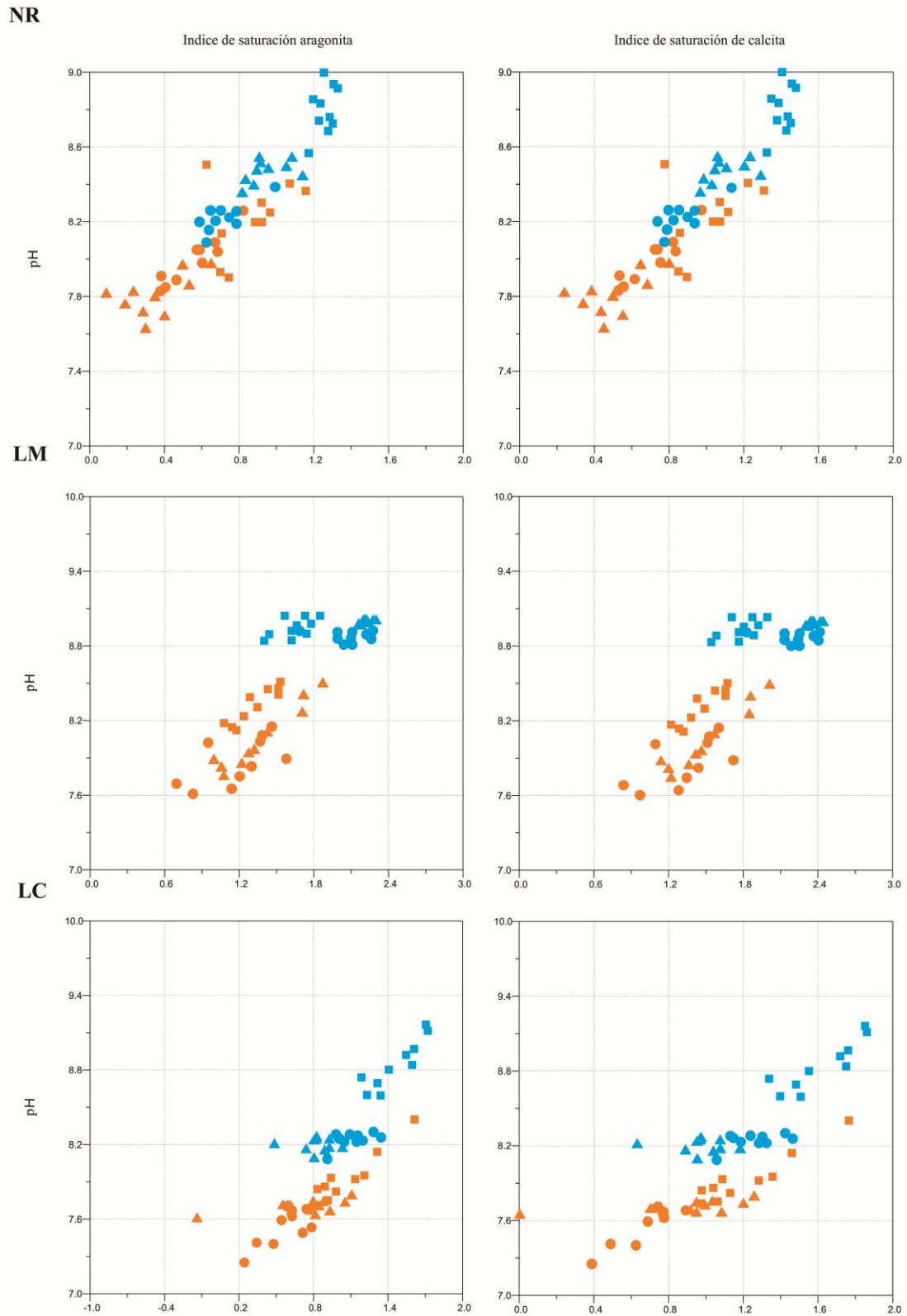
	Área del lago		L		S	
	LIT vs AB		0,1251		<b>0,0193</b>	
<b><sup>4</sup>Comparación</b>	L-LIT	L-AB	S-LIT		S-AB	
O vs I	<b>0,0093</b>	<b>0,0069</b>	<b>0,0082</b>		<b>0,01</b>	
O vs V	<b>0,0087</b>	<b>0,0081</b>	<b>0,0068</b>		<b>0,0093</b>	
I vs V	<b>0,0077</b>	<b>0,0064</b>	<b>0,0083</b>		<b>0,0091</b>	
L vs S	O-LIT	O-AB	I-LIT	I-AB	V-LIT	V-AB
	<b>0,009</b>	<b>0,0078</b>	<b>0,0074</b>	<b>0,0082</b>	<b>0,0283</b>	<b>0,029</b>
LIT vs AB	O-L	O-S	I-L	I-S	V-L	V-S
	0,4564	<b>0,0093</b>	<b>0,0149</b>	0,0655	<b>0,0279</b>	<b>0,0573</b>

En los tres lagos se puede observar que el índice de saturación de aragonita y calcita del agua proveniente de los sedimentos está más cerca del equilibrio o ligeramente subsaturado con respecto al  $\text{CaCO}_3$  asociada a pH más ácidos, mientras que el agua proveniente del lago con valores de pH más alcalinos se encuentra altamente sobresaturada. Además, se pudo observar que en otoño e invierno los índices de saturación de aragonita y calcita son más bajos que en verano, excepto en LM que se observó el patrón inverso en el agua del lago, no así en el agua intersticial (Figura 6). Todos los potenciales redox medidos en los sedimentos de los lagos indicaron ambientes reductores (Figura 7).

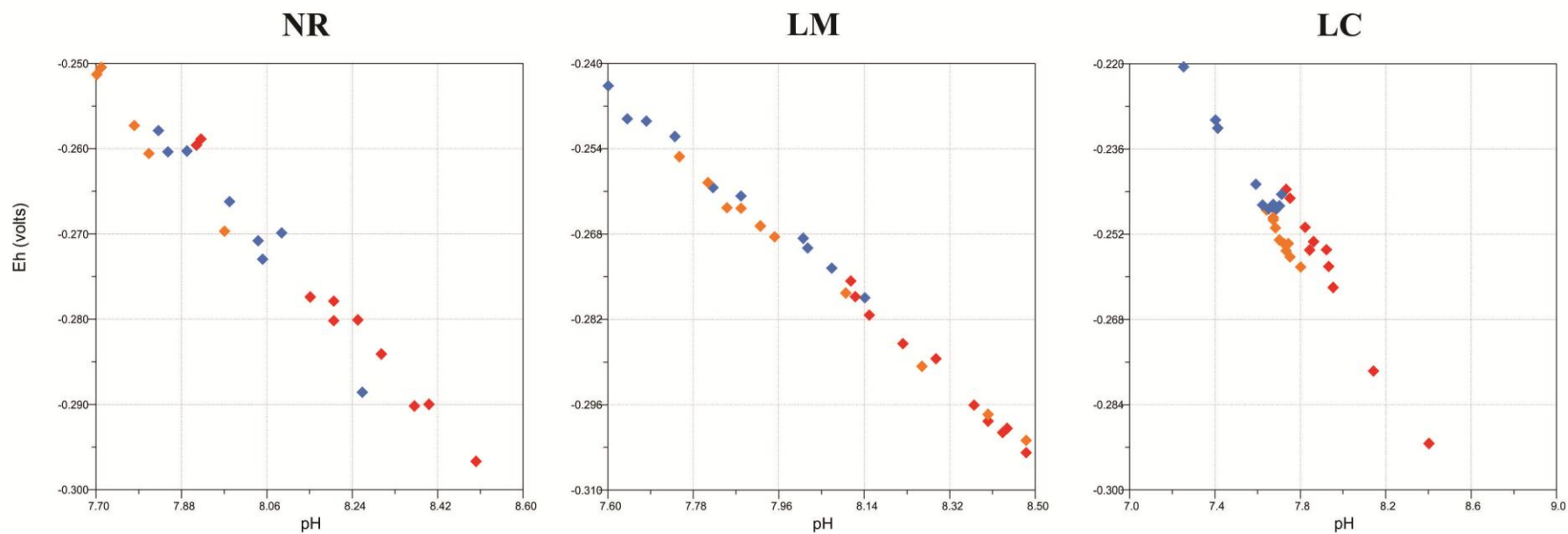
**Figura 5.** Diagrama de ACP de los tres lagos NR, LM y LC, que muestra el patrón multivariado de la composición química del agua del lago (símbolos huecos) y del agua proveniente del sedimento (símbolos rellenos), entre las estaciones (triángulo= otoño, círculo= invierno y cuadrado= verano), y entre LIT (color verde) y AB (color azul) (Cond.= conductividad, Cl= cloro, CO3= carbonatos, HCO3= bicarbonatos, NO3= nitratos, SO4= sulfatos, Fe= hierro total, Ca= calcio, Mg = magnesio, Na = sodio y K = potasio).



**Figura 6.** Diagrama de dispersión que muestra los índices de saturación de aragonita y calcita en función del pH del agua del lago (símbolos celestes) y del agua proveniente del sedimento (símbolos anaranjados) en otoño (triángulo), invierno (círculo) y verano (cuadrado) para los tres lagos: NR, LM y LC.



**Figura 7.** Diagrama de dispersión de los potenciales redox medidos en los sedimentos en función del pH en otoño (símbolo anaranjado), invierno (símbolo celeste) y verano (símbolo rojo) para los tres lagos: NR, LM y LC.



## DISCUSIÓN

Los tres lagos estudiados en la presente contribución exhibieron diferencias en las variables físico-químicas medidas en el sedimento, composición química del agua del lago y del agua intersticial, respondiendo mayormente a variaciones locales. Sin embargo, se pueden reconocer algunos patrones en común en los tres lagos. Por ejemplo, en los tres lagos las diferencias que se encontraron en el sedimento fueron principalmente estacionales, excepto en NR que también hubo diferencias entre LIT y AB. Todas las variables físico-químicas (pH, humedad, materia orgánica y carbonatos) fueron importantes para explicar las diferencias encontradas, aunque con diferente porcentaje de contribución. No hubo una única variable que explicara las diferencias por sí sola ya que las variables que se midieron en el sedimento estuvieron estrechamente relacionadas (como se explicó en la introducción). A pesar de ello se pudo ver que las diferencias estacionales se deben principalmente a la mayor concentración de materia orgánica y al pH más ácido registrado en las estaciones más cálidas (verano y otoño) y en el área litoral. En general, la mayor productividad de los lagos se produce durante las estaciones cálidas y dadas las características de los mismos, el área litoral es la fuente de mayor aporte de materia orgánica debido a que en ella se encuentra la mayor cantidad de vegetación con su fauna de macroinvertebrados asociada (González Sagrario y Ferrero, 2013). Además esto se relaciona con el pH, el cual disminuye como consecuencia de la degradación de la materia orgánica (Canfield y Raiswell, 1991; Cherns *et al.*, 2011) y con la mayor actividad microbiana que se registra en verano (Walker, 2001).

Como se explicó previamente, el área litoral es más productiva que la de aguas abiertas, patrón que se vio reflejado en las variables físico-químicas del sedimento sólo en NR. El hecho de que en LM y LC no se encontraran diferencias podría deberse a que estos lagos sufrieron una reducción en el área del cuerpo de agua como consecuencia de los ciclos de sequía-inundación característicos de la región (Quirós, 2005), provocando una pérdida de diferenciación entre compartimentos. Debido a su poca profundidad, la dinámica de los lagos pampeanos está fuertemente sujeta a las condiciones climáticas, y los volúmenes de precipitación y evaporación anual están dentro del mismo orden de magnitud que sus volúmenes hídricos (Fernández Cirelli y Miretzky, 2004). De hecho, los lagos exhiben considerables diferencias interanuales en su área entre períodos húmedos y secos (Bohn *et al.*, 2011; Diovisalvi *et al.*, 2014 y referencias incluídas allí). En el caso de NR, que fue el único lago que mostró diferencias entre el área litoral y de aguas abiertas, la presencia de una

compuerta que regula el nivel del agua (manteniéndolo estable) en el lago podría estar neutralizando el efecto climático en este cuerpo de agua.

LM resultó ser un lago con predominio absoluto de aguas cloruradas sódicas durante todo el año mientras que NR y LC variaron entre aguas bicarbonatadas y cloruradas dependiendo de la estación. La mayor conductividad y concentración de cloruro en LM durante todo el año, comparado con NR y LC que tuvieron menor conductividad y sólo presentaron mayor concentración de cloruro en verano, podría estar relacionada con la evaporación, régimen hidrológico y tipo de suelos sobre el cual se emplazan los lagos. Si bien la concentración de sales y por ende mayor conductividad se produciría como consecuencia de la evaporación en los tres lagos, LM y LC presentan cuerpos de agua cerrados mientras que NR posee arroyos tributarios que aportan agua dulce. Esto provocaría una desalinización y explicaría los valores más bajos de conductividad y menor concentración de cloruro en dicho lago. Por su parte, de acuerdo a las cartas de suelos desarrolladas por INTA, en LM se encuentra una serie de suelo denominada El Tordillo que no se encuentra en NR ni en LC. Dicho suelo presenta características similares al "suelo tipo" de esta serie que se encuentra descrito para una planicie amplia de antiguos canales de marea en la "Subregión Geomorfológica Llanura Marina de la Bahía de Samborombón". Esta serie representa sedimentos marinos arcillosos con alcalinidad sódica después de los 30 cm y levemente salino a partir de los 10 cm. Este tipo de sedimentos que en algún momento estuvieron estrechamente relacionados con el mar, junto con la evaporación y el régimen cerrado del lago podrían ser la causa de la mayor conductividad y concentración de cloruros en LM.

En los tres lagos las diferencias en las variables químicas fueron principalmente estacionales y entre el agua del lago e intersticial, excepto en NR y LM que también hubo diferencias entre LIT y AB en verano. Las diferencias estacionales estarían relacionadas con la mayor concentración de  $Mg^{+2}$ ,  $SO_4^{-2}$  y  $Cl^-$  durante el verano, probablemente como consecuencia de una concentración de los iones debido a la mayor evaporación que se produce en verano por las altas temperaturas. Por otro lado, las diferencias entre el agua del lago e intersticial estarían dadas principalmente por la mayor concentración de  $HCO_3^-$  en el agua intersticial y de  $CO_3^{-2}$  en el lago, que sería lo esperado dado la diferencia de pH entre los dos tipos de agua y a la variación de la concentración de las especies carbonatadas según el viraje de pH como se explicó en la introducción. La mayor concentración de materia orgánica en los sedimentos acidificaría el medio mediante la descomposición microbiana, generando un ambiente más ácido en el agua intersticial que en el agua del lago, provocando que el equilibrio de las especies carbonatadas vire hacia los  $HCO_3^-$  en el agua intersticial y hacia los

$\text{CO}_3^{-2}$  en el lago. Como resultado de esta diferencia los índices de saturación de aragonita y calcita se encuentran cercanos al equilibrio o ligeramente subsaturados en los sedimentos, mientras que el agua del lago se encuentra fuertemente saturada. Estas diferencias encontradas podría hacernos suponer que los restos carbonáticos podrían estar sufriendo mayor disolución en el sedimento debido a las características del agua intersticial, no siendo así en aquellos restos que se encuentran en contacto con la columna de agua del lago. Con respecto a la estacionalidad, dado que los carbonatos de calcio presentan mayor solubilidad a bajas temperaturas es de esperar que los índices de saturación sean más bajos durante las estaciones más frías (otoño e invierno) patrón que se vió reflejado claramente en NR, LC y en los sedimentos de LM.

Los valores negativos y de baja magnitud de los potenciales redox obtenidos en los sedimentos de los lagos estarían indicando ambientes altamente reductores. Bajo dichas condiciones la reducción del sulfato y metanogénesis sería factible que estuvieran ocurriendo, lo cual está avalado por la presencia de sulfuros en los sedimentos y observaciones de burbujeo en el campo posiblemente correspondiente a la liberación de gas metano, ambos productos de estas reacciones. Si bien la reducción del sulfato puede producir sobresaturación con respecto a calcita y aragonita debido a la adición de bicarbonato, en los estados iniciales de la reacción se produce subsaturación de carbonatos lo cual va a depender de la reacción de los sulfuros en solución para formar fases sólidas. Es decir, si los sulfuros no reaccionan los mismos se acumulan y la solución se acidifica, y viceversa (Canfield y Raiswell, 1991). Si bien la presencia de hierro en los sedimentos estaría indicando la posibilidad de que se combine con los sulfuros para formar óxidos de hierro (fase sólida), los cuales pueden reducirse posteriormente y así sortear las condiciones ácidas, el mismo se encuentra en muy bajas concentraciones (con valores promedio entre 1,08 y 2,96 mg/l). Con estas bajas concentraciones no se produciría suficiente óxidos de hierro que puedan ser reducidos y de esta manera no se alcanzaría la alcalinización necesaria para evitar la subsaturación de los carbonatos en el sedimento. Dicha alcalinización tampoco alcanzaría para neutralizar completamente la acidificación que se produce durante la metanogénesis debido a liberación de dióxido de carbono. Los índices de saturación cercanos al equilibrio o ligeramente subsaturado registrados en los sedimentos estarían evidenciando estos procesos.

## CONCLUSIONES

Los sedimentos de los lagos someros pampeanos resultaron ser ambientes altamente reductores indicando que la descomposición de la materia orgánica ocurre principalmente mediante la reducción del sulfato y metanogénesis, acidificando el medio y produciéndose subsaturación de carbonato de calcio en los sedimentos. Esto se vio reflejado en los índices de saturación de aragonita y calcita cercanos al equilibrio o ligeramente subsaturados, lo que nos lleva a suponer que los restos que se encuentran en los sedimentos pueden estar sujetos a disolución. No se espera que ocurra lo mismo en los restos que se encuentran en contacto con la columna de agua, la cual está fuertemente saturada.

LM resultó ser un lago con predominio absoluto de aguas cloruradas sódicas durante todo el año mientras que NR y LC variaron entre aguas bicarbonatadas y cloruradas dependiendo de la estación. La mayor conductividad y concentración de cloruro en LM durante todo el año, comparado con NR y, podría estar relacionada con la evaporación, régimen hidrológico y tipo de suelos (más salino) sobre el cual se emplazan los lagos.

## CAPÍTULO 2

### *Caracterización morfológica, mineralógica y mecánica de moluscos dulceacuícolas del sudeste bonaerense: Implicancias en el potencial de preservación*

#### INTRODUCCIÓN

Las conchas de los moluscos pueden ser consideradas como un material compuesto, formado por dos fases que son el carbonato de calcio cristalino en la forma de aragonita o calcita y una matriz orgánica formada mayoritariamente por fibras de proteínas. Ambas fases con un arreglo (o morfología) variado y distintivo (Zuschin *et al.*, 2003 y referencias incluídas allí). Comparado con los factores extrínsecos, la importancia de los factores intrínsecos en la preservación de los restos ha recibido relativamente menos atención (Lockwood y Work, 2006 y referencias incluídas allí). Sin embargo, en los últimos 15 años ha habido un aumento considerable en los trabajos que se focalizaron en el estudio de las características intrínsecas y su papel en el potencial de preservación, principalmente en ambientes marinos (Best y Kidwell, 2000b; Kidwell *et al.*, 2001; Zuschin y Stanton, 2001; Zuschin *et al.*, 2003; Nielsen 2004; Behrensmeyer *et al.*, 2005; Kidwell, 2005; Lockwood y Work, 2006; Best *et al.*, 2007). A partir de estos estudios se sabe que la composición mineralógica es uno de los factores que influye en la preservación de la parte inorgánica de las conchas, dado que la calcita es más estable que la aragonita. A su vez, la cantidad de magnesio que se deposita en la estructura cristalina del esqueleto de calcita afecta su estabilidad. La solubilidad de la calcita aumenta con el incremento del contenido de magnesio, por lo tanto la calcita rica en magnesio es menos estable que la calcita pobre en magnesio (Canfield y Raiswell, 1991; Tucker, 1991; Lockwood y Work, 2006). El contenido orgánico de la matriz esquelética de los moluscos también afecta la estabilidad de los mismos. Los moluscos con microestructuras ricas en contenido orgánico tienen menor potencial de preservación que los moluscos con microestructuras pobres en contenido orgánico (Glover y Kidwell, 1993; Lockwood y Work, 2006; Best *et al.*, 2007). Asimismo, la morfología (tamaño, forma, presencia de ornamentaciones) y el espesor de las partes duras también afectan la preservación. Las especies de tamaño pequeño y conchas más delgadas son menos resistentes y resultan más susceptibles a la fractura y posterior disolución y se destruyen rápidamente, teniendo menor potencial de preservación (Behrensmeyer *et al.*, 2005; Cooper *et al.*, 2006; Valentine *et al.*, 2006).

Las características mencionadas anteriormente (tamaño, forma, espesor, ornamentación, microestructura y contenido orgánico de la matriz) ejercen influencia en la resistencia a la rotura (*Crushing resistance*) de la concha, es decir a la capacidad de soportar una determinada carga (fuerza) y evitar su rotura. Es una adaptación al estrés y a la fuerza aplicada que sufre la valva y constituye un aspecto crucial en el control del inicio de la rotura o fragmentación (Zuschin y Stanton, 2001; Zuschin *et al.*, 2003; Barthelat *et al.*, 2009). Es importante diferenciar los parámetros utilizados comúnmente en los estudios de resistencia mecánica mencionados anteriormente, de los parámetros intrínsecos o propiedades del material (por ejemplo módulo elástico y, para materiales libres de defectos, la tensión o resistencia mecánica de la concha, *Shell strength*). La resistencia mecánica de la concha (*Shell strength*) puede ser definida como la máxima fuerza compresiva por área resistente (Tensión de rotura), que se necesita para romper la concha de un molusco y constituye una propiedad cuasi-intrínseca del material, que no depende del tamaño ni de la forma del mismo (Heifgot, 1979), pero sí de la cantidad de defectos inherentes o propios. Los fragmentos de moluscos son componentes importantes de muchos ensambles de muerte y ensambles fósiles y pueden proveer información valiosa de ambientes recientes y pasados. Sin embargo, la fragmentación es muy difícil de interpretar dado que puede tener un origen físico (principalmente en ambientes de alta energía) o biológico (principalmente en ambientes de baja energía). También ocurre luego de la muerte del organismo debido a la disolución, la abrasión y el transporte, aunque también se espera que ocurra por compactación (Zuschin y Stanton, 2001). La compactación afecta de dos maneras a los esqueletos mineralizados: Fractura de esqueletos rígidos (fractura frágil) debido a la presión de sobrecarga ejercida por el sedimento y deformación plástica que ocurre en esqueletos que han perdido rigidez, por ejemplo a través de la pérdida del contenido orgánico de la matriz (Zuschin *et al.*, 2003). Cualquiera sea la fuente de fragmentación, la misma estará controlada por la resistencia del material que dependerá al menos en parte de la resistencia de la concha (*Shell strength*).

Comparado con los ambientes marinos, los sistemas de agua dulce han recibido menos atención. La mayoría de los estudios llevados a cabo se focalizaron principalmente en cuestiones tafonómicas sin ahondar demasiado en las características intrínsecas (tamaño y espesor de la concha, composición mineralógica, contenido orgánico y resistencia a la rotura) de las diferentes especies de moluscos que podrían estar afectando su preservación (Cohen, 1989; Briggs *et al.*, 1990; Cummins, 1994; Brown *et al.*, 2005; Martello *et al.*, 2006; Kotzian y Simões, 2006; Nielsen *et al.*, 2008; Erthal *et al.*, 2011; 2015; Cristini y De Francesco, 2012; Tietze y De Francesco 2012; 2014; De Francesco *et al.*, 2013; Hassan *et al.* 2014). A pesar de

estos avances significativos, se desconoce hasta el momento cómo las características morfológicas, mineralógicas y mecánicas de los moluscos que habitan en los lagos someros del sudeste bonaerense podrían estar afectando la preservación de los mismos. El objetivo del presente capítulo es realizar una caracterización morfológica, mineralógica y mecánica de las distintas especies de moluscos que habitan la región y evaluar cómo afectan al potencial de preservación. En particular se realizará: 1- Medición de las variables morfológicas y estimación del tamaño mediante el cálculo del biovolumen, 2- Análisis de la composición mineralógica y contenido orgánico de la estructura calcárea y 3- Ensayos de resistencia a la rotura.

## MATERIALES Y MÉTODOS

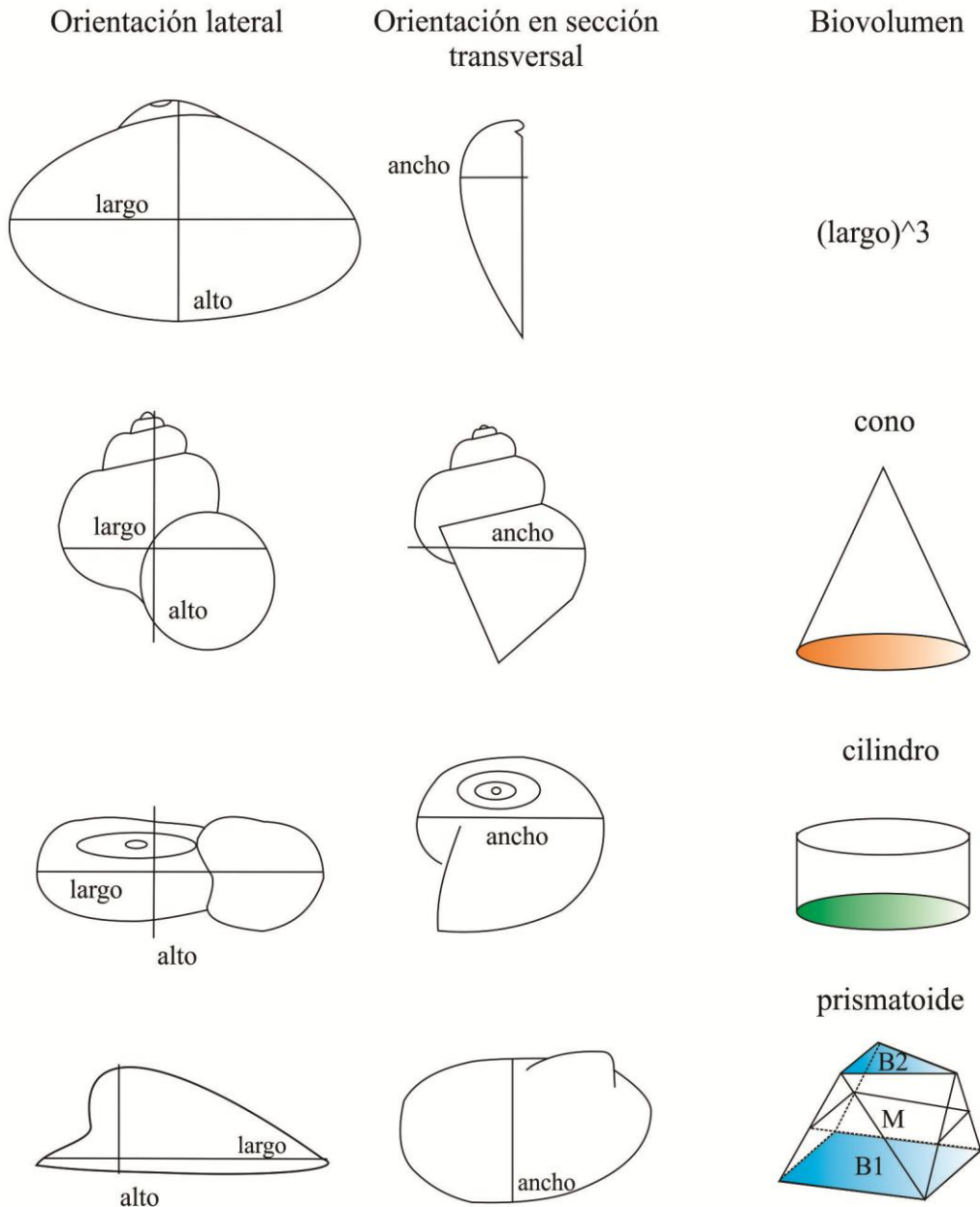
### *Tareas de campo y laboratorio*

El estudio se llevó a cabo con las especies de moluscos más representativas de los lagos someros del sudeste bonaerense: *Heleobia parchappii*, *Biomphalaria peregrina*, *Uncancylus concentricus*, *Musculium argentinum*, "*Physa acuta*", *Succinea meridionalis*, *Pomacea canaliculata* y *Heleobia australis* (para detalles ver Tietze y De Francesco, 2010). Si bien esta última es una especie que habita en ambientes estuáricos y no en agua dulce, ha sido hallada en los registros fósiles lacustres de la zona y de ahí la importancia de conocer también su potencial de preservación (De Francesco *et al.*, 2013). En el estudio también se incluyó a *Chilina parchappii*, un gasterópodo fluvial muy abundante en los arroyos y ríos de la región pampeana, pero que no ha sido registrado en lagos pampeanos (Tietze y de Francesco, 2010), por lo que resulta de interés analizar su potencial de preservación. Se recolectaron manualmente y con ayuda de un tamiz (0,5 mm de abertura de malla) 50 individuos vivos de cada especie de los tres lagos estudiados (NR, LM y LC) excepto *H. australis* que se recolectó en la laguna Mar Chiquita (Ver Figura 1 área de estudio) y *C. parchappii* que se recolectó de arroyos ubicados en la región de estudio, los cuales fueron tratados con mentol para poder extraer las partes blandas y recuperar el esqueleto calcáreo. Con el fin de realizar la caracterización mineralógica y estimar el contenido de materia orgánica se realizó la molienda de 20 individuos de cada especie con mortero de ágata (hasta alcanzar un tamaño de grano menor a 1 micrón). En el primer caso los moluscos fueron caracterizados por difracción de rayos X (DRX, Equipo PANalytical X'Pert PRO, 40kV, 40mA, corridas desde 5 a 90 (2 theta) de ángulo de Bragg, pasos de 0.02 grados, radiación Cu K $\alpha$ ), mientras que el contenido orgánico de la matriz de la concha se estimó mediante un Análisis termogravimétrico (TGA, Thermo Gravimetric Analyser, Shimadzu TGA 50H, en celda de platino con 19 mg de muestra, en aire sintético, desde temperatura ambiente hasta 1100 °C, a 10 °C por minuto). El análisis de difracción de rayos X es un método cualitativo e indirecto que permite hallar los compuestos presentes en una muestra. Está basado en la ley de difracción de Bragg, donde el haz de Rayos X difracta en la red cristalina del material y cada uno de los compuestos presentes en la muestra se exterioriza en un espectro característico (*fingerprint*). El análisis termogravimétrico, por otro lado, permite la determinación directa del porcentaje de material perdido ante el aumento de temperatura

gradual, pudiendo así analizarse los cambios de estado o los procesos de descomposición de las fases presentes en el material a analizar.

Por otra parte, a fin de estimar el biovolumen (como un indicador del tamaño del individuo), se tomaron las siguientes medidas: largo, ancho y alto de la concha sobre 30 individuos restantes de cada especie según Kosnik *et al.* (2006) (Figura 1). También se midió el espesor de la concha. Las medidas se realizaron con calibre digital Wembley CD-150 (resolución 0,01mm/0,0005'). Los individuos de todas las especies fueron pesados con balanza digital de precisión (+- 0,0001g). Por último, se realizaron los ensayos de rotura con equipo para ensayos universales Instron 2244 con celda de carga de 10KN, y con control por desplazamiento sobre los 30 individuos de cada especie. Se midió la carga aplicada a medida que se fue desplazando la travesa (elemento del equipo que comprime la muestra). En este ensayo se obtuvo la carga máxima de rotura (Pmax) de cada individuo.

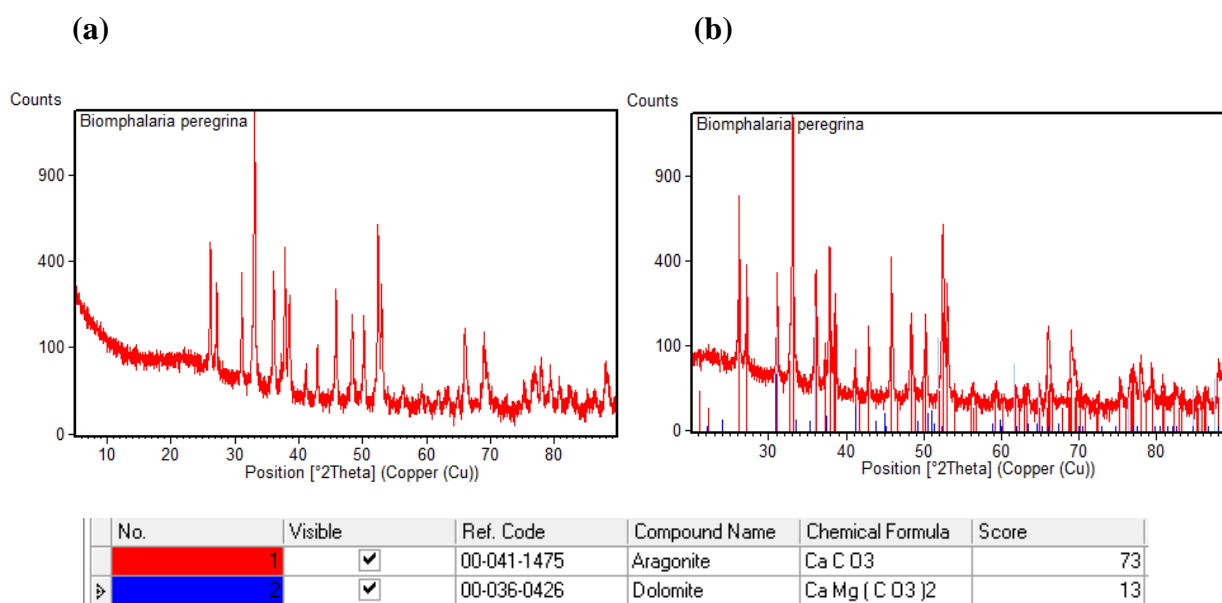
**Figura 1.** Diagrama de las conchas de cada especie indicando las medidas largo, ancho y alto utilizadas para calcular el biovolumen según las correspondientes figuras geométricas (B1= área de un rectángulo en la base ventral de la concha, M= área de un rectángulo a altura/2, B2= área de un rectángulo al ápex (se asume que B2=0)).



## Análisis de datos

El análisis de los espectros de difracción de rayos X (DRX) se realizó con un software de localización y asignación de picos (*X`Pert HighScore*) de los espectros adquiridos. Se muestra como ejemplo el espectro característico de una muestra de *Biomphalaria peregrina* (Figura 2). El programa citado localiza los picos más intensos de cada muestra y los compara con una base de datos mineralógica para obtener las diferentes posibles estructuras cristalinas y compuestos encontrados. Los datos se presentan de forma porcentual con el grado de concordancia con los patrones. Dado que se trata de un método cualitativo, el porcentaje mostrado no corresponde a la cantidad de compuesto detectado (e.g. aragonita) sino a la concordancia de la muestra problema con los datos de los patrones de la base de datos del programa.

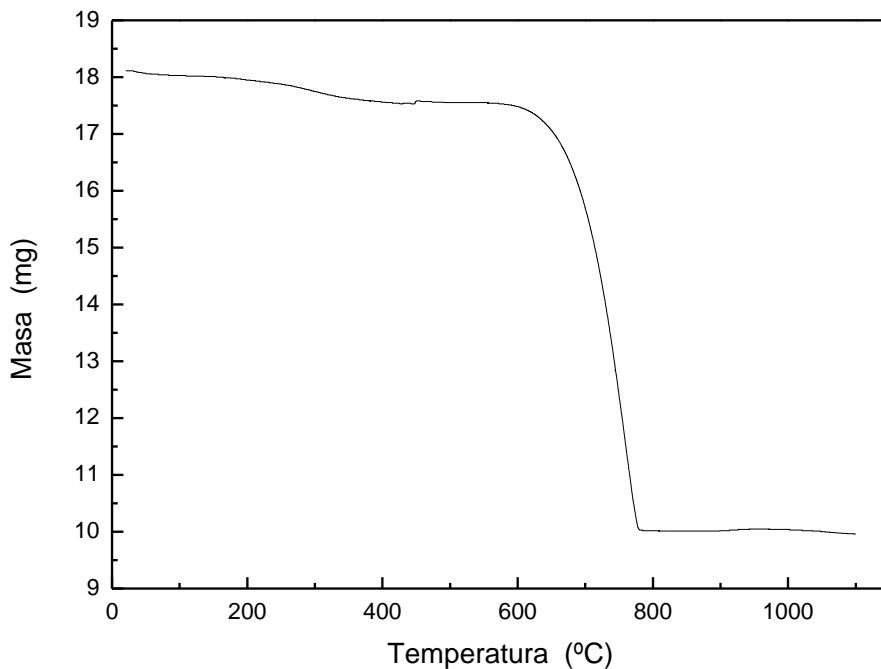
**Figura 2.** (a) Ejemplo del espectro característico de una muestra de *Biomphalaria peregrina*. Espectro barriendo ángulos de difracción (2 theta) desde 5 hasta 90 grados. (b) Los picos corresponden a los planos cristalinos difractados de los compuestos encontrados. Para cada compuesto se presentan entre 10 y 12 picos característicos, para los cuales se muestra coincidencia con los picos del espectro medido.



El porcentaje de materia orgánica se calculó mediante el análisis de las curvas termogravimétricas (TGA) de las conchas de los moluscos pulverizadas. De las curvas, como se muestra en la figura 3, se obtiene la masa inicial y la masa luego de la pérdida de materia orgánica, la que comienza a observarse alrededor de los 300 °C, con un cambio en la

pendiente de la curva. El siguiente escalón o descenso del peso es la descomposición del carbonato de calcio en óxido de calcio y dióxido de carbono.

**Figura 3.** Ejemplo de espectro de análisis termogravimétrico para la obtención de porcentaje de materia orgánica de la muestra de *Succinea meridionalis*.



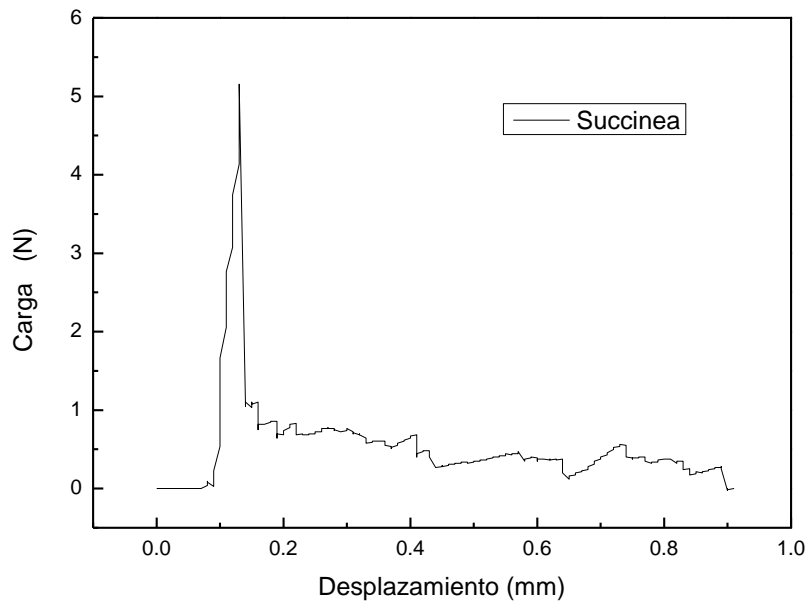
El biovolumen de los 30 individuos de cada especie se calculó a partir de la conversión de las medidas morfológicas a una forma cúbica conveniente mediante ecuaciones simples, siguiendo los criterios de Powell y Stanton (1985 y referencias incluidas allí). Para los gasterópodos el biovolumen se estimó a partir del volumen de un cono [ $Bv = \frac{1}{3} \pi (\text{largo}/2)^2 \cdot \text{altura}$ ] excepto para la lapa *Uncancylus concentricus* que se estimó a partir del volumen de un prismatoide [ $Bv = \frac{1}{6} (B1 + 4M + B2) \cdot \text{altura}$ ], y para el planórbido *Biomphalaria peregrina* cuyo biovolumen se estimó a partir del volumen de un cilindro [ $Bv = \pi (\text{largo}/2)^2 \cdot \text{altura}$ ]. Para la especie de bivalvo el biovolumen se estimó como el largo al cubo ( $Bv = \text{largo}^3$ ) (Powell y Stanton 1985 y referencias incluidas allí) (Figura 1). Para evaluar la correlación entre los parámetros morfológicos (largo, alto, ancho, espesor, peso y biovolumen) y la resistencia a la rotura (carga de rotura), se realizó un análisis de correlación no paramétrico de Spearman. Para visualizar la relación entre la carga de rotura y las variables morfológicas se realizaron gráficos de dispersión contrastando la carga de rotura con las

variables morfológicas. En el caso que todas las variables estuvieran correlacionadas con la carga de rotura en todas las especies, sólo se graficaron aquellos casos de interés puntual. Por ejemplo, en moluscos marinos se sabe que el espesor de la concha es la variable que más importancia tiene en la resistencia a la rotura (Zuschin y Stanton, 2001), por lo tanto resulta de particular interés estudiar lo que ocurre con esa misma variable en los moluscos dulceacuícolas.

La carga de rotura de las diferentes especies está relacionada con las características anatómicas y físicas de cada una (largo, ancho, alto, biovolumen, espesor, peso, etc). Dado que la resistencia de cada especie depende del área resistente (área de compactación proyectada) sobre la que se aplica la fuerza (carga de rotura), es necesaria la utilización de un parámetro del material como es la tensión de rotura (Carga dividido por el área proyectada). Esta es una propiedad intrínseca del material ya que no importa si la especie es de pequeño o gran tamaño. En este sentido resulta interesante comparar carga de rotura y tensión de rotura entre las diferentes especies por separado, y evaluar si los resultados obtenidos son similares o no. Para tal motivo se realizó en primer lugar un test no paramétrico de Mann-Whitney para evaluar diferencias en la carga de rotura y tensión de rotura entre las valvas derecha e izquierda de la especie de bivalvo *Musculium argentinum*. En segundo lugar, se compararon las cargas y tensiones de rotura entre todas las especies aplicando el test no paramétrico de Kruskal-Wallis utilizado para comparar dos o más muestras. En los casos que hubo diferencia significativa se realizaron tests *a posteriori* de Mann-Whitney utilizando la corrección de Bonferroni para múltiples comparaciones. Todos los análisis se realizaron a un nivel de significancia de  $\alpha = 0,05$ . Con el fin de visualizar los resultados se realizaron gráficos de barra. Todos los análisis y gráficos se realizaron utilizando el programa Past v 1.81 (Hammer *et al.*, 2008).

Los datos obtenidos de Carga vs desplazamiento de la travesa fueron graficados, obteniendo espectros como el que se muestra en la Figura 4. De cada muestra de cada especie se extrajo la carga máxima, correspondiente a la carga de rotura.

**Figura 4.** Ejemplo de carga vs desplazamiento de travesa para la especie *Succinea meridionalis*. El pico donde se observa la mayor carga es donde se considera la carga máxima de rotura ( $P_{max}$ ).



Para cada especie se calculó el volumen exacto utilizando la densidad de la aragonita (principal componente inorgánico de las muestras,  $2,95 \text{ g/cm}^3$ ) (MacDonald, 1956) y el peso de cada muestra. Este volumen es el volumen de material presente en cada muestra de cada especie. Para tomar un volumen que represente a cada especie, se utilizó el Volumen mediano ( $V_m$ ) que representa la mediana de todas las medidas de volúmenes, ya que el Volumen medio no resultó ser representativo dado que el coeficiente de variabilidad ( $CV = \text{Desviación Estandar} / \text{Valor medio}$ ) es mayor que 0,2 (Berenson y Levine, 1996). De cada una de las especies se estimó un área resistente característica según su forma como el área proyectada según el biovolumen estimado para cada especie. Para los gasterópodos el área resistente característica se estimó como el área del triángulo mayor de un cono ( $A = \text{Largoxalto}/2$ ), excepto para el caso de *Uncancylus concentricus* y el bivalvo *Musculium argentinum* que se estimó como el área de un elipse ( $A = \text{largo}/2 \times \text{ancho}/2 \times \pi$ ) y para *Biomphalaria peregrina*, que se estimó como el área de la base de un cilindro ( $A = \pi r^2$ ) (Figura 1). Las especies se colocaron en su posición de máxima estabilidad en cuanto a sus apoyos (máxima superficie apoyada), en este caso dicha posición correspondió con la abertura hacia abajo y se estimó dicha proyección.

El método empírico-estadístico de Weibull es un método comúnmente utilizado para determinar la resistencia o tensión de rotura de materiales frágiles asumiendo: que el material es isotrópico y estadísticamente homogéneo, y que la propagación de un defecto crítico en la

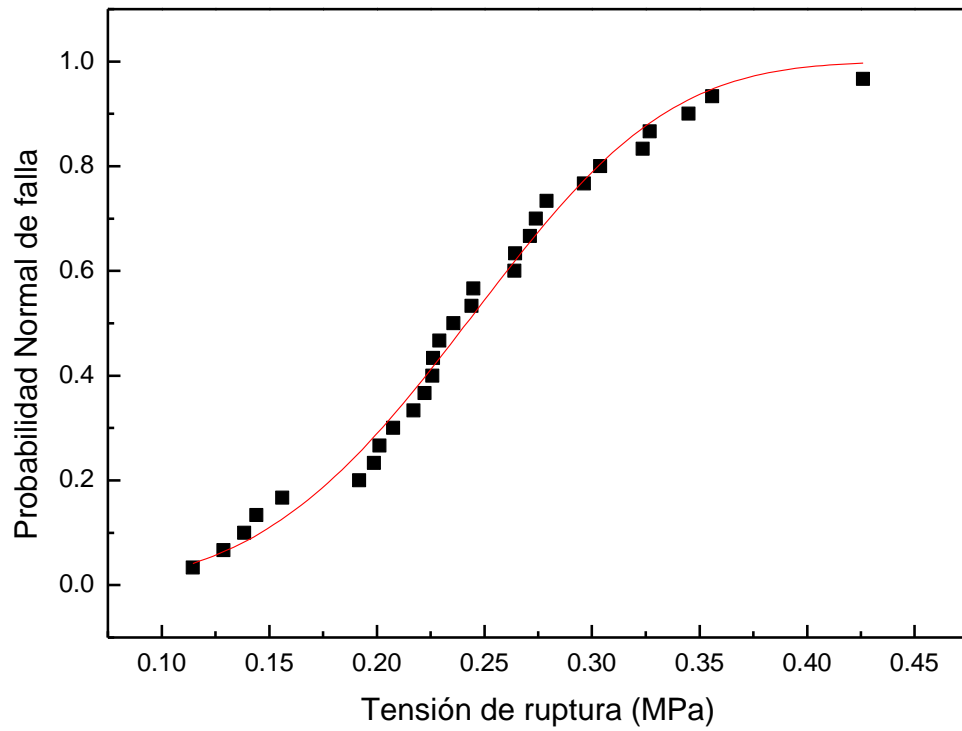
muestra lleva a la falla catastrófica de la misma (fractura frágil). Esta segunda suposición está basada en la idea del “eslabón más débil de la cadena”, donde la propagación de un defecto lleva a la falla catastrófica de toda la pieza (Jayatilaka, 1979). Algunos autores han utilizado el método estadístico de falla por fractura frágil de Weibull como forma de caracterizar la rotura de ciertas especies (Lin *et al.*, 2006), pero ciertamente no aplicado a comparar diferentes especies en un mismo ecosistema de una forma sistemática. Cuando se compara la resistencia del material de forma estadística, el parámetro  $\sigma_0$  de Weibull resulta un indicador de la tensión mínima que soporta el material para que su falla esté en un 63,8% de probabilidad que ocurra el fenómeno (parámetro estadístico), y puede tomarse como un parámetro de estandarización o comparación entre las diferentes especies. El módulo de Weibull  $m$  indica si el valor obtenido de rotura es más o menos confiable, indicando con valores mayores que la distribución de tensiones es más angosta.

Para este análisis de fractura de las conchas se utilizó la tensión de rotura ( $\sigma$ ) la cual fue calculada dividiendo la carga de fractura por el área proyectada para cada muestra. Para calcular la tensión normal  $\sigma$  y el módulo de probabilidad de fractura de Weibull  $m$ , se estimó la probabilidad de encontrar un defecto en un volumen dado. Se utilizó como estimador la Probabilidad Normal  $P_{nf} = (i-0.5) / N$ , siendo  $i$  la numeración de las  $N$  muestras, y  $N$  el número total de muestras. Se consideró que este tipo de muestras frágiles no presentan un umbral de rotura, por lo que la probabilidad de falla se presenta como:

$$P_{nf} = 1 - \exp\left[-\frac{V_m}{V_p} \left(\frac{\sigma}{\sigma_0}\right)^m\right]$$

Donde  $V_m$  es el volumen mediano de cada especie,  $V_p$  es el menor volumen de cada especie,  $\sigma$  es la tensión de rotura,  $\sigma_0$  es un parámetro de normalización o estandarización de la tensión con un 63,8% de probabilidad que ocurra el fenómeno, y  $m$  es el coeficiente de Weibull de fractura. Para cada especie se obtuvieron curvas como la que se muestra en la Figura 5, y se ajustaron los valores  $\sigma_0$  y  $m$  con la ecuación anterior.

**Figura 5.** Ejemplo de curvas de la probabilidad normal de falla vs la tensión de rotura.



A partir de las curvas graficadas y de las estimaciones, se pudieron obtener los parámetros característicos para las diferentes especies, con su correspondiente error.

## RESULTADOS

Todas las especies estuvieron principalmente compuestas de aragonita aunque, en algunos casos, se registró dolomita, calcita y silicato de calcio en menor porcentaje (Tabla 1). La materia orgánica de la matriz esquelética varió entre 1,58% y 4,24%, correspondiendo el valor más bajo a *Heleobia parchappii* fósil y el más alto a *Succinea meridionalis* (4,24%) (Tabla 1). El biovolumen varió entre 3,35 y 2,01E+4 mm<sup>3</sup>, correspondiendo el tamaño más pequeño a *H. australis* y el más grande a *P. canaliculata*, mientras que el espesor varió entre 0,07 y 0,30 mm, correspondiendo la concha más delgada a *U. concentricus* y la más gruesa a *P. canaliculata* (Tabla 2).

**Tabla 1.** Composición cristalográfica (% concordancia con patrón) y porcentaje de materia orgánica de las especies de moluscos estudiadas.

Especie	Aragonita	Dolomita	Calcita	Silicato de calcio	Materia orgánica
<i>Heleobia parchappii</i>	61	-	-	-	2,12
<i>Biomphalaria peregrina</i>	75	-	-	-	2,59
<i>Uncancylus concentricus</i>	53	-	-	-	3,06
<i>Succinea meridionalis</i>	57	-	-	-	4,24
" <i>Physa acuta</i> "	59	10	-	-	1,92
<i>Chilina parchappii</i>	50	12	-	23	2,42
<i>Pomacea canaliculata</i>	64	18	-	-	2,1
<i>Musculium argentinum</i>	48	7	-	-	3,09
<i>Heleobia australis</i>	69	-	-	-	1,87
<i>H. parchappii</i> fósil	49	22	4	-	1,58

**Tabla 2.** Valores promedio de las variables morfológicas medidas en las especies de moluscos. Los valores entre paréntesis indican el desvío estándar.

<b>Especie</b>	<b>Largo (mm)</b>	<b>Ancho (mm)</b>	<b>Alto (mm)</b>	<b>Espesor (mm)</b>	<b>Biovolumen (mm<sup>3</sup>)</b>	<b>Peso (g)</b>
<i>Heleobia parchappii</i>	2,35 (0,24)	2,19 (0,2)	5,35 (0,57)	0,11 (0,02)	7,93 (2,18)	0,003 (0,001)
<i>Biomphalaria peregrina</i>	8,22 (1,64)	7,01 (1,47)	3,33 (0,49)	0,14 (0,04)	192,7 (101,2)	0,03 (0,02)
<i>Uncancylus concentricus</i>	9,18 (0,98)	5,32 (0,59)	2,47 (0,27)	0,07 (0,01)	49,08 (14,2)	6,6E-3 (2E-3)
<i>Succinea meridionalis</i>	5,67 (0,73)	4,41 (0,57)	10,86 (1,41)	0,12 (0,04)	95,9 (37,6)	0,03 (0,01)
“ <i>Physa acuta</i> ”	5,21 (0,64)	4,49 (0,57)	9,15 (1,11)	0,11 (0,02)	67,7 (26,7)	0,017 (0,007)
<i>Chilina parchappii</i>	7,89 (0,96)	6,79 (0,84)	15,1 (1,83)	0,23 (0,06)	256,6 (97,4)	0,11 (0,03)
<i>Pomacea canaliculata</i>	40,14 (3,67)	32,7 (2,89)	46,6 (4,12)	0,39 (0,12)	2,01E+4 (5,23E+3)	3,5 (1,11)
<i>Musculium argentinum</i> VI	5,96 (1,15)	1,54 (0,3)	4,9 (0,89)	0,11 (0,02)	234,6 (129,6)	3,95E-3 (2,42E-3)
<i>Musculium argentinum</i> VD	5,96 (1,15)	1,52 (0,31)	4,9 (0,89)	0,11 (0,02)	234,6 (129,6)	3,81E-3 (2,41E-3)
<i>Heleobia australis</i>	1,84 (0,16)	1,74 (0,15)	3,69 (0,42)	0,14 (0,02)	3,35 (0,95)	4,3E-3 (1,59E-3)

En todas las especies las variables morfológicas (largo, ancho, alto, espesor, peso y biovolumen) estuvieron correlacionadas entre sí. La carga de rotura se correlacionó con todas las variables morfológicas, excepto en *H. parchappii*, *C. parchappii* y *U. concentricus*, donde sólo se correlacionó con el peso en los dos primeros casos, y con el peso, largo y ancho en el último caso (Tabla 3, Figura 6). En la Figura 6 también se puede observar la especie estuárica *H. australis* que mostró correlación con el espesor de la concha al igual que otras especies que no se muestran en la figura (ver Tabla 3).

**Tabla 3.** Análisis de correlación de Spearman para las variables morfológicas y resistencia de rotura (carga). De las especies estudiadas. Valores en negrita indican valores significativos  $p < 0,05$ .

	Largo	Ancho	Alto	Espesor	Biovolumen	Peso	Carga
<i>Heleobia parchappii</i>							
Largo	1						
Ancho	<b>0,80</b>	1					
Alto	<b>0,61</b>	<b>0,85</b>	1				
Espesor	0,23	<b>0,35</b>	<b>0,39</b>	1			
Biovolumen	<b>0,97</b>	<b>0,88</b>	<b>0,77</b>	0,34	1		
Peso	<b>0,56</b>	<b>0,83</b>	<b>0,83</b>	<b>0,33</b>	<b>0,69</b>	1	
Carga	-0,03	0,22	0,15	0,03	0,005	<b>0,51</b>	1
<i>Biomphalaria peregrina</i>							
Largo	1						
Ancho	<b>0,98</b>	1					
Alto	<b>0,89</b>	<b>0,86</b>	1				
Espesor	<b>0,59</b>	<b>0,56</b>	<b>0,6</b>	1			
Biovolumen	<b>0,99</b>	<b>0,97</b>	<b>0,93</b>	<b>0,63</b>	1		
Peso	<b>0,91</b>	<b>0,90</b>	<b>0,84</b>	<b>0,74</b>	<b>0,9</b>	1	
Carga	<b>0,54</b>	<b>0,5</b>	<b>0,56</b>	<b>0,6</b>	<b>0,54</b>	<b>0,74</b>	1
<i>Uncancylus concentricus</i>							
Largo	1						
Ancho	<b>0,74</b>	1					
Alto	<b>0,74</b>	<b>0,62</b>	1				
Espesor	0,15	<b>0,41</b>	0,27	1			
Biovolumen	<b>0,85</b>	<b>0,79</b>	<b>0,9</b>	0,32	1		
Peso	<b>0,88</b>	<b>0,77</b>	<b>0,85</b>	0,34	<b>0,9</b>	1	
Carga	<b>0,35</b>	<b>0,36</b>	0,14	0,05	0,26	<b>0,47</b>	1
<i>Succinea meridionalis</i>							
Largo	1						
Ancho	<b>0,93</b>	1					
Alto	<b>0,94</b>	<b>0,94</b>	1				
Espesor	0,26	<b>0,35</b>	0,34	1			
Biovolumen	<b>0,99</b>	<b>0,95</b>	<b>0,96</b>	0,3	1		
Peso	<b>0,89</b>	<b>0,88</b>	<b>0,9</b>	<b>0,49</b>	<b>0,9</b>	1	
Carga	<b>0,67</b>	<b>0,72</b>	<b>0,72</b>	0,3	<b>0,69</b>	<b>0,84</b>	1
<i>Physa acuta</i>							
Largo	1						
Ancho	<b>0,93</b>	1					
Alto	<b>0,88</b>	<b>0,93</b>	1				
Espesor	<b>0,6</b>	<b>0,6</b>	<b>0,55</b>	1			
Biovolumen	<b>0,98</b>	<b>0,95</b>	<b>0,93</b>	<b>0,55</b>	1		
Peso	<b>0,86</b>	<b>0,84</b>	<b>0,82</b>	<b>0,73</b>	<b>0,83</b>	1	
Carga	<b>0,64</b>	<b>0,66</b>	<b>0,58</b>	<b>0,7</b>	<b>0,6</b>	<b>0,86</b>	1

---

*Chilina parchappii*

<b>Largo</b>	1						
<b>Ancho</b>	<b>0,97</b>	1					
<b>Alto</b>	<b>0,9</b>	<b>0,92</b>	1				
<b>Espesor</b>	0,07	0,007	-0,12	1			
<b>Biovolumen</b>	<b>0,98</b>	<b>0,98</b>	<b>0,94</b>	0,008	1		
<b>Peso</b>	<b>0,86</b>	<b>0,85</b>	<b>0,84</b>	0,17	<b>0,86</b>	1	
<b>Carga</b>	0,07	0,09	0,07	0,07	0,1	<b>0,42</b>	1

*Pomacea canaliculata*

<b>Largo</b>	1						
<b>Ancho</b>	<b>0,92</b>	1					
<b>Alto</b>	<b>0,94</b>	<b>0,89</b>	1				
<b>Espesor</b>	0,24	0,11	0,22	1			
<b>Biovolumen</b>	<b>0,99</b>	<b>0,92</b>	<b>0,96</b>	0,24	1		
<b>Peso</b>	<b>0,9</b>	<b>0,79</b>	<b>0,86</b>	<b>0,46</b>	<b>0,89</b>	1	
<b>Carga</b>	<b>0,62</b>	<b>0,5</b>	<b>0,53</b>	<b>0,49</b>	<b>0,59</b>	<b>0,77</b>	1

*Musculium argentinum* VI

<b>Largo</b>	1						
<b>Ancho</b>	<b>0,98</b>	1					
<b>Alto</b>	<b>0,98</b>	<b>0,98</b>	1				
<b>Espesor</b>	<b>0,86</b>	<b>0,84</b>	<b>0,84</b>	1			
<b>Biovolumen</b>	<b>1</b>	<b>0,98</b>	<b>0,98</b>	<b>0,86</b>	1		
<b>Peso</b>	<b>0,98</b>	<b>0,98</b>	<b>0,98</b>	<b>0,87</b>	<b>0,98</b>	1	
<b>Carga</b>	<b>0,94</b>	<b>0,54</b>	<b>0,5</b>	0,32	<b>0,44</b>	<b>0,52</b>	1

*Musculium argentinum* VD

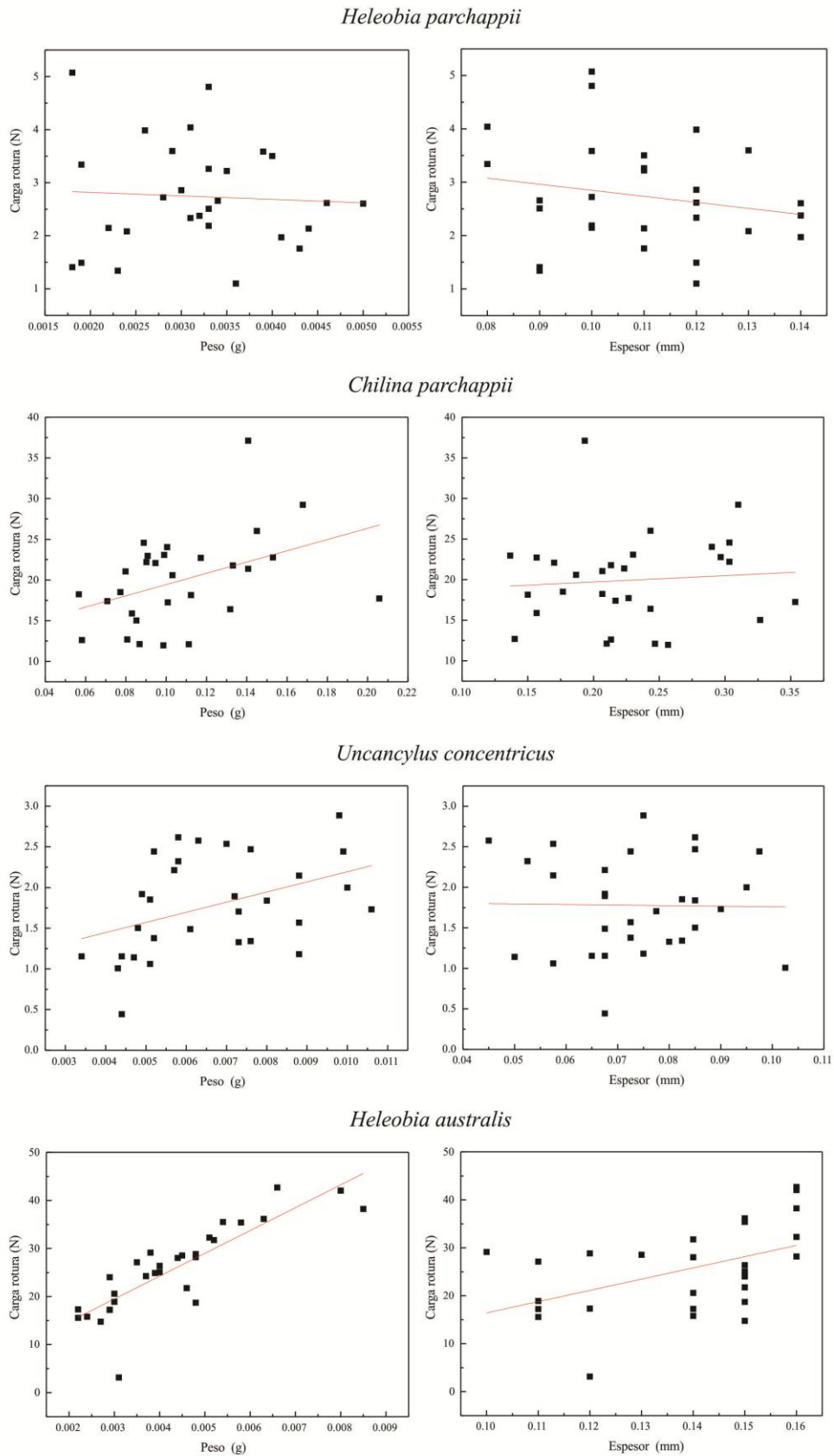
<b>Largo</b>	1						
<b>Ancho</b>	<b>0,96</b>	1					
<b>Alto</b>	<b>0,98</b>	<b>0,97</b>	1				
<b>Espesor</b>	<b>0,88</b>	<b>0,84</b>	<b>0,85</b>	1			
<b>Biovolumen</b>	<b>1</b>	<b>0,96</b>	<b>0,98</b>	<b>0,88</b>	1		
<b>Peso</b>	<b>0,98</b>	<b>0,97</b>	<b>0,98</b>	<b>0,89</b>	<b>0,98</b>	1	
<b>Carga</b>	<b>0,52</b>	<b>0,54</b>	<b>0,53</b>	<b>0,63</b>	<b>0,52</b>	<b>0,59</b>	1

*Heleobia australis*

<b>Largo</b>	1						
<b>Ancho</b>	<b>0,95</b>	1					
<b>Alto</b>	<b>0,82</b>	<b>0,79</b>	1				
<b>Espesor</b>	<b>0,54</b>	<b>0,57</b>	<b>0,67</b>	1			
<b>Biovolumen</b>	<b>0,97</b>	<b>0,92</b>	<b>0,92</b>	<b>0,57</b>	1		
<b>Peso</b>	<b>0,9</b>	<b>0,92</b>	<b>0,83</b>	<b>0,62</b>	<b>0,9</b>	1	
<b>Carga</b>	<b>0,79</b>	<b>0,8</b>	<b>0,75</b>	<b>0,49</b>	<b>0,8</b>	<b>0,88</b>	1

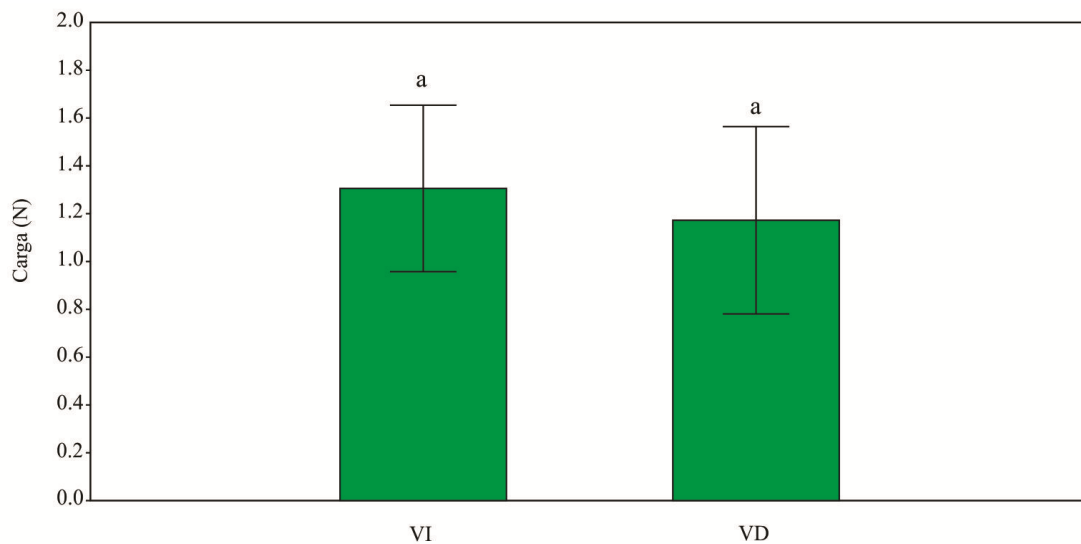
---

**Figura 6.** Gráficos de dispersión donde se compara la carga de rotura (N) vs el peso (g) y el espesor (mm) para las especies *Heleobia parchappii*, *Chilina parchappii*, *Uncancylus concentricus* y *Heleobia australis*.



No hubo diferencias significativas en la carga de rotura entre las valvas derecha e izquierda de *M. argentinum* ( $p = 0,43$ ) (Figura 7). Por el contrario, hubo diferencias entre las cargas de rotura ( $p= 4 \times 10^{-41}$ ) de las demás especies, siendo *P. canaliculata* la que presentó el mayor valor, seguida por *H. australis* y *C. parchappii*. Los tests *a posteriori* mostraron diferencias significativas entre todas las especies, excepto en algunos casos que mostraron la misma carga (ver Tabla 4, Figura 8).

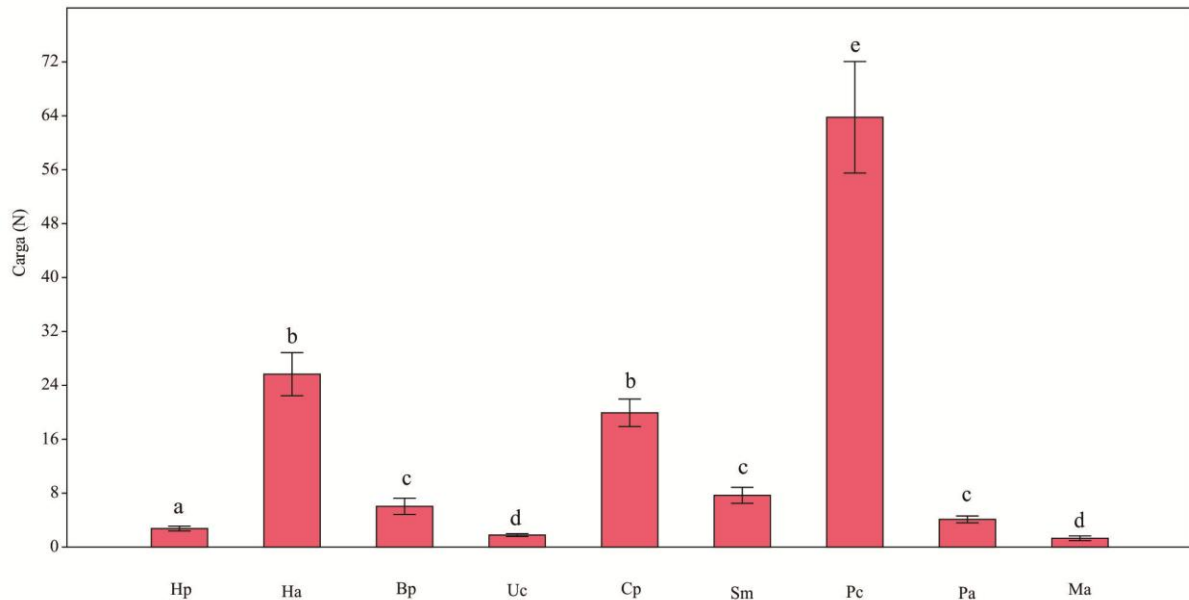
**Figura 7.** Gráfico de barra donde se muestra la carga de rotura de la valva izquierda (VI) y valva derecha (VD) de *Musculium argentinum*. La misma letra indica que no hubo diferencia significativa.



**Tabla 4.** Resultados del test de Kruskal-Wallis donde se evaluaron diferencias en la resistencia a la rotura (carga) entre las diferentes especies. \* Comparaciones *a posteriori* utilizando el test de Mann-Whitney. Hp = *Heleobia parchappii*, Bp= *Biomphalaria peregrina*, Uc= *Uncancylus concentricus*, Sm= *Succinea meridionalis*, Pa= "*Physa acuta*", Cp= *Chilina parchappii*, Ma= *Musculium argentinum* y Ha= *Heleobia australis*. Valores en negrita indican valores de p significativos.

<b>Test Kruskal-Wallis</b>	H(chi2)	p								
	210,4	4E-41								
<b>*Comparaciones</b>										
	Carga Hp	Carga Bp	Carga Uc	Carga Sm	Carga Pa	Carga Cp	Carga Pc	Carga Ma	Carga Ha	
Carga Hp										
Carga Bp	<b>4E-4</b>									
Carga Uc	<b>3,4E-3</b>	<b>7,2E-7</b>								
Carga Sm	<b>9,3E-8</b>	1	<b>1,9E-9</b>							
Carga Pa	<b>2,6E-3</b>	0,58	<b>7,9E-9</b>	<b>1,2E-4</b>						
Carga Cp	<b>2,3E-9</b>	<b>4,4E-9</b>	<b>1,6E-9</b>	<b>8E-9</b>	<b>2,3E-9</b>					
Carga Pc	<b>2,3E-9</b>	<b>1,6E-9</b>	<b>1,6E-9</b>	<b>2,3E-9</b>	<b>2,3E-9</b>	<b>3,5E-9</b>				
Carga Ma	<b>5,3E-5</b>	<b>8,7E-8</b>	0,17	<b>3,2E-9</b>	<b>5,7E-8</b>	<b>1,6E-9</b>	<b>1,6E-9</b>			
Carga Ha	<b>4,4E-9</b>	<b>9,4E-9</b>	<b>1,1E-9</b>	<b>3,4E-8</b>	<b>1,4E-8</b>	0,19	<b>1,5E-8</b>	<b>1,2E-9</b>		

**Figura 8.** Gráfico de barra donde se muestra la carga de rotura de todas las especies estudiadas (Hp= *Heleobia parchappii*, Ha = *Heleobia australis*, Bp = *Biomphalaria peregrina*, Uc= *Uncancylus concentricus*, Cp= *Chilina parchappii*, Sm= *Succinea meridionalis*, Pc= *Pomacea canaliculata*, Pa= "*Physa acuta*", Ma= *Musculium argentinum*). Letras diferentes indican diferencia significativa.

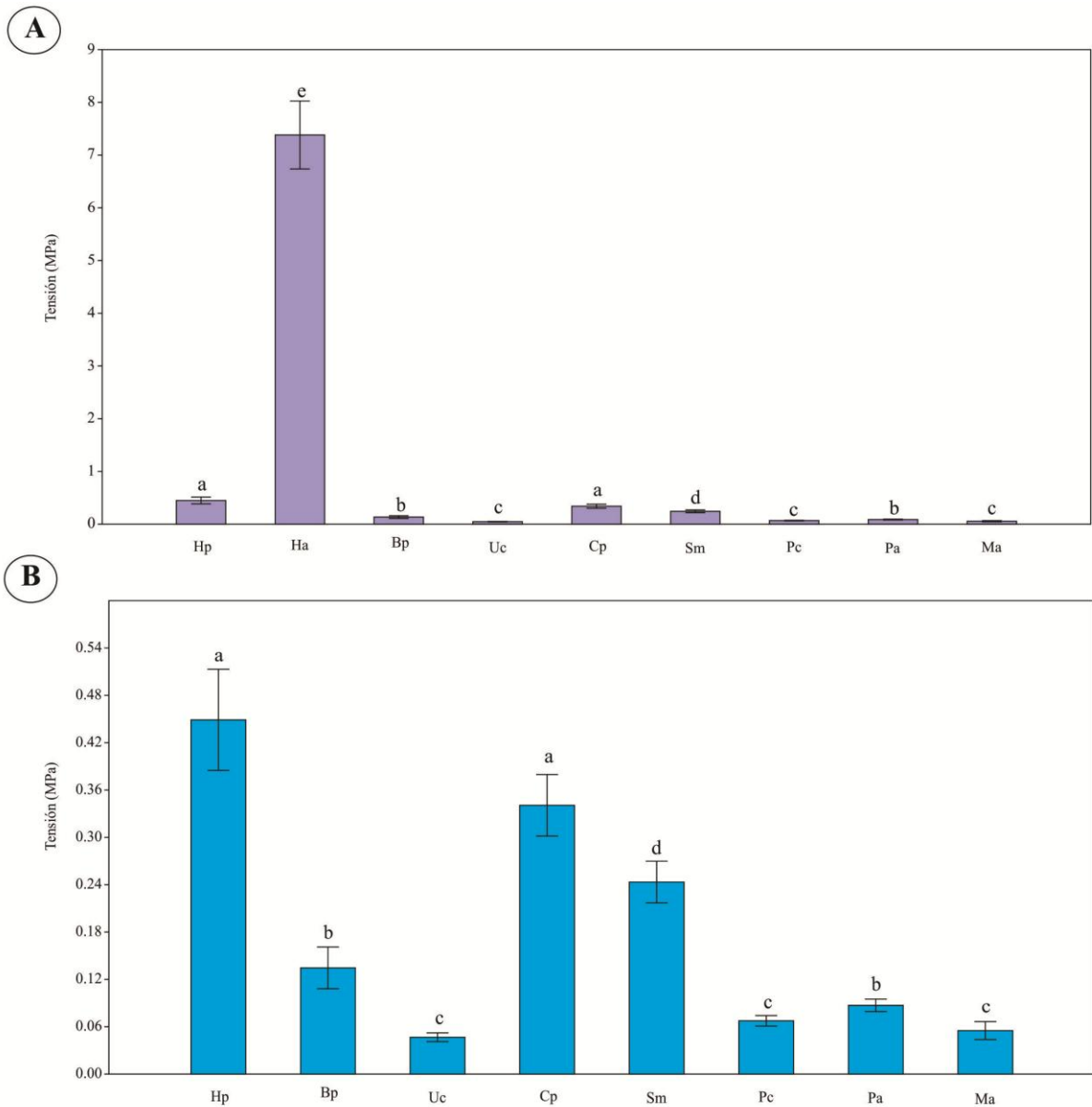


Tampoco hubo diferencias significativas en la tensión de rotura entre las valvas derecha e izquierda de *M. argentinum* ( $p = 0,27$ ). Sin embargo, hubo diferencias significativas entre las tensiones de rotura ( $p= 8E^{-43}$ ) del resto de las especies, siendo *H. australis* la que presentó mayor tensión (Figura 9-A). Los tests *a posteriori* mostraron diferencias significativas entre todas las especies excepto en algunos casos que mostraron la misma tensión (ver Tabla 5, Figura 9-B).

**Tabla 5.** Resultados del test de Kruskal-Wallis donde se evaluaron diferencias en la tensión entre las diferentes especies. \* Comparaciones *a posteriori* utilizando el test de Mann-Whitney. T= Tensión, Hp = *Heleobia parchappii*, Bp= *Biomphalaria peregrina*, Uc= *Uncancylus concentricus*, Sm= *Succinea meridionalis*, Pa= “*Physa acuta*”, Cp= *Chilina parchappii*, Ma= *Musculium argentinum* y Ha= *Heleobia australis*. Valores en negrita indican valores de p significativos.

<b>Test Kruskal-Wallis</b>	<b>H(chi2)</b>	<b>p</b>							
	218,3	<b>8E-43</b>							
<b>*Comparaciones</b>									
	T Hp	T Bp	T Uc	T Sm	T Pa	T Cp	T Pc	T Ma	T Ha
T Hp									
T Bp	<b>1,7E-8</b>								
T Uc	<b>1,6E-9</b>	<b>4,3E-7</b>							
T Sm	<b>7,6E-5</b>	<b>1,7E-4</b>	<b>1,6E-9</b>						
T Pa	<b>2,3E-9</b>	0,194	<b>3,7E-7</b>	<b>3,9E-9</b>					
T Cp	0,679	<b>1,4E-7</b>	<b>1,6E-9</b>	<b>0,01</b>	<b>2,3E-9</b>				
T Pc	<b>2,3E-9</b>	<b>1,1E-3</b>	<b>1,4E-3</b>	<b>2,3E-9</b>	<b>0,039</b>	<b>2,3E-9</b>			
T Ma	<b>1,6E-9</b>	<b>4,3E-5</b>	1	<b>2,2E-9</b>	<b>2,6E-3</b>	<b>1,6E-9</b>	0,581		
T Ha	<b>1,6E-9</b>	<b>1,1E-9</b>	<b>1,1E-9</b>	<b>1,6E-9</b>	<b>1,6E-9</b>	<b>1,6E-9</b>	<b>1,6E-9</b>	<b>1,1E-9</b>	

**Figura 9.** Gráfico de barra donde se muestra **A:** la tensión de rotura de todas las especies estudiadas. **B:** la tensión de rotura de todas las especies excepto *H. australis* para poder apreciar las diferencias observadas entre el resto de las especies. (Hp= *Heleobia parchappii*, Ha = *Heleobia australis*, Bp = *Biomphalaria peregrina*, Uc= *Uncancylus concentricus*, Cp= *Chilina parchappii*, Sm= *Succinea meridionalis*, Pc= *Pomacea canaliculata*, Pa= "*Physa acuta*", Ma= *Musculium argentinum*). Letras diferentes indican diferencia significativa.



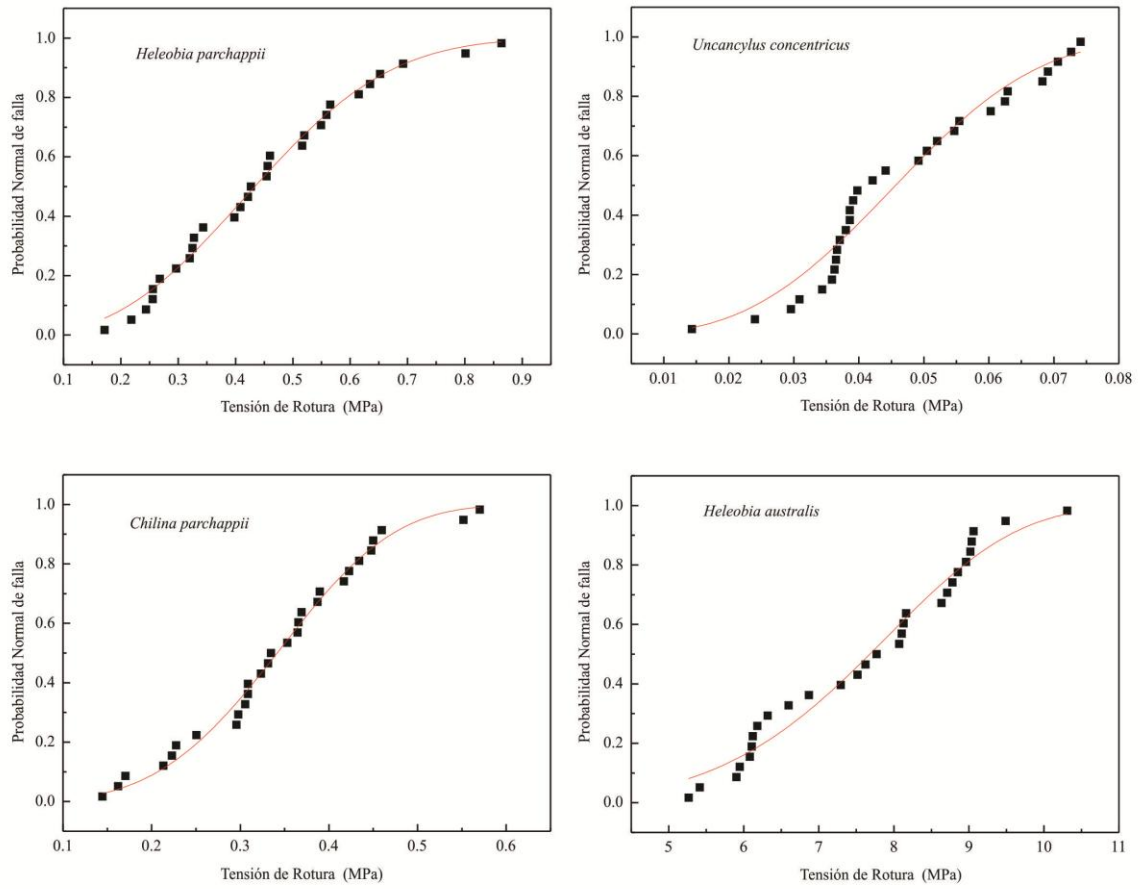
Las curvas de Weibull de las diferentes especies presentaron una fisonomía tipo escalonada, típica de materiales frágiles naturales (Figura 10). Los ajustes de las curvas, con los parámetros característicos obtenidos, se presentan en la Tabla 6. Los errores asociados a cada parámetro fueron los arrojados por el graficador Origin Pro Lab 8.5. El error de los

parámetros es estándar, y las aproximaciones de las curvas presentan errores de ajuste  $R^2$  y por  $\text{Chi}^2$  reducido. Se ve que en todos los casos analizados se presentan errores estándar asociados menores al 6%, y ajustes con  $\text{Chi}^2$  menor a 0,0039.

**Tabla 6.** Resultados de los parámetros de fractura Weibull. ( $\sigma_0$  = tensión umbral, ES = Error Standard, m = coeficiente de Weibull,  $R^2$  = Adj. R cuadrado, Red.  $\text{Chi}^2$  = Chi cuadrado reducido).

Especie	$\sigma_0$	ES	% error	M	ES	% error	$R^2$	Red. $\text{Chi}^2$
<i>Uncancylus concentricus</i>	0,0621	0,00132	2,12	3,006	0,177	5,89	0,957	0,00387
<i>Succinea meridionalis</i>	0,3214	0,00324	1,01	3,739	0,128	3,43	0,988	9,27E-4
<i>Pomacea canaliculata</i>	0,0843	0,00074	0,87	4,185	0,179	4,28	0,984	0,00137
" <i>Physa acuta</i> "	0,1022	0,00076	0,75	4,799	0,207	4,31	0,984	0,00134
<i>Musculium argentinum</i> VI	0,0943	0,00313	3,32	1,837	0,098	5,32	0,975	0,00214
<i>Musculium argentinum</i> VD	0,0998	0,00294	2,95	1,620	0,052	3,24	0,088	9,2E-4
<i>Heleobia parchappii</i>	0,6197	0,00693	1,12	2,674	0,078	2,91	0,991	7,74E-4
<i>Heleobia australis</i>	9,0886	0,07573	0,83	5,569	0,271	4,86	0,973	0,00234
<i>Chilina parchappii</i>	0,4368	0,0036	0,82	3,748	0,123	3,29	0,99	8,32E-4
<i>Biomphalaria peregrina</i>	0,2418	0,0111	4,59	2,004	0,123	6,11	0,966	0,00293

**Figura 10.** Gráfico donde se muestra la probabilidad normal de falla de Weibull vs la tensión de rotura.



## DISCUSIÓN

Todas las especies estudiadas presentaron estructura cristalina del carbonato de calcio tipo aragonita. *Heleobia parchappii* presentó además un porcentaje de concordancia con la calcita en estado fósil. Es coherente pensar que con el transcurso del tiempo, suceda un cambio alotrópico en la estructura cristalina de la aragonita, cambiando a la estructura termodinámicamente más estable que es la calcita (Canfield y Raiswell, 1991; Tucker, 1991). En algunas especies también se observó porcentaje de concordancia con la dolomita, carbonato de calcio y magnesio. Los restos fósiles de *H. parchappii* fueron los que presentaron mayor porcentaje de dolomita, lo que podría deberse al reemplazo de calcio por magnesio en la red cristalina y recristalización de aragonita a dolomita durante la etapa de diagénesis. Se sabe que tanto las estructuras de aragonita como calcita pueden sufrir este proceso de dolomitización (Tucker, 1991). Esto además estaría avalado por el hecho de que en la contraparte actual de la especie sólo se encontró aragonita y en mayor porcentaje que en el fósil (ver Tabla 1). En el caso de las otras especies que también presentaron dolomita, la misma sería parte de su composición original.

El contenido orgánico de la matriz calcárea varió entre 1,58 y 4,24. Sería coherente esperar que las especies con mayor porcentaje de materia orgánica, en este caso *Uncancylus concentricus*, *Musculium argentinum* y *Succinea meridionalis*, sean más susceptibles al ataque de microorganismos y, por ende, a la disolución. En los estadios tempranos de disolución, la presencia de una matriz orgánica puede temporalmente proteger a los cristales minerales del daño, pero conforme transcurre el tiempo, la matriz orgánica provee un sustrato para el ataque de los microbios, promoviendo la destrucción de la microestructura calcárea (Glover y Kidwell, 1993). De esta manera, el contenido orgánico juega un papel a largo plazo en la estabilidad del material calcáreo.

Todas las variables morfológicas estuvieron significativamente correlacionadas con la carga de rotura. A diferencia de los resultados obtenidos en ensayos con moluscos marinos (ver Zuschin y Stanton, 2001) no hubo una única variable como el espesor de la concha que resultara ser el factor más importante en el control de la carga de rotura. La carga de rotura se presenta en los estudios previos como un parámetro característico de los materiales calcáreos cuando se estudia su preservación con respecto a la compactación (Roy *et al.*, 1994; Zuschin y Stanton, 2001; Zuschin *et al.*, 2003; Lin *et al.*, 2006; Vasconcelos *et al.*, 2011). Si se analizan los valores medios de carga obtenidos para las diferentes especies puede verse que la de mayor carga resulta ser la de mayor biovolumen (*Pomacea canaliculata*) (Figura 8), pero

cuando se analiza la tensión de rotura del material, se observa que ese valor baja abruptamente debido al gran tamaño de las muestras. La especie con mayor tensión de rotura es *H. australis* (Figura 9-A). Resulta entonces que el parámetro de tensión de rotura (carga de rotura dividida el área resistente proyectada) caracteriza de mejor manera la resistencia a la rotura de los materiales que conforman las conchas de moluscos, dado que se logra independizar del biovolumen. Comparada con *H. parchappii*, *H. australis* es 7 veces más resistente (Figura 9-A). Dado que *H. parchappii* y *H. australis* tienen tamaños similares (en comparación con el gran tamaño de *P. canaliculata*) (Tabla 2), ambas están compuestas de aragonita y el porcentaje de materia orgánica es similar (Tabla 1), la mayor resistencia de *H. australis* debe estar relacionada con el mayor espesor de su concha. De hecho la carga de rotura se correlacionó significativamente con el espesor en *H. australis* mientras que no ocurrió lo mismo en *H. parchappii* (Tabla 3). Otra alternativa podría estar relacionada con la microestructura, es decir, con parámetros relacionados a la estructura de capas o estratificación del material inorgánico, o de la porosidad de la concha. Se sabe que las microestructuras nacaradas son mecánicamente más resistentes que las lamelares cruzadas (Zuschin *et al.*, 2003) aunque en estas especies se desconoce el arreglo de la microestructura y harían faltar estudios posteriores para validar esa hipótesis.

Todos los materiales requieren de métodos estadísticos para obtener sus parámetros mecánicos característicos. Para materiales dúctiles muchas veces sólo con la obtención de un valor medio u obteniendo la mediana es representativo. Los materiales cerámicos contienen alto porcentaje de defectos comparado con los metales, los cuales pueden variar sustancialmente de tipo y tamaño, causando que la resistencia del mismo varíe significativamente de muestra a muestra. Esta variabilidad en la resistencia es usualmente expresada en términos de “probabilidad de falla” (Green, 1998). Es por ello que para materiales susceptibles a fractura frágil es necesario métodos estadísticos para encontrar parámetros que describan la falla de dichos materiales y también poder predecir y modelar la falla de los mismos para diferentes cargas o volúmenes. Las conchas de moluscos pueden considerarse como materiales isótropos cerámicos frágiles, es decir que llegan a rotura total cuando se propaga una fisura ante una cierta carga aplicada. Para todos los casos estudiados en el presente trabajo, los ajustes de los datos experimentales con la distribución de Weibull resultaron muy acertados, con un error muy pequeño demostrado por los valores del  $\chi^2$  calculado. Las especies *H. australis* y *H. parchappii* presentaron los mayores valores de  $\sigma_0$ , lo que indica que son los materiales más resistentes a la fractura frágil. La especie *H. australis* presenta el mayor valor de  $m$ , demostrando que la distribución de valores de rotura puede

considerarse angosta y limitándose así el intervalo de tensiones de rotura. Esto quiere decir que la especie *H. australis* fallará en un intervalo de tensiones de rotura menor que la especie *H. parchappii*: el mayor valor en el coeficiente  $m$  de Weibull indica que las distribuciones de tensiones de rotura de la especie *H. australis* es más angosta. Otras especies como *Chilina parchappii* y *Succinea meridionalis* también presentan valores elevados de tensiones, lo que puede estar relacionado con la presencia de segundas fases cristalinas que actúan como refuerzo (*C. parchappii*) o por la presencia de un alto porcentaje de materia orgánica (*S. meridionalis*), que también actúa como segunda fase, arrojando la propagación de las fisuras en los planos cristalinos. No se encuentran diferencias significativas en el comportamiento a la fractura medido por la distribución de Weibull en la especie de bivalvo *Musculium argentinum*, obteniéndose valores similares de  $\sigma_0$  y  $m$  para la valva derecha e izquierda.

## CONCLUSIONES

Las especies estudiadas presentaron un conjunto de características intrínsecas que les confieren distinta resistencia a la rotura y por ende un potencial de preservación diferente. La composición mineralógica fue principalmente de aragonita y la cantidad de materia orgánica variable según la especie. Las variables morfológicas medidas también variaron según la especie y estuvieron todas correlacionadas con la carga de rotura, no hubo una única variable como el espesor de la concha en ambientes marinos que se correlacione con la carga de rotura.

Se presentó como herramienta válida para el análisis de la resistencia a la rotura de moluscos dulceacuícolas, el método estadístico de fractura frágil propuesto por Weibull. La teoría modeló el comportamiento a la rotura mediante la propagación de fisuras a rotura catastrófica, con un enfoque probabilístico. La especie de mayor biovolumen, *Pomacea canalicula*, resultó ser la especie que soporta mayor carga de rotura, sin embargo cuando se analiza la tensión de rotura la especie de menor biovolumen, *Heleobia australis*, resultó ser la de mayor resistencia. Por lo tanto la tensión de rotura (*Shell strength*) es un mejor parámetro que la carga de rotura (*Crush resistance*) para caracterizar la resistencia mecánica de los moluscos dado que no depende ni del tamaño ni de la forma del material.

## **PARTE II**

### **Tafonomía actualista**

### **CAPÍTULO 3**

#### ***Caracterización tafonómica de conchas de moluscos actuales por debajo de la interfase agua-sedimento***

### **INTRODUCCIÓN**

En los últimos 40 años hubo un avance considerable en el conocimiento de los procesos tafonómicos que afectan a los moluscos principalmente en ambientes marinos marginales (Walker y Goldstein, 1999; Behrensmeier *et al.*, 2000; Best y Kidwell, 2000a; Kidwell *et al.*, 2001; 2005; Best *et al.*, 2007; Krause *et al.*, 2010). Sin embargo, los sistemas de agua dulce han recibido menos atención, teniendo al momento un conocimiento limitado en cuestiones básicas relacionadas con los procesos de fosilización. Los escasos estudios tafonómicos se han llevado a cabo principalmente en arroyos y reservorios del Hemisferio Norte, África, sur de Brasil y sudeste bonaerense focalizándose principalmente en los ensambles de muerte presentes en la interfase agua-sedimento (Cohen, 1989; Briggs *et al.*, 1990; Cummins, 1994; Brown *et al.*, 2005; Martello *et al.*, 2006; Kotzian y Simões, 2006; Nielsen *et al.*, 2008; Erthal *et al.*, 2011; Tietze y De Francesco, 2012; 2014). El único estudio preliminar realizado sobre la preservación de moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento (Cristini y De Francesco, 2012) estimó la extensión vertical de la TAZ en 25 cm de profundidad. La mayor pérdida tafonómica se produciría dentro de los primeros 10 cm y disminuiría gradualmente en profundidad. Sin embargo, este estudio se realizó exclusivamente en el área litoral de un único lago. Al presente, no se cuenta con información de cómo los procesos tafonómicos actúan en aguas abiertas, un área que a diferencia del litoral se caracteriza por la ausencia de vegetación. Se desconoce si el patrón difiere del observado en el litoral y si puede ser extendido a escala regional.

El objetivo del presente capítulo es explorar la alteración tafonómica que sufren los moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento y determinar si los patrones tafonómicos varían entre el litoral y aguas abiertas de cada lago. El objetivo final es entender el camino tafonómico que siguen los moluscos desde su muerte hasta que se convierten en fósiles en lagos someros dulceacuícolas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Análisis de campo y laboratorio*

El muestreo fue diseñado para poder comparar entre los dos principales subambientes representados en cada lago: el área litoral altamente vegetada (LIT) y el área de aguas abiertas (AB). El muestreo se realizó en los tres lagos: NR, LM y LC (ver Figura 1 del área de estudio). En cada lago, 5 testigos (diámetro = 6 cm) fueron recolectados al azar de cada área del lago (LIT y AB) usando un tubo plástico de PVC que se hincó manualmente en el sedimento hasta una profundidad de aproximadamente 30 cm, aunque la longitud de los testigos varió según la dureza y resistencia del sustrato. Los testigos fueron cubiertos con papel *film* y papel aluminio y transportados al laboratorio.

En el laboratorio, los testigos fueron sub-muestreados cada 2 cm. Para cada muestra se midió el pH, volumen, contenido de humedad, materia orgánica y carbonatos. El pH se midió con pH-metro. Para estimar el contenido de humedad, se secaron en estufa (a 105 °C durante 24 hs) cinco gramos de sedimento húmedo. Posteriormente, las muestras fueron quemadas a 550 °C durante 4 hs para estimar el contenido de materia orgánica y a 1000 °C durante 2 hs para estimar el contenido de carbonatos (Heiri *et al.*, 2001).

El resto del sedimento recuperado en cada muestra (aproximadamente 56,5 cm<sup>3</sup>) fue tamizado (0,5 mm tamaño de malla) para retener los moluscos. Las conchas recuperadas fueron identificadas a nivel de especie (cuando fue posible) y contadas. Cualquier fragmento que incluyera el ápex (para los gasterópodos) o el umbo (para los bivalvos) fue considerado como un individuo. Para los bivalvos, las valvas desarticuladas fueron clasificadas como derecha e izquierda. El número total de bivalvos por muestra correspondió al de la valva más abundante. Para evaluar el estado de preservación de las conchas, se utilizaron tres variables tafonómicas: (1) grado de fragmentación, (2) desgaste superficial y (3) presencia de perióstraco (De Francesco *et al.*, 2013). Para cada variable, los especímenes fueron clasificados en una escala de 3 grados, como de preservación buena (0 = mejor preservación; < 10% de alteración), intermedia (1 = intermedia; entre 10 y 50% de alteración), y pobre (2 = peor menor preservación; > 50 % de alteración). El estado tafonómico individual fue subsecuentemente promediado para cada muestra.

## Análisis de datos

Variabes físico-químicas. — Los testigos fueron divididos en zonas definidas por diferencias en las variables físico-químicas (pH, humedad, materia orgánica y carbonatos) usando un análisis de agrupamiento jerárquico y restringido utilizando matrices basadas en la distancia Euclidiana (Legendre y Birks, 2012) respetando el orden estratigráfico de la muestras. Las variables físico-químicas fueron estandarizadas previamente al análisis para ser llevadas a una escala común previo a un procedimiento de ordenación (Legendre y Birks, 2012; Clarke y Gorley, 2006). La significancia estadística de las zonas fue determinada usando el modelo de “*broken stick*” (Bennett, 1996). Todos los análisis estadísticos y gráficos fueron realizados con el programa R versión 2.12.2 (R Development Core Team, 2011), incluyendo el paquete “*rioja*” versión 0.5-6 (Juggins, 2009).

Para evaluar las diferencias en las variables físico-químicas a lo largo de los testigos sedimentarios y entre áreas (LIT y AB), se realizó un análisis multivariado de la varianza permutacional (PERMANOVA, Anderson *et al.*, 2008) con 9999 permutaciones a un nivel de significancia ( $\alpha$ ) = 0,05 sobre datos desbalanceados y utilizando la distancia Euclidean. Este análisis se eligió porque permite testear respuestas simultáneas de una o más variables a uno o más factores con un diseño experimental que permite utilizar cualquier medida de similitud. Los valores de p son obtenidos utilizando un método de permutación adecuado para cada análisis que el usuario puede fácilmente elegir. Adicionalmente permite realizar comparaciones *a posteriori* entre los niveles de los factores, inclusive dentro de los niveles individuales de un factor en el caso de interacciones significativas. También se destaca la posibilidad de trabajar con conjuntos de datos desbalanceados (Anderson *et al.*, 2008), característica que se presentó en los conjuntos de datos a testear en este trabajo.

El diseño del PERMANOVA consistió en dos factores: *área del lago*, con dos niveles (LIT y AB) y *profundidad*, con dos a tres niveles dependiendo de la zonación definida por el análisis de agrupamiento (Z1, Z2, Z3, Z4 y Z5). Los datos de cada testigo fueron analizados para los dos factores incluyendo las interacciones del modelo. Cuando hubo diferencia significativa, se realizaron comparaciones *a posteriori* (Anderson, 2001). Si bien el análisis permite realizar comparaciones *a posteriori* entre los niveles de los factores o diferentes grupos, no identifica las variables responsables de las diferencias encontradas. Para ello, se realizaron análisis de SIMPER que permitieron identificar aquellas variables que contribuyeron en mayor porcentaje a explicar las diferencias encontradas con el PERMANOVA. Adicionalmente, se realizó un análisis no métrico de escalamiento

multidimensional (NMDS) sobre las variables físico-químicas para cada lago con el fin de visualizar el patrón multivariado. También se realizaron gráficos boxplot para sintetizar gráficamente los resultados. Los análisis de PERMANOVA, SIMPER y NMDS fueron realizados con el programa Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research (PRIMER-e) package (Clarke y Gorley, 2006).

Abundancia de moluscos. — Previo al análisis, los datos fueron transformados utilizando la función raíz cuadrada para estabilizar sus varianzas. Para evaluar diferencias en los ensambles de moluscos a lo largo de los testigos sedimentarios y entre áreas se realizó un PERMANOVA (con 9999 permutaciones) a un nivel de significancia ( $\alpha$ )= 0,05. El análisis se realizó sobre datos desbalanceados utilizando la distancia de Bray-Curtis (Tomašových y Rothfus, 2005) e incluyó los factores *área del lago* y *profundidad* descriptos previamente. *Pomacea canaliculata* y *Drepanotrema kermatoides* fueron excluidos del análisis porque solo un espécimen de cada una de estas especies se registró en todo el conjunto de datos. Cuando se detectaron diferencias significativas, se realizó un análisis de SIMPER para identificar qué especies de moluscos contribuyeron en mayor medida a las diferencias encontradas con el análisis de PERMANOVA. Para visualizar el patrón multivariado entre las observaciones se realizó un NMDS sobre las variables abundancia de especie para cada lago. Además, con el fin de sintetizar gráficamente los resultados se realizaron gráficos de barra.

Tafonomía. — Para evaluar las diferencias en la preservación de moluscos a lo largo de los testigos sedimentarios y entre áreas se realizó un análisis de PERMANOVA (con 9999 permutaciones) sobre los datos tafonómicos desbalanceados, sin transformar, utilizando la distancia de Manhattan (Tomašových y Rothfus, 2005) a un nivel de significancia ( $\alpha$ ) = 0,05. Sólo las muestras con  $n > 10$  fueron incluidas en el análisis. Para visualizar el patrón multivariado entre las observaciones se realizó un NMDS sobre las variables tafonómicas para cada lago. Adicionalmente, los datos tafonómicos fueron sintetizados en tafogramas para poder visualizar qué variables son las responsables de las diferencias encontradas con el análisis de PERMANOVA. Los tafogramas constituyen una técnica gráfica simple que permite retener información no disponible en los cálculos de grados tafonómicos y permite una rápida comparación de las características tafonómicas entre las muestras (Kowalewski *et al.*, 1995). Los tafogramas fueron realizados con el programa PAST v 1.81 (Hammer *et al.*, 2008).

## RESULTADOS

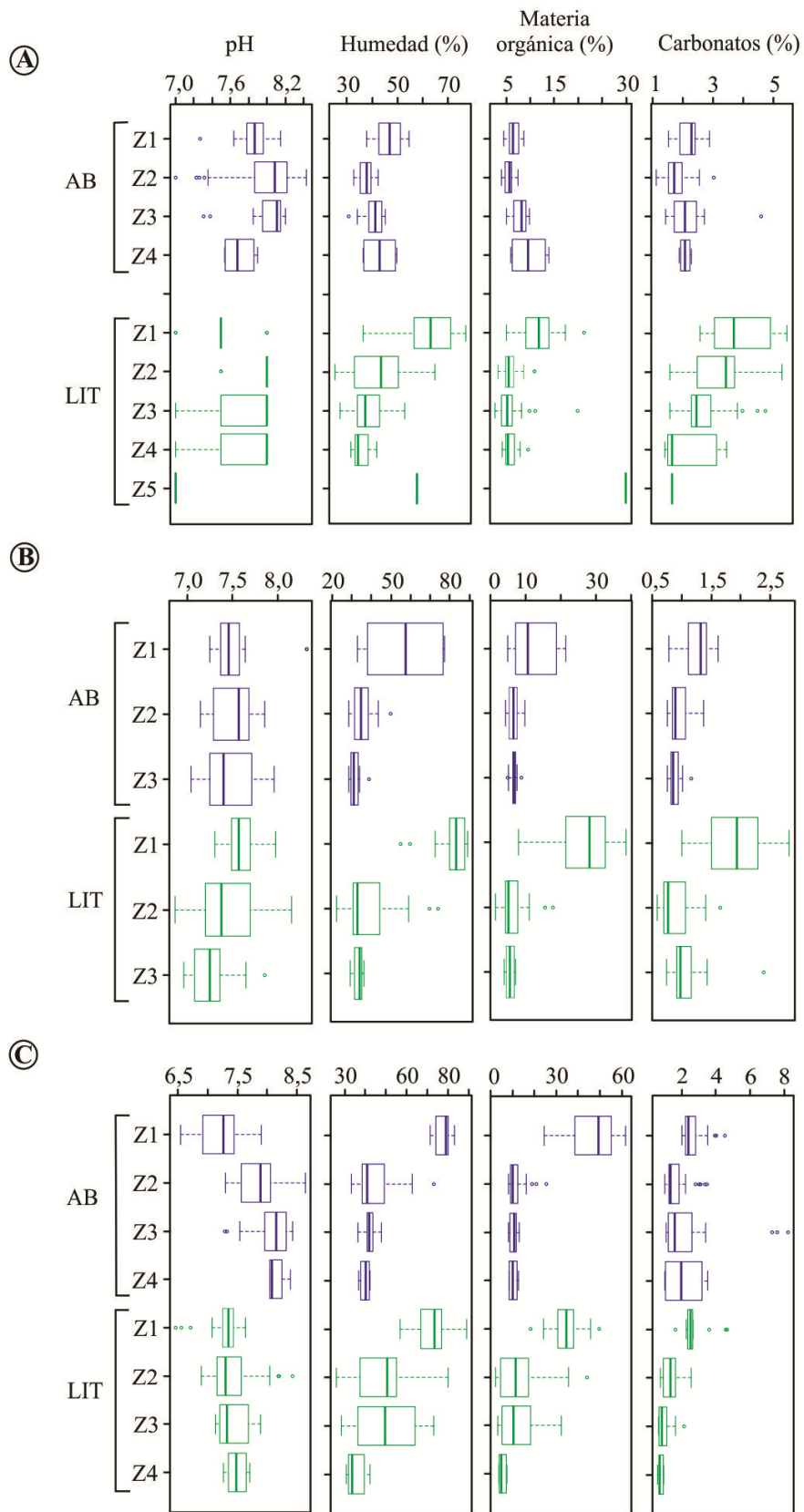
### *Variables físico-químicas*

Los testigos de los tres lagos tuvieron longitudes que variaron entre 16 y 56 cm (promedio 27 cm) (Tabla 1). El pH varió entre 6,46 y 8,64, la humedad entre 22,15 y 89%, la materia orgánica entre 1,4 y 61,86% y los carbonatos entre 0,58 y 8,24% (Figura 1). El número de zonas definido por el análisis de agrupamiento varió entre los diferentes testigos y entre los lagos. En los testigos de NR, se definieron de dos a cinco zonas en el LIT y de dos a cuatro en AB. Las zonas 1 y 2 incluyeron los primeros 24 cm y los primeros 19,2 cm en el LIT y AB, respectivamente. Los niveles restantes incluyeron las zonas 3 a 5 (Tabla 1). Los testigos de LM se dividieron en dos o tres zonas en ambas áreas del lago. Las zonas 1 y 2 cubrieron los primeros 19,6 cm en el LIT y 12,4 cm en AB, mientras que la parte más cercana a la base de los testigos se agrupó en la zona 3 (Tabla 1). Finalmente, los testigos de LC se dividieron en dos y cuatro zonas: las zonas 1 y 2 se agruparon en los primeros 18 cm en ambas áreas del lago, mientras que las zonas 3 y 4 incluyeron los sedimentos de los niveles más cercanos a la base de los testigos (Tabla 1).

**Tabla 1.** Testigos de los tres lagos NR, LM, y LC mostrando el número de zonas así como la profundidad de cada una de ellas. Lo valores están indicados en centímetros e indican la profundidad donde termina la zona (T1 = testigo 1, T2 = testigo 2, T3 = testigo 3, T4 = testigo 4, T5 =testigo 5, Z1 = zona 1, Z2 = zona 2, Z3 = zona 3, Z4 = zona 4, Z5 = zona 5, LIT = litoral y AB = aguas abiertas).

<i>NR</i>										
<i>LIT</i>						<i>AB</i>				
	<i>T1</i>	<i>T2</i>	<i>T3</i>	<i>T4</i>	<i>T5</i>	<i>T1</i>	<i>T2</i>	<i>T3</i>	<i>T4</i>	<i>T5</i>
<i>Z1</i>	2	6	8	10	8	6	8	4	6	4
<i>Z2</i>	12	20	32	24	32	18	22	16	18	22
<i>Z3</i>	28	42	38		48	22	32	26		24
<i>Z4</i>	44	54				26	36			
<i>Z5</i>		56								
<i>LM</i>										
<i>LIT</i>						<i>AB</i>				
	<i>T1</i>	<i>T2</i>	<i>T3</i>	<i>T4</i>	<i>T5</i>	<i>T1</i>	<i>T2</i>	<i>T3</i>	<i>T4</i>	<i>T5</i>
<i>Z1</i>	2	6	6	12	6	2	6	2	2	4
<i>Z2</i>	8	16	20	28	26	16	12	6	10	18
<i>Z3</i>	22	22				22	20	22	16	
<i>LC</i>										
<i>LIT</i>						<i>AB</i>				
	<i>T1</i>	<i>T2</i>	<i>T3</i>	<i>T4</i>	<i>T5</i>	<i>T1</i>	<i>T2</i>	<i>T3</i>	<i>T4</i>	<i>T5</i>
<i>Z1</i>	2	12	10	8	6	6	8	8	8	6
<i>Z2</i>	10	22	16	16	24	12	26	24	16	12
<i>Z3</i>	16	28	22	24		20		30	30	24
<i>Z4</i>	24		30			24				28

**Figura 1.** Gráficos boxplot mostrando las variables físico-químicas en profundidad (Z1, Z2, Z3 Z4 y Z5) y en las áreas del lago (LIT= litoral y AB= aguas abiertas). **A. NR, B. LM, C. LC.**



Las variables físico-químicas variaron en profundidad ( $p < 0,05$ ) y entre las áreas del lago ( $p < 0,05$ ) en los tres lagos y la interacción entre los factores *profundidad* y *área del lago* fue también significativa, indicando que los factores no variaron de manera independiente (Tablas 2 a 4, Figura 2A-C). El porcentaje más alto de humedad, materia orgánica y carbonatos fue registrado en el litoral así como el pH más bajo (condiciones más ácidas). La única excepción fue LC que exhibió los contenidos más altos de humedad, materia orgánica y carbonatos en la profundidad Z1 en AB (Figura 1 A-C). El análisis de SIMPER mostró que el pH y los carbonatos contribuyeron con los porcentajes más altos a las diferencias encontradas entre el LIT y AB en profundidad en los tres lagos (Tabla 5).

**Tabla 2.** Resultados de PERMANOVA basado en la distancia Euclideana para las variables físico-químicas, distancia de Bray-Curtis para las variables abundancia de especies, distancia de Manhattan para las variables tafonómicas: a diferentes profundidades (Z1, Z2, Z3, Z4 y Z5) y entre diferentes áreas del lago NR: litoral (LIT) y aguas abiertas (AB). \*Comparaciones *a posteriori* del término interacción *Áreaxprofundidad* para el factor *área*. \*\* Comparaciones *a posteriori* del término interacción *Áreaxprofundidad* para el factor *profundidad*. Valores resaltados en negrita indican valores de p significativos.

	Físico-químicas <sup>a</sup>		Abundancia de especies <sup>b</sup>		Tafonómicas	
Fuente	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>
Área del lago	12,272	<b>0,0001</b>	3,6353	<b>0,0141</b>	10,428	<b>0,0006</b>
Profundidad	14,600	<b>0,0001</b>	1,5864	0,1101	1,5255	0,2055
Área del lagoXprofundidad	7,2067	<b>0,0001</b>	2,2948	<b>0,0195</b>	1,7927	0,1401
<sup>a</sup> Comparación*			<sup>a</sup> Comparación**			
LIT vs AB			LIT		AB	
Grupos	t	p	Grupos	t	p	t
Z1	4,5442	<b>0,0002</b>	Z1 vs Z2	5,3297	<b>0,0001</b>	2,8489
			Z1 vs Z3	5,1757	<b>0,0001</b>	1,7603
Z2	4,5305	<b>0,0001</b>	Z1 vs Z4	5,1482	<b>0,0001</b>	1,7604
			Z1 vs Z5	2,6920	0,0541	
Z3	1,8794	<b>0,0177</b>	Z2 vs Z3	2,0074	<b>0,0172</b>	1,8640
			Z2 vs Z4	2,9266	<b>0,0012</b>	2,3595
Z4	1,5699	0,0880	Z2 vs Z5	4,7622	<b>0,0229</b>	
			Z3 vs Z4	1,2744	0,1805	1,3559
			Z3 vs Z5	4,2371	<b>0,0340</b>	
			Z4 vs Z5	5,0423	0,0699	
<sup>b</sup> Comparación*			<sup>b</sup> Comparación**			
LIT vs AB			LIT		AB	
Grupos	t	p	Grupos	t	p	t
Z1	0,9295	0,4116	Z1 vs Z2	2,4010	<b>0,0032</b>	1,5027
			Z1 vs Z3	1,6019	0,0631	1,2742
Z2	3,5788	<b>0,0002</b>	Z1 vs Z4	1,4563	0,1673	0,5841
			Z1 vs Z5	0,8634	0,7069	1
Z3	1,4263	0,1012	Z2 vs Z3	1,4459	0,1116	1,1909
			Z2 vs Z4	0,7855	0,3829	0,6489
Z4	2,6430	0,2498	Z2 vs Z5	2,1976	0,1366	
			Z3 vs Z4	0,9977	0,3275	2,2887
			Z3 vs Z5	1,3478	0,2441	
			Z4 vs Z5	3,7043	0,2529	

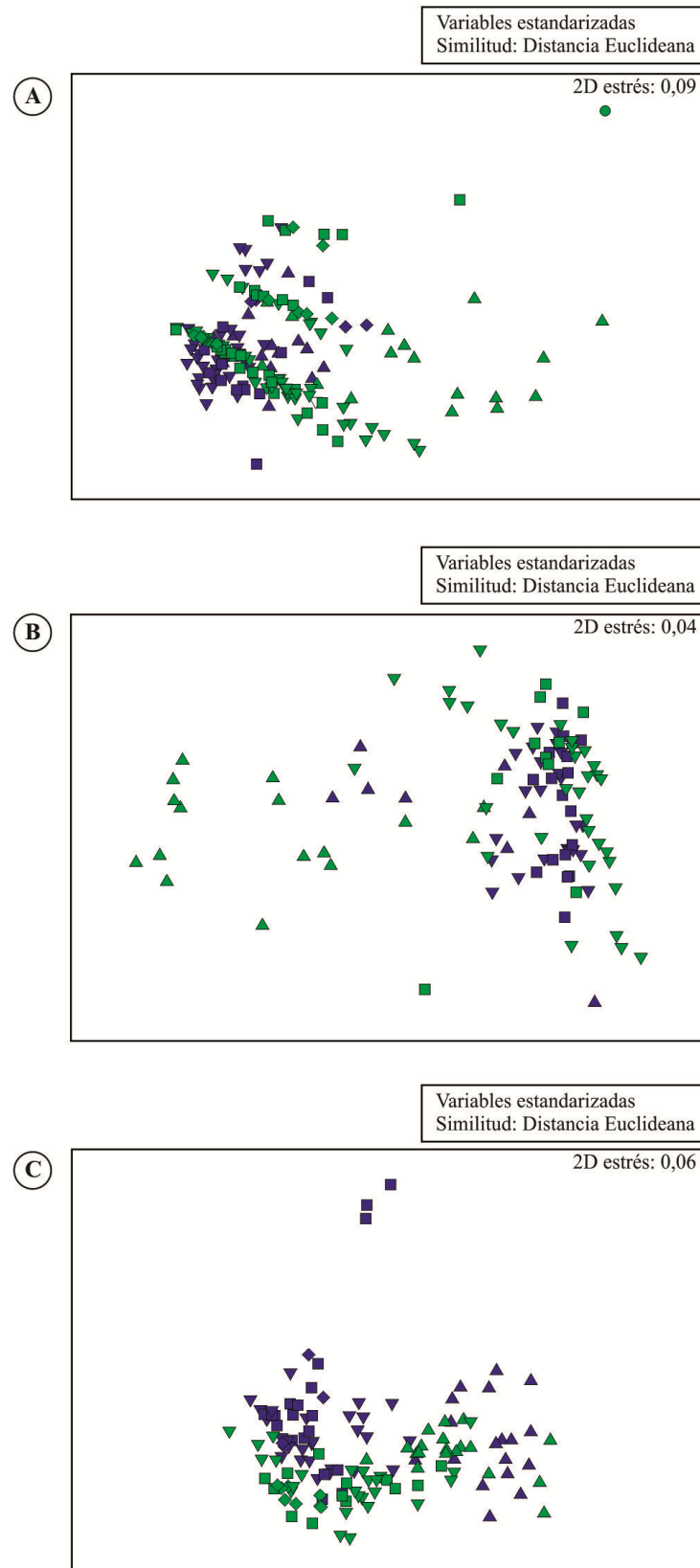
**Tabla 3.** Tabla mostrando los resultados del PERMANOVA basado en la distancia Euclideana para las variables físico-químicas, distancia de Bray Curtis para las variables abundancia de especies, distancia de Manhattan para las variables tafonómicas: a diferentes profundidades (Z1, Z2 y Z3) y entre diferentes áreas del lago LM: litoral (LIT) y aguas abiertas (AB). \*Comparaciones *a posteriori* del término interacción *Áreaxprofundidad* para el factor *área*. \*\* Comparaciones *a posteriori* del término interacción *Áreaxprofundidad* para el factor *profundidad*. \*\*\* Comparaciones *a posteriori* para el factor *profundidad*. Valores resaltados en negrita indican valores de p significativos.

	Físico-químicas <sup>a</sup>		Abundancia de especies <sup>b</sup>		Tafonómicas		
Fuente	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	
Área del lago	8,9505	<b>0,0003</b>	0,4259	0,6006	1,4253	0,2328	
Profundidad	30,733	<b>0,0001</b>	7,4654	<b>0,0022</b>	1,0933	0,3501	
Área del lagoXprofundidad	7,0241	<b>0,0001</b>	1,1656	0,3225	0,3771	0,7794	
<sup>a</sup> Comparación*			<sup>a</sup> Comparación**				
LIT vs AB			LIT		AB		
Grupos	t	p	Grupos	t	p	t	
Z1	3,1134	<b>0,0025</b>	Z1 vs Z2	7,6893	<b>0,0001</b>	2,9075	<b>0,0006</b>
Z2	0,8088	0,4970	Z1 vs Z3	5,7988	<b>0,0001</b>	3,1021	<b>0,0001</b>
Z3	1,8762	<b>0,0376</b>	Z2 vs Z3	1,4963	0,1075	0,9107	0,3952
<sup>b</sup> Comparación***			Grupos de profundidad				
			Z1 vs Z2	Z1 vs Z3	Z2 vs Z3		
			t	2,5775	4,4698	1,4963	
			p	<b>0,0140</b>	<b>0,0010</b>	0,1468	

**Tabla 4.** Resultados de PERMANOVA basado en la distancia Euclideana para las variables físico-químicas, distancia de Bray-Curtis para las variables abundancia de especies, distancia de Manhattan para las variables tafonómicas: a diferentes profundidades (Z1, Z2, Z3 y Z4) y entre diferentes áreas del lago LC: litoral (LIT) y aguas abiertas (AB). \*Comparaciones *a posteriori* del término interacción *Área x profundidad* para el factor *área*. \*\*Comparaciones *a posteriori* del término interacción *Área x profundidad* para el factor *profundidad*. Valores resaltados en negrita indican valores de *p* significativos.

	Físico-químicas <sup>a</sup>		Abundancia de especies		Tafonómicas		
Fuente	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	
Área del lago	15,8710	<b>0,0001</b>	-	-	-	-	
Profundidad	39,6190	<b>0,0001</b>	1,0408	0,3820	2,4687	0,093	
Área del lago X profundidad	4,5897	<b>0,0001</b>	-	-	-	-	
<sup>a</sup> Comparación*			<sup>a</sup> Comparación**				
	LIT vs AB		LIT		AB		
Grupos	t	p	Grupos	t	p	t	p
Z1	2,1596	<b>0,0033</b>	Z1 vs Z2	5,4511	<b>0,0001</b>	9,1639	<b>0,0001</b>
			Z1 vs Z3	5,5804	<b>0,0001</b>	6,6334	<b>0,0001</b>
Z2	2,7985	<b>0,0012</b>	Z1 vs Z4	7,8328	<b>0,0001</b>	5,6768	<b>0,0002</b>
			Z2 vs Z3	0,6413	0,6523	1,7112	0,0552
Z3	2,9605	<b>0,0002</b>	Z2 vs Z4	2,0517	<b>0,0247</b>	1,1641	0,2562
			Z3 vs Z4	1,9714	<b>0,0483</b>	0,4192	0,9155
Z4	4,1619	<b>0,0020</b>					

**Figura 2.** NMDS de las variables físico-químicas en profundidad (Z1, Z2, Z3 Z4 y Z5) y entre las áreas del lago en **A.** NR, **B.** LM y **C.** LC ( $\triangle$ = Z1,  $\nabla$ = Z2,  $\square$ = Z3,  $\diamond$ = Z4,  $\circ$ = Z5, símbolos color verde= litoral, símbolos color azul= aguas abiertas).



Las comparaciones *a posteriori* también indicaron diferencias significativas en las variables físico-químicas entre las profundidades dentro de cada área en los tres lagos (Tablas 2 a 4). El porcentaje más alto de humedad, materia orgánica y carbonatos fue registrado en la parte superior de los testigos y disminuyó gradualmente en profundidad, excepto en NR donde en algunos casos se incrementaron hacia la base de las sucesiones. Además, el pH mostró la tendencia opuesta incrementándose cuando las otras variables disminuyeron y viceversa, excepto en LM que mostró una tendencia similar a las otras variables físico-químicas (Figura 1 A-C). El análisis de SIMPER mostró que las diferencias entre las profundidades dentro de cada área, fueron principalmente consecuencia de diferencias en la humedad y materia orgánica entre las profundidades en los tres lagos, excepto en algunos casos donde el pH y los carbonatos fueron los responsables de las diferencias (e.g. entre Z2 y Z3 y entre Z2 y Z4 en NR y entre Z3 y Z4 en LC) (Tabla 5).

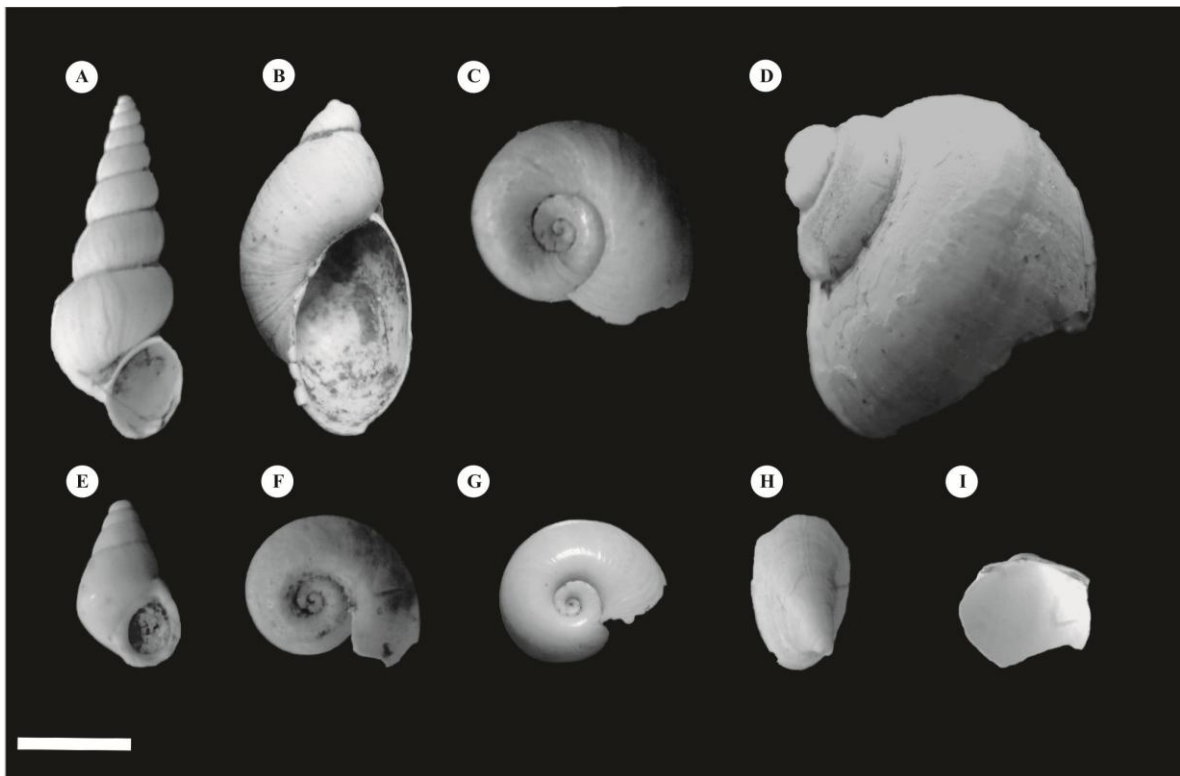
**Tabla 5.** Análisis de SIMPER para las variables físico-químicas basado en la distancia Euclidea mostrando diferentes porcentajes de contribución para las diferencias encontradas entre litoral (LIT) y aguas abiertas (AB) y entre las profundidades (Z1, Z2, Z3, Z4, y Z5) en los lagos NR, LM y LC (Hum. = humedad, M.O = material orgánica y carb. = carbonatos).

Grupos	NR				LM				LC			
	pH	Hum	MO	carb	pH	Hum	MO	carb	pH	Hum	MO	carb
AB vs LIT	25	22,5	13,6	39	45,3	16,8	15,7	22,1	40,5	16,7	13,6	29,2
Z1 vs Z2	21	35	27,9	16,1	11,5	27,1	32,4	29	20,5	30,1	36,7	12,8
Z1 vs Z3	16	36,1	29,8	18,1	15,6	32,2	30,9	21,4	19,9	27	32	21,1
Z2 vs Z3	32,3	24,6	17,8	25,3								
Z1 vs Z4	12,3	38,3	24,4	25					14,5	36,6	32,4	16,5
Z2 vs Z4	28	25,4	12,8	33,8					29,2	33,7	15,6	21,6
Z3 vs Z4									14,9	24,3	-	52
Z2 vs Z5	11,4	-	79,1	-								
Z3 vs Z5	9,3	-	82,2	-								

### Abundancia de moluscos

Se identificaron nueve especies de moluscos: *Heleobia parchappii*, *H. australis*, *Biomphalaria peregrina*, *Uncancylus concentricus*, *Musculium argentinum*, *Drepanotrema kermatoides*, *Succinea meridionalis*, *Antillorbis nordestensis* y *Pomacea canaliculata* (Figura 3).

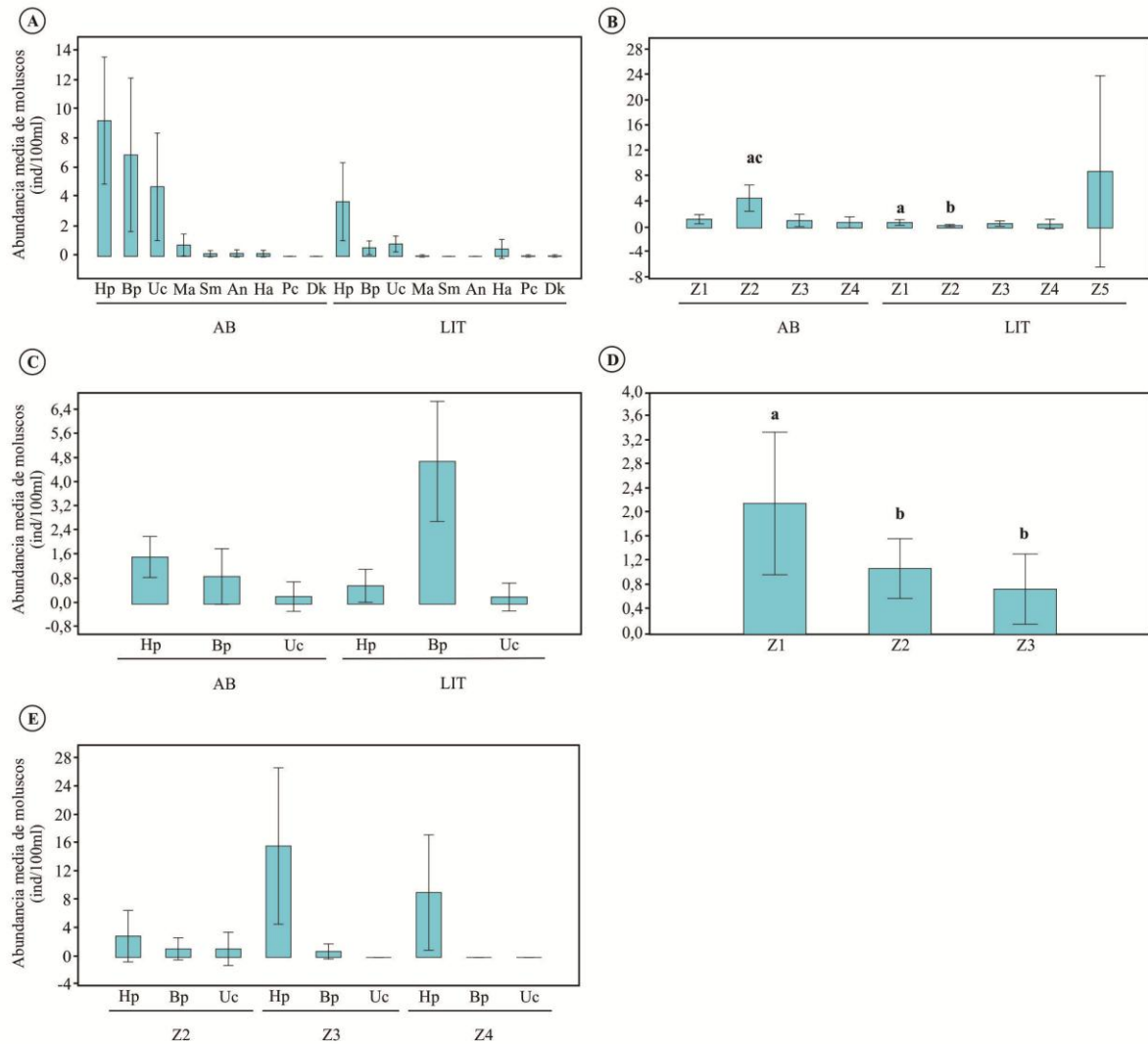
**Figura 3.** Moluscos recuperados de los testigos en NR, LM y LC. **A**, *Heleobia parchappii*; **B**, *Succinea meridionalis*; **C**, *Biomphalaria peregrina*; **D**, *Pomacea canaliculata*; **E**, *Heleobia australis*; **F**, *Drepanotrema kermatoides*; **G**, *Antillorbis nordestensis*; **H**, *Uncancylus concentricus*; **I**, *Musculium argentinum*. Escala = 2mm.



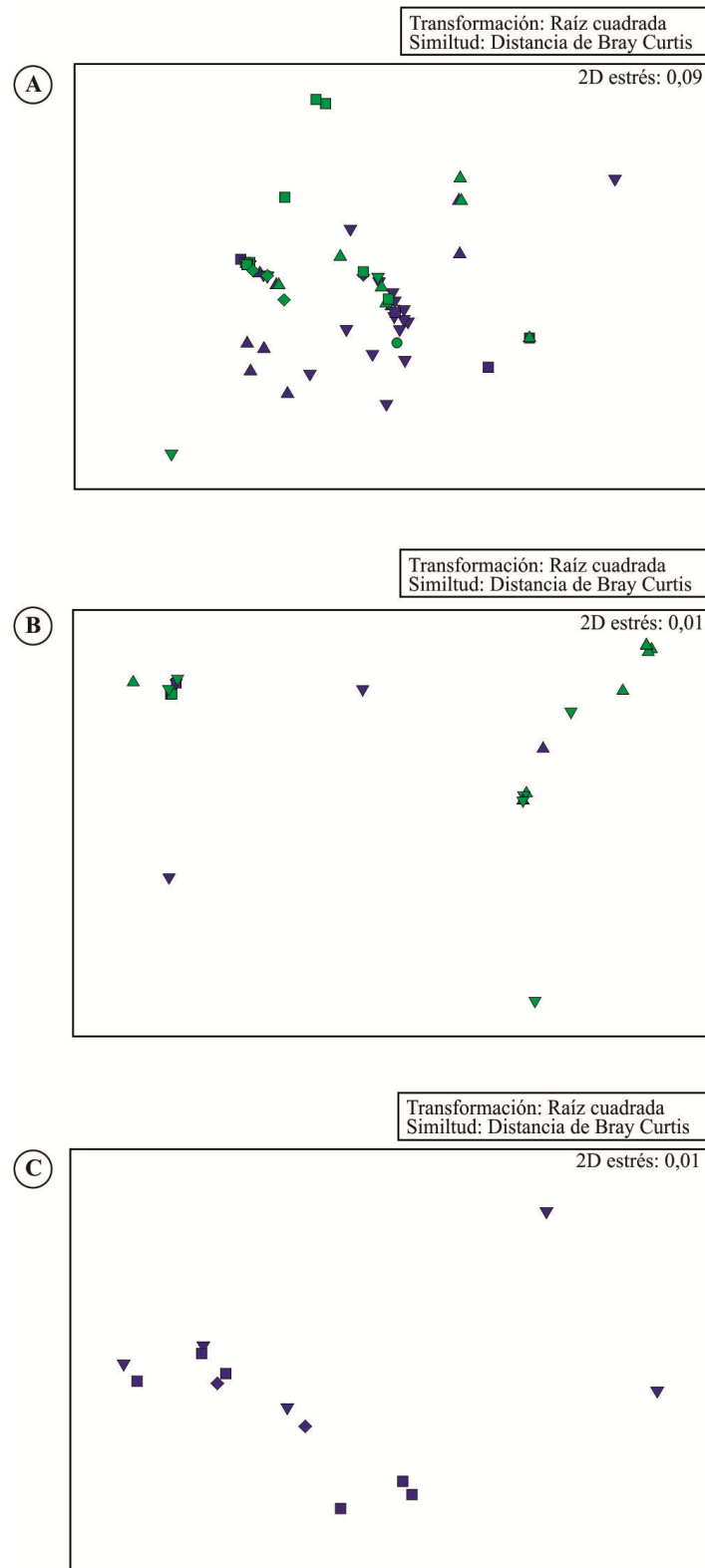
Las nueve especies estuvieron totalmente representadas en NR. Las especies más abundantes fueron *H. parchappii*, *B. peregrina* y *U. concentricus* (Figura 4-A). La abundancia varió entre las áreas del lago ( $p < 0,05$ ) pero no en profundidad y los factores *profundidad* y *área del lago* estuvieron relacionados significativamente (Tabla 2, Figura 5-A). Las comparaciones *a posteriori* mostraron mayor abundancia en AB que en LIT sólo en la profundidad Z2 ( $t=3,58$ ;  $p=0,0002$ ) y solo hubo diferencias entre Z1 y Z2 de LIT ( $t=2,40$ ,  $p=0,0032$ ) pero no en AB (Figura 4-B).

LM y LC estuvieron representadas por *H. parchappii*, *B. peregrina* y *U. concentricus* en menor abundancia que en NR. En LM, *B. peregrina* fue la especie más abundante (Figura 4-C). La abundancia varió significativamente en profundidad ( $p < 0,05$ ) pero no entre LIT y AB (Tabla 3, Figura 5-B) registrándose la mayor abundancia en Z1 (Tabla, 3; Figura 4-D). En LC, el LIT y Z1 de AB fueron estériles. *H. parchappii* fue la especie más abundante en todas las profundidades (Figura 4-E). La abundancia de moluscos no fue significativamente diferente entre las profundidades (Tabla 4, Figura 5-C).

**Figura 4.** Gráficos de barra mostrando la abundancia de especies. Lago NR: **A.** Abundancia de especies en LIT y AB y **B.** Abundancia de especies entre LIT y AB y entre profundidades. Lago LM: **C.** Abundancia de especies en LIT y AB y **D.** Abundancia de especies entre profundidades. Lago LC: **E.** Abundancia de especies en profundidad. Letras diferentes indican diferencias significativas (Hp= *Heleobia parchappii*, Bp= *Biomphalaria peregrina*, Uc= *Uncancylus concentricus*, Ma= *Musculium argentinum*, Sm= *Succinea meridionalis*, An= *Antillorbis nordestensis*, Ha= *Heleobia australis*, Pc= *Pomacea canaliculata* y Dk= *Drepanotrema kermatoides*).



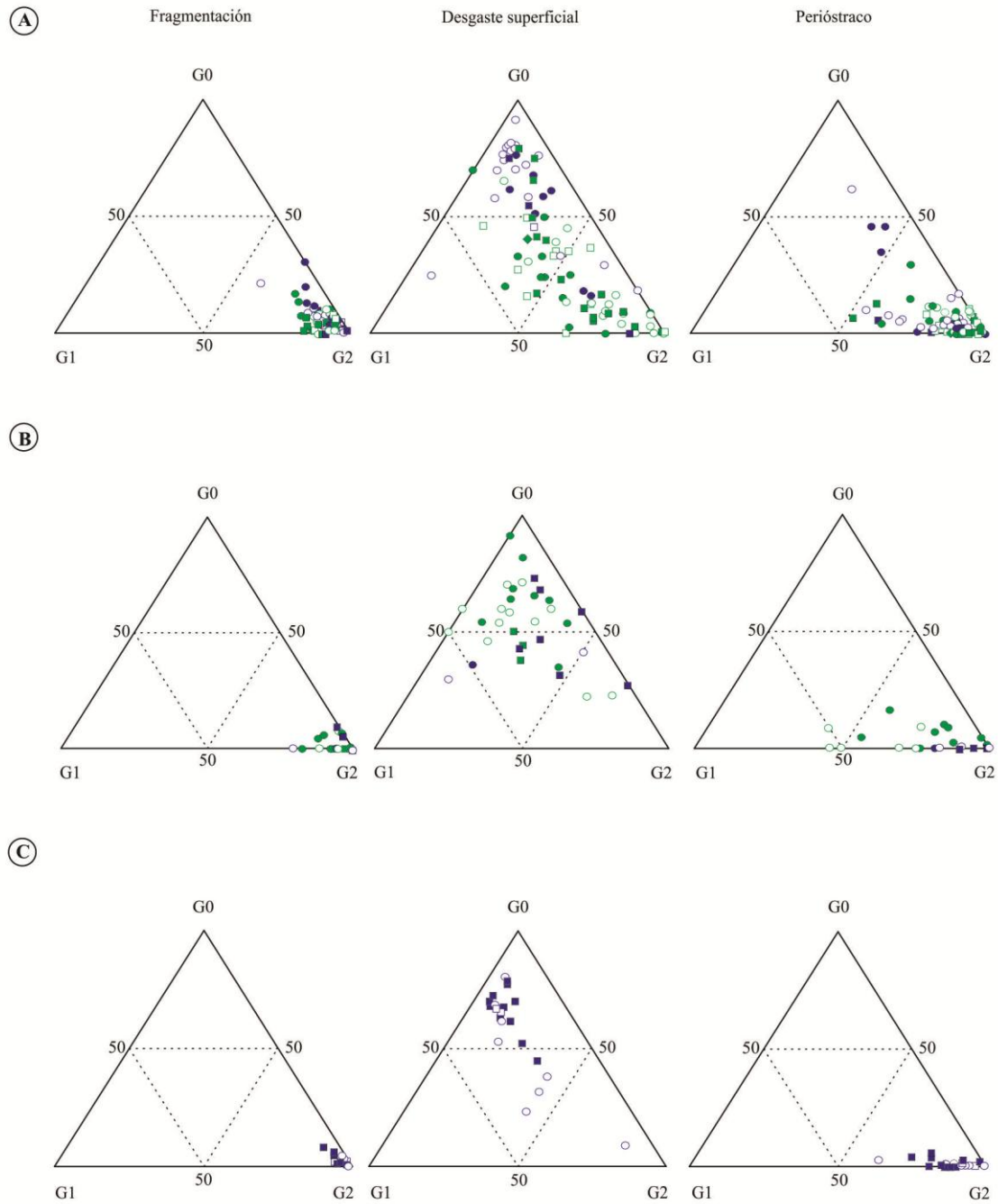
**Figura 5.** NMDS de las variables abundancia de especies en profundidad (Z1, Z2, Z3 Z4 y Z5) y entre las áreas del lago en **A.** NR, **B.** LM, **C.** LC ( $\triangle$ = Z1,  $\nabla$ = Z2,  $\square$ = Z3,  $\diamond$ = Z4,  $\circ$ = Z5, símbolos color verde= litoral, símbolos color azul= aguas abiertas).



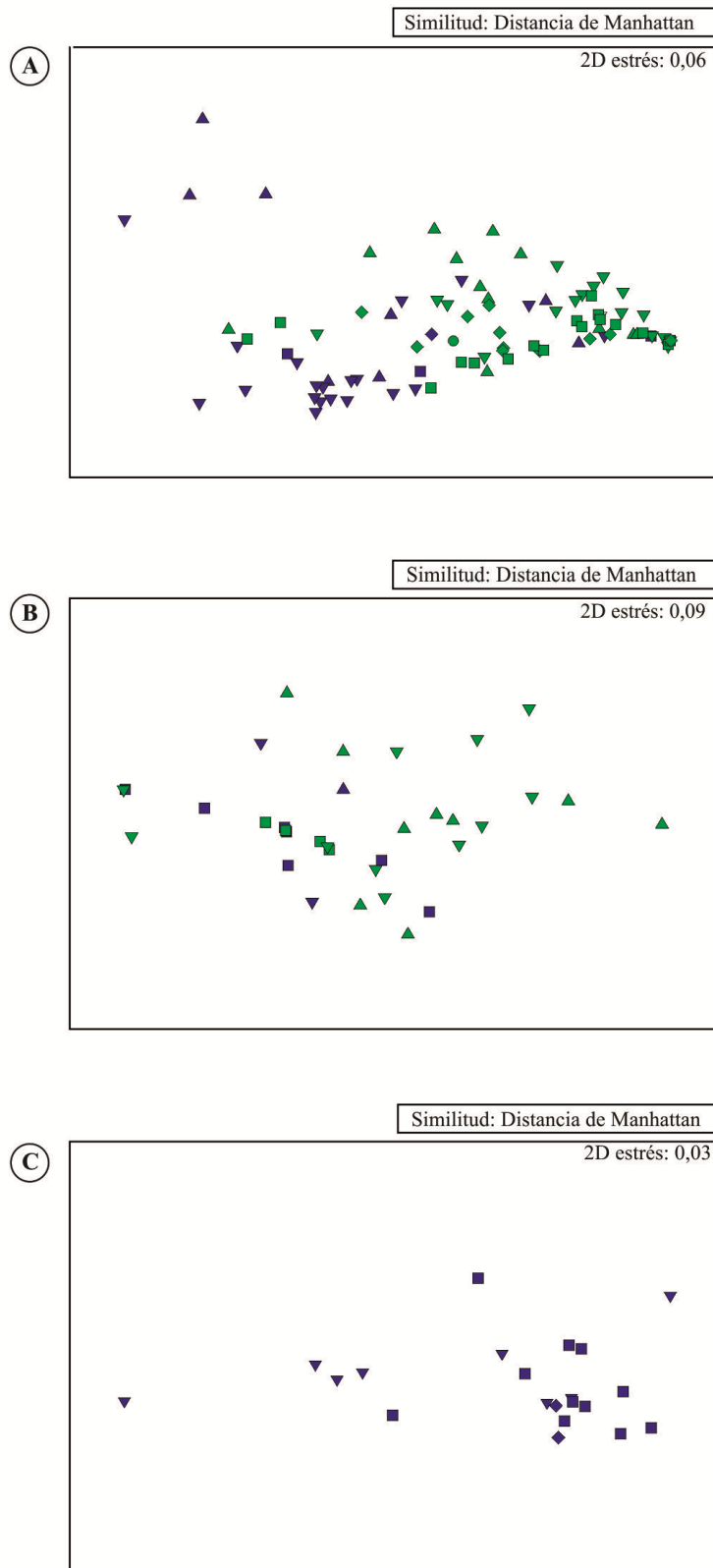
## *Tafonomía*

Los moluscos recuperados estuvieron dominados por fragmentos y la mayoría preservaba menos del 50% del perióstraco, tanto en LIT y AB como en las diferentes profundidades (Figura 6). En NR, las variables tafonómicas variaron entre LIT y AB ( $p < 0,05$ ) pero no en profundidad (Tabla 2, Figura 7-A), estando mejor preservados los moluscos recuperados de AB. El desgaste superficial fue el principal responsable de las diferencias observadas (Figura 6-A). En LM y LC, la preservación fue intermedia a buena (Figura 6B-C) sin diferencias significativas en profundidad y entre LIT y AB (Tabla 3-4, Figura 7B-C).

**Figura 6.** Tafogramas donde se muestra el grado de preservación a diferentes profundidades (Z1, Z2, Z3 Z4 y Z5) y entre las áreas del lago en **A:** NR, **B:** LM, **C:** LC (● = Z1, ○ = Z2, ■ = Z3, □ = Z4, ◆ = Z5, símbolos color verde= litoral, símbolos color azul= aguas abiertas).



**Figura 7.** NMDS de las variables tafonómicas a diferentes profundidades (Z1, Z2, Z3 Z4 y Z5) y entre las áreas del lago en **A.** NR, **B.** LM, **C.** LC ( $\triangle$ = Z1,  $\nabla$ = Z2,  $\square$ = Z3,  $\diamond$ = Z4,  $\circ$ = Z5, símbolos color verde= litoral, símbolos color azul= aguas abiertas).



## DISCUSIÓN

### *Factores que afectan la preservación de moluscos*

Los tres lagos estudiados en la presente contribución exhibieron diferencias en las variables físico-químicas, abundancia de especies y preservación, respondiendo mayormente a variaciones locales. Sin embargo, se pudieron reconocer algunos patrones en común para los tres lagos. Por ejemplo, el área litoral presentó condiciones más ácidas y porcentajes mayores de humedad, materia orgánica y carbonatos, que el área de aguas abiertas. Se sabe que las condiciones ácidas son producidas por la actividad metabólica de los organismos bioturbadores, principalmente por la actividad microbiana durante la descomposición de la materia orgánica (Aller, 1982; Best *et al.*, 2007). En la mayoría de los testigos se observó una mayor abundancia de raíces hacia el tope de las secuencias, que disminuyó gradualmente en profundidad. Estas raíces evidencian una mayor cobertura vegetal en el área litoral, lo que proveería una fuente de materia orgánica importante a través de la degradación de las plantas una vez muertas, lo que también explicaría la disminución del pH en esta área. En algunos testigos de NR, se registraron mayores cantidades de raíces hacia la base de los testigos, lo cual estaría explicando el mayor porcentaje de materia orgánica y condiciones más ácidas en esos niveles. En LC las sucesiones mostraron el mismo patrón observado en los otros dos lagos excepto en Z1 de AB, el cual mostró los porcentajes más altos de humedad, materia orgánica y carbonatos y el pH más bajo, probablemente debido a la alta abundancia de raíces registradas en ese nivel.

Los testigos más largos extraídos del área litoral (comparado con aquellos extraídos de aguas abiertas) en los tres lagos podrían estar indicando mayor sedimentación o menor compactación de los sedimentos en esta área. Como es común en los lagos someros pampeanos, el marcado efecto del viento puede promover el retrabajo y resuspensión de los sedimentos (Quirós *et al.*, 2002). La presencia de las macrófitas emergentes *Schoenoplectus californicus* (C. A. Mey) en el área litoral de estos lagos incrementaría la tasa de sedimentación y, así, los testigos de esta área son más largos que los de aguas abiertas. Además, las macrófitas emergentes tal vez tengan un efecto sustancial en la reducción de la tasa de resuspensión del sedimento (Madsen *et al.*, 2001; Horppila y Nurminen, 2005 y referencias incluidas allí). LC parece ser la excepción ya que el largo de los testigos fue similar en ambas áreas, lo cual podría estar respondiendo a su particular geomorfología y fetch.

### *Abundancia de moluscos y preservación*

La mayoría de los ensambles de moluscos que viven en la región Pampeana prefieren microhábitats localizados en las áreas más someras de los cuerpos de aguas asociados a la densa vegetación (Tietze *et al.*, 2011 y referencias incluidas allí). En el presente estudio los ensambles de muerte fueron recuperados tanto de LIT como de AB. La ausencia de información ecológica sobre la distribución espacial de moluscos dentro de estos lagos impide reconocer si los restos hallados en AB representan ensambles de muerte autóctonos, es decir restos de organismos que vivieron allí (todos los muestreos realizados al presente se hicieron solo en LIT). Otras posibilidades serían el transporte de conchas causado por procesos de mezcla como el movimiento del agua por la acción del viento (Evans, 1994) y la migración de moluscos desde LIT a AB debido a cambios en el tamaño de los lagos como consecuencia de los ciclos de inundación y sequía característicos del paisaje pampeano (Quiros *et al.*, 2006).

La mayor abundancia de moluscos junto con la mejor preservación registrada en AB sugieren un entorno geoquímico menos destructivo que en LIT como se demostró en la sección anterior. Con respecto a lo que ocurre en profundidad, Best *et al.*, (2007) encontraron que la disolución química ocurre predominantemente en los sedimentos superiores debido a la descomposición de la materia orgánica resultando en aguas corrosivas. En NR, Z1 mostró condiciones más ácidas que el resto de la sucesión. Por lo tanto, los restos de moluscos en Z1 estarían sujetos a una mayor disolución y no todos los restos serían capaces de alcanzar Z2, resultando en una menor abundancia en esta última profundidad. En LM, el pH fue bastante alcalino y constante en profundidad lo que permite suponer que las condiciones más ácidas en los sedimentos más superiores no sería en este caso un factor tan importante. Las diferencias encontradas podrían ser consecuencia de la menor abundancia de moluscos en las comunidades vivientes dado que es el lago que presentó mayor conductividad (Capítulo 1). De las nueve especies registradas entre la malacofauna viviente de LC, solo tres fueron recuperadas de los testigos, lo cual documentaría una muy baja fidelidad composicional. Las condiciones más ácidas registradas en este lago explicarían este patrón. En este sentido, LC resultaría un ambiente menos favorable para la preservación de moluscos que los otros dos lagos.

En algunos testigos de NR se registró *H. australis* entre 37 y 48 cm (Z3) en LIT y entre 13 y 20 cm (Z2) en AB. *H. australis* es una especie estuarina que habita ambientes sujetos a la influencia de mareas, siendo muy abundante en la laguna costera Mar Chiquita (De Francesco e Isla, 2003), la cual está localizada en las proximidades de los lagos

estudiados (ver Figura 1 del área de estudio). De Francesco *et al.* (2013) encontraron conchas de *H. australis* entre 55 y 120 cm (388-3680 años cal. A.P) en NR, entre 26 y 71 cm (170-3589 años cal. A.P) en el lago Hinojales- San Leoncio (SL) y entre 65 y 112 cm (670-2750 años cal. A.P) en el lago Lonkoy (LK) (ver Figura 1 del área de estudio). Posiblemente una conexión entre los cuerpos de agua permitió que la especie migrara hacia el continente probablemente como consecuencia de una estabilización ambiental que siguió al ciclo transgresivo-regresivo (entre *circa* 6000 y 2000 años A.P.) (De Francesco *et al.*, 2013). De acuerdo a esto, la presencia de esta especie estuarina dentro de los sedimentos más superficiales de las secuencias estudiadas correspondería a fósiles provenientes de los niveles mencionados por De Francesco *et al.*, (2013), producidos por retrabajamiento.

Las variables tafonómicas medidas no exhibieron diferencias significativas en profundidad ni entre las áreas del lago, con la única excepción de NR. Los moluscos recuperados tuvieron altos grados de fragmentación y pérdida de perióstraco a todas las profundidades, incluso en los sedimentos superficiales, en ambas áreas del lago. Si bien es muy difícil interpretar el origen de la fragmentación dado que la misma puede ocurrir como consecuencia de factores ecológicos, bioestratinómicos y diagenéticos (Zuschin *et al.* 2003), las evidencias en el presente trabajo indican que probablemente los factores ecológicos (bioturbación y pisoteo del ganado) hayan sido los factores más importantes en el origen de la fragmentación. Por un lado, las raíces producirían agua corrosiva dentro del sedimento debido a la descomposición de la materia orgánica lo que favorecería el debilitamiento de las conchas por disolución. Por otro lado, en algunos momentos del año, el nivel de agua decrece debido a períodos de sequía y el ganado vacuno pastorea en el litoral. Como los fragmentos están presentes desde los niveles superficiales del sedimento, no es de esperar que otros factores como la compactación hayan jugado un papel principal en la fragmentación. Además, la fragmentación de las conchas podría ocurrir también por transporte inducido por el movimiento del agua provocado por la acción del viento.

Considerando que el perióstraco no se preservó bien dado que más del 50% se perdió, incluso en los sedimentos superficiales, no es de esperar encontrar fósiles con perióstraco como una condición normal de preservación. Se sabe que las capas orgánicas como el perióstraco ejercen una función protectora en contra de la disolución y procesos de bioerosión (Walker y Golstein, 1999). En NR los moluscos recuperados en AB están mejor preservados que los recuperados del LIT, entonces es de esperar que los primeros tengan mayor porcentaje de perióstraco que los estaría protegiendo de la disolución. Sin embargo, el perióstraco se

perdió por igual en ambas áreas lo que estaría sustentando procesos tafonómicos menos intensos en AB como se discutió previamente.

La evidencia presentada en esta contribución mostró que la mayor destrucción de moluscos tiene lugar en la interfase agua-sedimento y en los primeros 10 cm debajo de la misma, lo que corresponde a la profundidad Z1, y probablemente a la TAZ en estos ambientes lo que se analiza más en detalle en el experimento desarrollado en el capítulo 4.

## CONCLUSIONES

Los ambientes que se desarrollan en el área litoral tienen condiciones más destructivas que aquellos que se desarrollan en aguas abiertas, y por lo tanto, tienen condiciones menos favorables para la preservación de moluscos. Similarmente, las peores condiciones biogeoquímicas ocurren dentro de los primeros 10 cm por debajo de la interfase agua-sedimento (Z1) donde se registraron los porcentajes más altos de humedad, materia orgánica y carbonatos y los valores de pH más bajos. Dicha profundidad probablemente corresponda a la TAZ en estos ambientes.

## CAPÍTULO 4

### *Efecto de la profundidad y del tiempo de permanencia en el sedimento sobre el desgaste superficial de las conchas de moluscos*

#### INTRODUCCIÓN

En los capítulos anteriores se analizó el patrón de preservación de los restos de moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento, así como la variación de las principales variables ambientales que podrían estar influenciándolo. De los resultados obtenidos se desprende que la composición del sedimento, las propiedades intrínsecas de los restos y el tiempo de permanencia en la TAZ, podrían ser factores clave para condicionar la preservación de los restos, lo que también está avalado por estudios previos (Parsons-Hubbard *et al.*, 1999; Best *et al.*, 2007; Kidwell, 2013).

A los fines de poder reconocer los procesos responsables del patrón de preservación, es necesario realizar experimentos en donde se pueda controlar la/s variable/s de interés. La tafonomía experimental ha sido reconocida como uno de los campos más fértiles dentro de la tafonomía actualista, para poder comprender los procesos de fosilización (Briggs, 1995; Parsons-Hubbard *et al.*, 2011). La mayoría de los estudios de tafonomía experimental se han llevado a cabo en laboratorio, debido a que las variables se pueden controlar más fácilmente (e.g., Allison, 1986; Kidwell y Baumiller, 1990). Sin embargo, los estudios a campo han demostrado ser imprescindibles, porque en este caso los restos son expuestos a la totalidad de las variables físicas, químicas y biológicas presentes en los ambientes, lo que difícilmente puede ser replicado en el laboratorio (Parsons-Hubbard *et al.*, 2011).

Dentro de los procesos tafonómicos, la disolución parece ser el factor principal que afecta la preservación, debido fundamentalmente a la actividad de los organismos bioturbadores que producen acidez a través de la respiración y a la degradación de la materia orgánica que regula el estado redox de los sedimentos (Aller, 1982; Walker y Goldstein, 1999; Best *et al.*, 2007; Cherns *et al.*, 2008; 2011). De esta manera, la condición tafonómica de los restos en la TAZ estaría controlada en gran medida por la composición del sedimento (Best *et al.*, 2007). De acuerdo con los resultados obtenidos en el capítulo 3, en los lagos que se estudiaron en la presente Tesis existen diferencias en profundidad en la magnitud de algunas variables físico-químicas del sedimento (pH, contenido de materia orgánica), lo que

podría estar afectando diferencialmente la preservación de los restos. De esta manera, la profundidad de enterramiento podría ser una variable importante para evaluar experimentalmente.

Por otro lado, los procesos tafonómicos que producen la destrucción de los restos parecen ejercer una influencia significativa dentro de los primeros meses desde la muerte del organismo en los ambientes marinos (ver Powell *et al.*, 2008 y referencias allí). Sin embargo, la velocidad con que la alteración del resto tiene lugar en los ambientes de agua dulce es desconocida. Recientemente se realizó un experimento de campo preliminar, de cinco meses de duración en la misma área de estudio de la presente Tesis para evaluar el efecto del perióstraco y de la profundidad de enterramiento sobre el desgaste de las conchas de gasterópodos (Cristini y De Francesco, 2012). A partir de los resultados obtenidos se pudo concluir que el desgaste fue mayor en aquellas conchas que carecían de perióstraco para las dos especies estudiadas (*Heleobia parchappii* y *Biomphalaria peregrina*), siendo mayor el desgaste en el caso de *B. peregrina*. Sin embargo, no se hallaron diferencias en el grado de desgaste superficial a diferentes profundidades, aunque se pudo apreciar un efecto de disolución incipiente. Esto estaría sugiriendo que el tiempo del experimento (5 meses) no habría sido suficiente para que los restos comenzaran a evidenciar desgaste de la superficie.

En el presente capítulo se llevó adelante un experimento de campo para evaluar el efecto de la profundidad de enterramiento y del tiempo de permanencia en la TAZ sobre el desgaste de las conchas. Se eligieron tres profundidades diferentes (5 cm, 20 cm y 35 cm) de acuerdo con las variaciones previamente reconocidas en los testigos extraídos en el capítulo 3 y se evaluaron nueve tiempos de permanencia distintos (6, 9, 12, 15, 18, 21, 24, 27 y 30 meses), con el objetivo de estimar el tiempo mínimo en el que empieza a evidenciarse el desgaste.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Tareas de campo y laboratorio*

El experimento se llevó adelante entre diciembre de 2010 y junio de 2013 (30 meses) en el área litoral del lago Nahuel Rucá (ver Figura 1-B del área de estudio) y fue diseñado de manera tal de poder evaluar el desgaste de las conchas a distintas profundidades por debajo de la interfase agua-sedimento a lo largo del tiempo. A tal fin, las conchas de tres especies de gasterópodos se sometieron a enterramiento a tres profundidades diferentes (5 cm, 20 cm y 35 cm) durante nueve tiempos de permanencia (6, 9, 12, 15, 18, 21, 24, 27 y 30 meses). Los gasterópodos *Heleobia parchappii*, *Biomphalaria peregrina* y *Pomacea canaliculata* fueron seleccionados debido a que presentaron diferencias en sus propiedades intrínsecas (ver capítulo 2) y por ser las más abundantes en los lagos de la región (Tietze y De Francesco, 2010).

A fin de someter las conchas a las distintas condiciones experimentales, se utilizaron estacas de madera de 1,8 m de largo a las cuales se adhirieron bolsas de tela plástica perforada (0,5 mm tamaño de malla) conteniendo los moluscos (Figura 1 A-B). Se colocaron tres bolsas por nivel, cada una con tres conchas de cada una de las especies (Figura 1C-D). Solamente se utilizaron aquéllas que exhibían un estado de preservación excelente (categoría 0). Para remover el perióstraco, las conchas fueron previamente remojadas durante 30 minutos en una solución 50:50 de lavandina comercial y agua, y posteriormente 15 minutos adicionales en lavandina sin diluir. Las bolsas fueron selladas por dos de sus extremos mediante transferencia de calor utilizando una plancha y unidas a la estaca por medio de precintos plásticos. Las estacas fueron enterradas en el campo y removidas en cada uno de los tiempos establecidos. La primera remoción se realizó a los seis meses de colocado el experimento (junio de 2011), de acuerdo con el escaso desgaste observado en el estudio preliminar realizado (Cristini y De Francesco, 2012). Las siguientes remociones se realizaron cada tres meses. Se utilizaron cinco réplicas para cada uno de los tratamientos, con un total de 45 estacas, nueve por cada réplica.

En el laboratorio, las conchas recuperadas fueron lavadas a través de un tamiz de 0,5 mm de abertura de malla, para eliminar el sedimento. El análisis tafonómico consistió en la evaluación bajo lupa binocular (10X) del grado de desgaste de la superficie de la concha. Para ello, se aplicó la misma escala semicuantitativa de tres grados (0 =preservación excelente, 1 =

preservación intermedia, 2 = preservación pobre) utilizada para el análisis de los testigos sedimentarios en el capítulo 3.

### *Análisis de datos*

Para evaluar si existen diferencias en el desgaste superficial entre las distintas profundidades y entre los distintos tiempos de enterramiento se realizó un análisis de varianza no paramétrico de dos vías (PERMANOVA) con 9999 permutaciones utilizando la distancia de Manhattan (Tomašových y Rothfus, 2005) para cada una de las especies estudiadas. El diseño consistió en dos factores: el factor *profundidad* con tres niveles (5, 20 y 35 cm) y el factor *tiempo* con nueve niveles (6, 9, 12, 15, 18, 21, 24, 27 y 30 meses). Cuando hubo diferencia significativa de la interacción o de alguno de los factores, se realizaron comparaciones *a posteriori* (Anderson, 2001). Los análisis se llevaron a cabo utilizando el programa PRIMER-e package (Clarke y Gorley, 2006).

**Figura 1.** Detalle del experimento. **A**, Estacas con las bolsas adheridas a las distintas profundidades, (IAS = Interfase agua-sedimento). **B**, Estacas enterradas en el sitio de muestreo al inicio del experimento en diciembre del 2010. **C**, Detalle de la bolsa utilizada y de los ejemplares de *Heleobia parchappii* y *Biomphalaria peregrina*. **D**, Ejemplar de *Pomacea canaliculata* donde se puede apreciar la diferencia de tamaño con respecto a las otras dos especies *H. parchappii* y *B. peregrina*.



## RESULTADOS

El desgaste superficial de las conchas presentó valores muy bajos a lo largo de los 30 meses de duración del experimento (con valores promedios entre 0,05 y 0,09). El desgaste superficial de *Heleobia parchappii* y *Biomphalaria peregrina* presentó diferencias significativas en profundidad pero no en el tiempo (Tablas 1 y 2), siendo mayor el desgaste a los 5 cm en ambos casos (Figura 2). Sin embargo, en el caso de *H. parchappii* el desgaste en profundidad tuvo lugar de manera gradual existiendo diferencias en todos los niveles (Tabla 1), mientras que para *B. peregrina* el cambio fue más abrupto, no registrándose diferencias significativas entre las mayores profundidades (20 y 35 cm;  $p=0,53$ , Tabla 2). Contrariamente, *Pomacea canaliculata* mostró diferencias significativas de desgaste en el tiempo pero no en profundidad (Tabla 3). En lo que respecta al tiempo, se observó un leve incremento del desgaste superficial a partir de los 12-15 meses (Figura 3). En ninguno de los casos la interacción fue significativa, mostrando que los factores profundidad y tiempo variaron de manera independiente.

**Tabla 1.** Resultados del PERMANOVA de dos factores utilizando distancia de Manhattan, donde se evalúan diferencias en el desgaste superficial de conchas de *Heleobia parchappii* entre diferentes profundidades y diferentes tiempos de permanencia (gl= grados de libertad). Los valores resaltados en negrita indican valores de p significativos.

Fuente	gl	Pseudo-F	p (perm)
Tiempo	8	0,5821	0,8182
Profundidad	2	3,3983	<b>0,0348</b>
Tiempo x Profundidad	16	0,8093	0,7009
Residual	94		
Total	120		
Comparaciones a posteriori	Profundidad (cm)	t	P
	5 vs 20	1,1613	0,2561
	5 vs 35	2,6729	<b>0,0052</b>
	20 vs 35	1,6737	0,0755

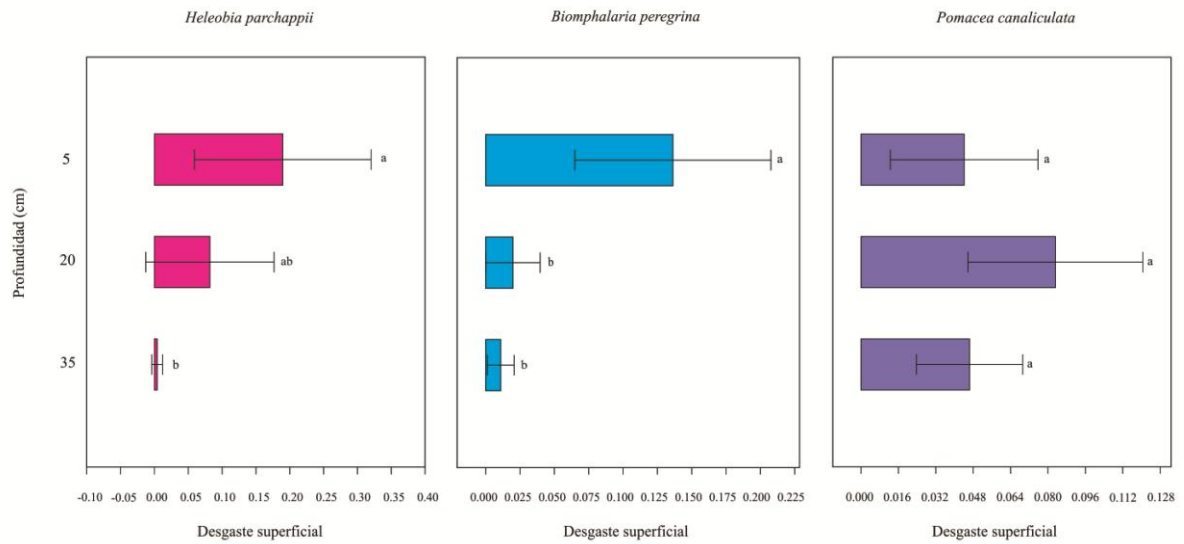
**Tabla 2.** Resultados del PERMANOVA de dos factores utilizando distancia de Manhattan, donde se evalúan diferencias en el desgaste superficial de conchas de *Biomphalaria peregri* entre diferentes profundidades y entre diferentes tiempos de permanencia (gl= grados de libertad). Los valores resaltados en negrita indican valores de p significativos.

Fuente	gl	Pseudo-F	p (perm)
Tiempo	8	0,7198	0,6949
Profundidad	2	10,674	<b>0,0001</b>
Tiempo x Profundidad	16	0,6532	0,8578
Residual	100		
Total	126		
<i>Comparaciones a posteriori</i>			
	Profundidad (cm)	t	p
	5 vs 20	3,2217	<b>0,001</b>
	5 vs 35	3,4574	<b>0,0001</b>
	20 vs 35	0,7295	0,5311

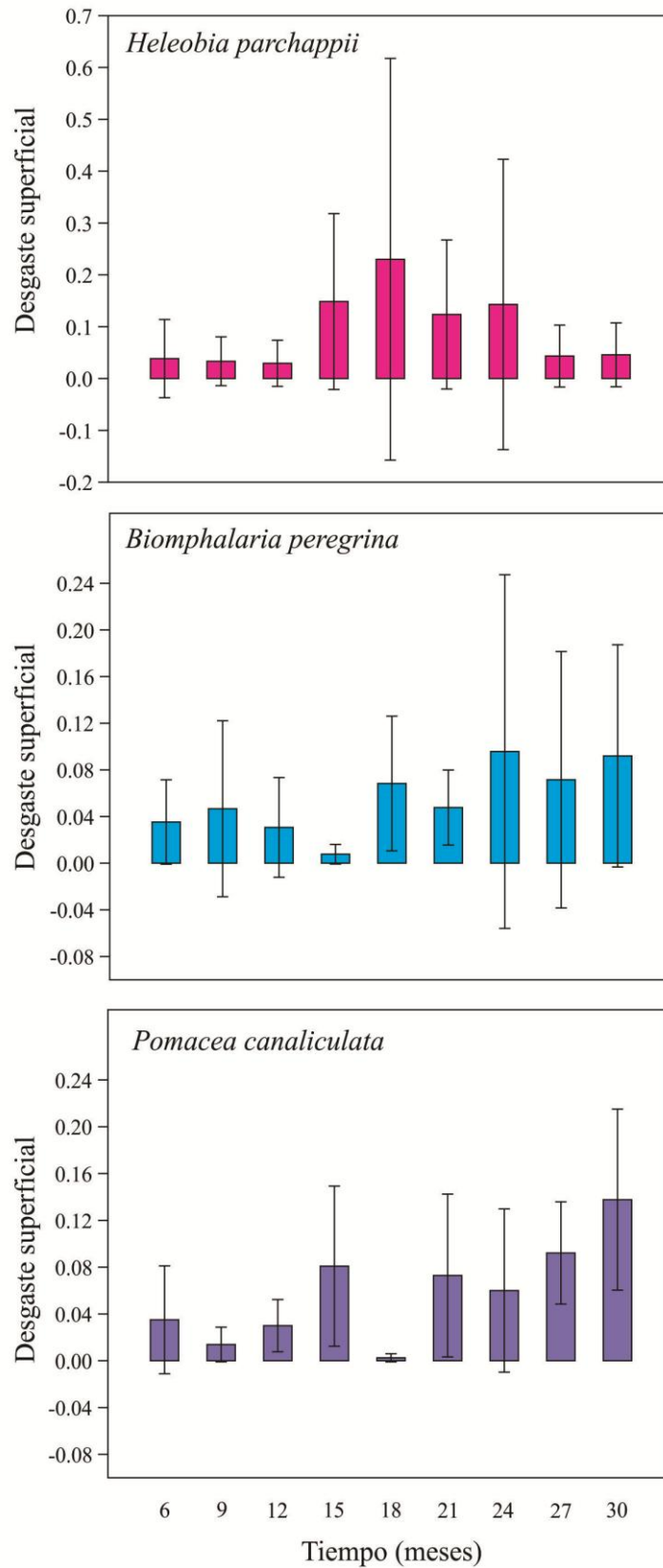
**Tabla 3.** Resultados del PERMANOVA de dos factores utilizando distancia de Manhattan, donde se evalúan diferencias en el desgaste superficial de conchas de *Pomacea canaliculata* entre diferentes profundidades y diferentes tiempos de permanencia (gl= grados de libertad). Valores resaltados en negrita indica valores de p significativos. En las comparaciones *a posteriori* del factor tiempo sólo se muestran los valores de p significativos.

Fuente	gl	Pseudo-F	p (perm)
Tiempo	8	2,4833	<b>0,0171</b>
Profundidad	2	1,7325	0,184
Tiempo x Profundidad	16	1,2423	0,2471
Residual	94		
Total	120		
<i>Comparaciones a posteriori</i>			
	Tiempo (meses)	t	p
	6 vs 30	2,2425	<b>0,0379</b>
	9 vs 27	3,5153	<b>0,003</b>
	9 vs 30	2,9831	<b>0,0075</b>
	12 vs 18	2,1778	<b>0,0385</b>
	12 vs 27	2,4783	<b>0,0198</b>
	12 vs 30	2,5908	<b>0,0155</b>
	15 vs 18	2,1736	<b>0,0353</b>
	18 vs 21	1,9282	<b>0,0334</b>
	18 vs 27	3,8039	<b>0,0009</b>
	18 vs 30	3,1664	<b>0,0043</b>

**Figura 2.** Desgaste superficial de *Heleobia parchappii*, *Biomphalaria peregrina* y *Pomacea canaliculata* en profundidad (5, 20 y 35 cm) luego de los 30 meses del experimento. Letras distintas indican diferencia significativa.



**Figura 3.** Desgaste superficial de *Heleobia parchappii*, *Biomphalaria peregrina* y *Pomacea canaliculata* en el tiempo transcurrido desde el inicio del experimento.



## DISCUSIÓN

El mayor desgaste superficial observado a los 5 cm de profundidad, tanto para *H. parchappii* como para *B. peregrina*, estaría indicando una mayor intensidad de los procesos tafonómicos en los primeros centímetros por debajo de la interfase agua-sedimento promoviendo la disolución de los restos. Se sabe que las condiciones ácidas son producidas por la actividad metabólica de los organismos bioturbadores y por la actividad microbiana procedente de la descomposición de la materia orgánica (Aller, 1982; Smith y Nelson, 2003; Best *et al.*, 2007). Además, la disolución debida a la descomposición de la materia orgánica ocurre predominantemente en los primeros centímetros del sedimento (Best *et al.*, 2007). El mayor porcentaje de materia orgánica se registró principalmente en el tope de las sucesiones sedimentarias (primeros 10 cm) y disminuyó en profundidad (ver capítulo 3). La descomposición de dicha materia orgánica estaría acidificando el agua contenida entre los poros del sedimento y promoviendo la disolución de los moluscos, lo cual está avalado por el bajo (más ácido) pH registrado, y por los índices de saturación de aragonita y calcita cercanos al equilibrio o ligeramente subsaturados, lo que indica que sería factible que se produzca la disolución del  $\text{CaCO}_3$  (ver Capítulo 1). Por debajo de los 5 cm, los procesos serían menos intensos y esto se ve reflejado en el menor desgaste observado a los 20 y 35 cm. Dado que el desgaste superficial de *H. parchappii* decreció gradualmente en profundidad, mientras que el de *B. peregrina* fue más abrupto (solo fue diferente en el nivel más superficial pero no presentó diferencias en profundidad), esto podría estar evidenciando una mayor “sensibilidad” de *H. parchappii* al efecto de la disolución, es decir que sería más susceptible de registrar cambios de manera gradual, lo que destacaría a esta especie como buen indicador tafonómico a una escala de mayor detalle.

*Pomacea canaliculata* no mostró diferencias significativas en profundidad, lo que podría deberse a su mayor tamaño, espesor de la concha (ver capítulo 2). Se sabe que estas variables favorecen la resistencia a la disolución (Canfield y Raiswell, 1991; Smith y Nelson, 2003). Además, la superficie reactiva disponible para la disolución varía con el tamaño. A mayor tamaño menor potencial para la disolución debido a la reducción de la relación superficie volumen (Smith y Nelson, 2003). Por el contrario, las especies de menor tamaño y de conchas más delgadas (como *H. parchappii* y *B. peregrina*) resultan más susceptibles a la disolución y se destruyen más rápidamente, teniendo menor potencial de preservación (Erthal *et al.*, 2011 y referencias allí). Esto está avalado por el mayor desgaste obtenido en las

conchas de estas especies en los primeros centímetros por debajo de la interfase agua-sedimento. Si bien la mineralogía y el contenido orgánico de la matriz esquelética también influyen en la resistencia a la disolución (Smith y Nelson, 2003), no jugarían un rol importante en este caso dado que las conchas de las tres especies están compuestas de aragonita y presentan porcentajes similares de materia orgánica (ver Capítulo 2).

Las especies *H. parchappii* y *B. peregrina* no mostraron diferencias significativas en el tiempo transcurrido desde el inicio del experimento, contrariamente a lo ocurrido con *P. canaliculata*, que presentó un aumento significativo del desgaste superficial a partir de los 12-15 meses. La ausencia de diferencias podría explicarse por los valores bajos de disolución registrados (0,05-0,09), que podrían estar indicando que el tiempo del experimento fue insuficiente para que se evidencie un desgaste significativo. Al ser *H. parchappii* y *B. peregrina* especies de pequeño tamaño y de conchas delgadas, rápidamente empieza a evidenciarse el proceso de disolución, que de haber mantenido el experimento un tiempo aún mayor, probablemente hubiese mostrado diferencias significativas. *Pomacea canaliculata*, que es una especie de mayor tamaño, espesor y carga de rotura, comenzaría a evidenciar el proceso de desgaste un tiempo después (12-15 meses). El hecho de que las diferencias hayan sido significativas en este caso, probablemente se deba a la casi ausencia de desgaste previa a este momento. Sin embargo, los valores son muy bajos y, al igual que en el caso de *H. parchappii* y *B. peregrina*, estarían sugiriendo que el proceso de disolución tendría lugar en un periodo aun mayor al considerado en este experimento. Estos resultados sugieren una tasa de desgaste relativamente baja, comparada con otros ambientes que han sido estudiados.

## CONCLUSIONES

El desgaste superficial de las conchas es de muy baja magnitud al cabo de 30 meses de enterramiento debajo de la interfase agua-sedimento, lo que sugiere una escala mayor de tiempo para que ocurra el proceso. El mayor desgaste superficial fue mayor en los niveles más próximos a la interfase (5 cm) como consecuencia de una mayor intensidad de los procesos tafonómicos. Por debajo de esta profundidad los procesos tafonómicos serían menos intensos evidenciado por el menor desgaste observado a los 20 y 35 cm.

*Heleobia parchappii* y *Biomphalaria peregrina* respondieron de manera similar a la disolución dado que comparten características intrínsecas (menor tamaño, menor espesor de la concha, mayor relación superficie volumen) que les confieren menor resistencia a la disolución, comparado con *Pomacea canaliculata* que presentó características diferentes (mayor tamaño y espesor de la concha y menor relación superficie volumen) otorgándole mayor resistencia a la disolución.

## PARTE III

### Aplicación al registro fósil

## CAPÍTULO 5

### *Caracterización tafonómica de conchas de moluscos holocenos*

## INTRODUCCIÓN

Los capítulos previos estuvieron focalizados en el estudio de los ensambles de muerte, principalmente en el análisis de su estado de preservación en los sedimentos más superficiales (primeros 30 cm) y de las características intrínsecas y extrínsecas que podrían estar afectando su preservación. En los ambientes dulceacuícolas del sudeste pampeano, los ensambles de muerte de moluscos exhiben una alta fidelidad composicional, reflejando la composición taxonómica y abundancia relativa de las especies. Esto sugiere que la señal original no sufriría grandes alteraciones debido a procesos post-mortem durante la transición desde las comunidades vivientes a los ensambles de muerte (Tietze y De Francesco, 2012). Por debajo de la interfase agua-sedimento los ensambles de muerte continúan sometidos a alteraciones tafonómicas durante su permanencia en la TAZ, lo que fue abordado en los capítulos previos. En este capítulo se analizan las características tafonómicas de los restos que se presentan por debajo de la zona de enterramiento final (ensambles fósiles), es decir aquellos restos que ya no están sujetos de manera directa a las condiciones de alteración actuales del cuerpo de agua. Esto nos permite la comparación del estado de preservación con respecto a los ensambles de muerte y, de esta manera, reconocer similitudes y/o diferencias con las condiciones de preservación que ocurren actualmente.

A partir del estudio de sucesiones de moluscos continentales del sudeste pampeano se sabe que durante el Holoceno las condiciones de los cuerpos de agua estuvieron sujetas a variaciones en la conductividad (con alternancia de períodos de agua dulce y otros salobres) y la cobertura vegetal, lo que influyó en el estado de preservación de los ensambles de moluscos, siendo peor la preservación en condiciones de agua dulce (De Francesco *et al.*, 2013). Resulta interesante entonces comparar la magnitud de la alteración tafonómica que tuvo lugar en el pasado con los datos obtenidos en la presente tesis, a los fines de evaluar su importancia como indicador paleoambiental.

El objetivo del presente capítulo es evaluar el estado de preservación exhibido por conchas holocenas obtenidas de un testigo sedimentario y analizar si existen diferencias de

preservación en profundidad. Los resultados obtenidos y las interpretaciones realizadas en este capítulo se compararán con aquellos obtenidos a partir del análisis realizado en testigos cortos de ambientes actuales en el capítulo 3. De esta manera se podrá comparar la magnitud del daño a escalas diferentes y cómo difieren los ensambles de muerte de los ensambles fósiles en el mismo cuerpo de agua.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Muestreo y análisis de laboratorio*

Los moluscos fueron recuperados de un testigo sedimentario de 140 cm de largo, extraído de la parte más profunda del lago Nahuel Rucá (Figura 1-B del área de estudio) con un muestreador *vibracore*, en abril del 2012. El testigo fue extraído del mismo sitio donde Stutz *et al.* (2010) extrajeron un testigo para el análisis de polen, palinomorfos no polínicos (NPP), microfósiles calcáreos, macrorestos vegetales, diatomeas, quistes de crisófitas y fitolitos. La nueva sucesión sedimentaria fue correlacionada con la previa en base a la sedimentología y estratigrafía y se ajustó la cronología. Se realizaron cinco dataciones radiocarbónicas sobre conchas de *Heleobia parchappii* y aquenios de *Schoenoplectus californicus* (Tabla 1). Además, en esta nueva sucesión sedimentaria se reconocieron las mismas unidades litológicas que las descritas por Stutz *et al.* (2010) (De Francesco *et al.*, 2013). De acuerdo a los cambios litológicos observados, se identificaron tres niveles estratigráficos. El nivel basal (127-118 cm) consistió en sedimentos limo-arenosos con concreciones calcáreas y bajo porcentaje de materia orgánica (<10%). El siguiente nivel (118-86 cm) se caracterizó por sedimentos ricos en arcillas y bajo porcentaje de materia orgánica (<10%). El nivel superior (86-0cm) presentó bajo porcentaje de materia orgánica (10%) en los niveles basales incrementándose hasta 56% entre los 75 y 58 cm. Por encima de los 58 cm, la materia orgánica disminuyó, primero abruptamente y luego gradualmente alcanzando valores de 6% a los 30 cm, incrementándose luego hacia el tope alcanzando valores superiores a 20%.

**Tabla 1.** Tabla de dataciones radiocarbónicas AMS del lago NR.

Profundidad (cm)	Material datado	Años $C^{14}$ AP	Años cal. AP	$2\sigma$ rango	Referencia
51-53	Aquenios	$332 \pm 34$	388	297–455	Stutz <i>et al.</i> (2010)
71-72	Aquenios	$871 \pm 35$	736	677–793	Stutz <i>et al.</i> (2010)
83	conchas	$3480 \pm 40$	3680	3572–3781	Stutz <i>et al.</i> (2010)
100	conchas	$2553 \pm 25$	2597	2459–2736	De Francesco <i>et al.</i> (2013)
116	conchas	$3501 \pm 38$	3722	3611–3833	De Francesco <i>et al.</i> (2013)

En el laboratorio, el testigo fue submuestreado a intervalos contiguos de 1 cm. Las muestras fueron lavadas a través de tamices de 0,5 mm de abertura de malla y se recuperaron los restos de moluscos, tanto especímenes enteros como fragmentos y se analizaron bajo lupa binocular (10x). Las conchas recuperadas fueron identificadas a nivel de especie (cuando fue posible) y contadas. Cualquier fragmento que incluyera el ápex fue considerado como un individuo. La condición tafonómica de las conchas (grado de fragmentación, desgaste superficial y presencia de perióstraco) se evaluó siguiendo la misma metodología que en el capítulo 3.

#### *Análisis de datos*

Para evaluar la condición tafonómica se realizó: 1- un análisis de agrupamiento y 2- un análisis de varianza no paramétrico de una vía (PERMANOVA). En el primer caso se utilizó la distancia euclídeana (Legendre y Birks, 2012) respetando el orden estratigráfico de las muestras. La secuencia sedimentaria se dividió en cuatro zonas diferentes caracterizadas por la abundancia y composición de especies. Se utilizó el programa R versión 2.12.2 (R Development Core Team, 2011), incluyendo el paquete “rioja” versión 0.5-6 (Juggins, 2009).

En el segundo caso se realizó un PERMANOVA con 9999 permutaciones utilizando la distancia de Manhattan (Tomašových y Rothfus, 2005), para las variables tafonómicas fragmentación, desgaste superficial y presencia del perióstraco. El diseño consistió en el

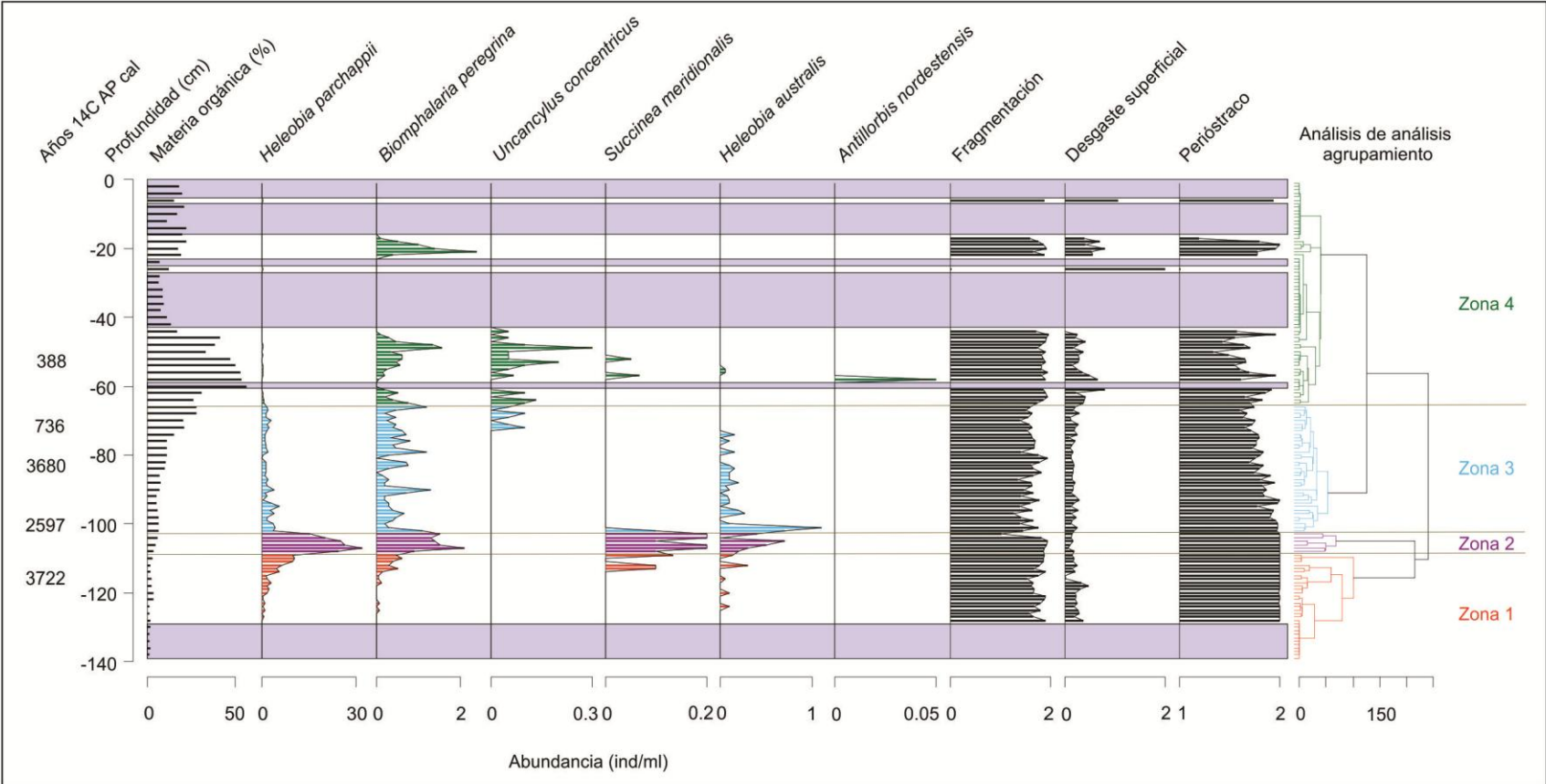
factor “*profundidad*” con cuatro niveles (Z1, Z2, Z3 y Z4) definidos a partir de la zonación obtenida del análisis de agrupamiento, siguiendo el mismo criterio utilizado en el capítulo 3. Cuando hubo diferencia significativa se realizaron comparaciones *a posteriori* (Anderson, 2001). Solo se utilizaron las muestras con  $n > 10$ . A su vez, se realizó un NMDS para visualizar el patrón multivariado entre las observaciones. Los análisis se llevaron a cabo utilizando el programa PRIMER-e package (Clarke y Gorley, 2006). Las variables tafonómicas fueron graficadas individualmente mediante tafogramas utilizando el programa PAST versión 1.81 (Hammer *et al.*, 2008).

## RESULTADOS

Se identificaron 6 especies: *Heleobia parchappii*, *Biomphalaria peregrina*, *Uncancylus concentricus*, *Succinea meridionalis*, *Heleobia australis* y *Antillorbis nordestensis*. Todas las especies, excepto *H. australis*, habitan los cuerpos de agua dulce de la zona. Esta última es una especie estuarina que habita en ambientes sujetos a influencia marina, siendo muy abundante en la laguna Mar Chiquita (De Francesco e Isla, 2003) ubicada en las proximidades del área de estudio (ver Figura. 1-A del área de estudio). La sucesión sedimentaria mostró un registro completo de moluscos entre los 127 y 43 cm (3722-388 años cal AP). Por debajo de los 127 cm los niveles fueron estériles al igual que en la mayoría de los niveles ubicados por encima de los 43 cm. *Heleobia parchappii* fue la especie dominante a lo largo de la sucesión excepto cerca del tope donde dominó *B. peregrina* (Figura 1).

El análisis de agrupamiento permitió dividir la sucesión sedimentaria en cuatro zonas. La zona 1 estuvo comprendida entre los 127 y los 109 cm. La abundancia de moluscos se incrementó desde la base hasta alcanzar un pico máximo a los 109-103 cm que corresponde a la zona 2, excepto para *H. australis* que alcanzó su pico máximo en la base de la zona 3. Tanto la zona 1 como la zona 2, estuvieron caracterizadas por la presencia de cuatro especies: *H. parchappii*, *B. peregrina*, *S. meridionalis* y *H. australis*, estas tres últimas en menor abundancia que la primera. La zona 3, comprendida entre los 103 y los 66 cm, se caracterizó por una disminución de la abundancia de moluscos con respecto a la zona anterior y por la aparición de *U. concentricus* a los 72 cm (736 años cal AP). Estas tres zonas están comprendidas en edades que van desde los 3722 a los 736 años cal AP. Por último, la zona 4 correspondió al tope de la sucesión a partir de los 66 (a partir de 736 años cal AP). Esta zona se caracterizó por una zona basal (66-43 cm) con presencia de moluscos y una zona estéril hacia el tope (43-0 cm), excepto entre los 25-16 cm que estuvo dominado por *B. peregrina*. La zona basal se caracterizó por la presencia de *U. concentricus*, *B. peregrina* y en menor abundancia *S. meridionalis* y *A. nordestensis*, esta última registrándose por primera vez en toda la sucesión sedimentaria. Se observó una disminución en abundancia de *H. parchappii*, siguiendo con la tendencia de la zona anterior y se registraron unos pocos ejemplares de *H. australis* (Figura 1).

**Figura 1.** Valores de materia orgánica (%), abundancia de moluscos (ind/ml) y variables tafonómicas obtenidos de la secuencia sedimentaria extraída del lago NR.

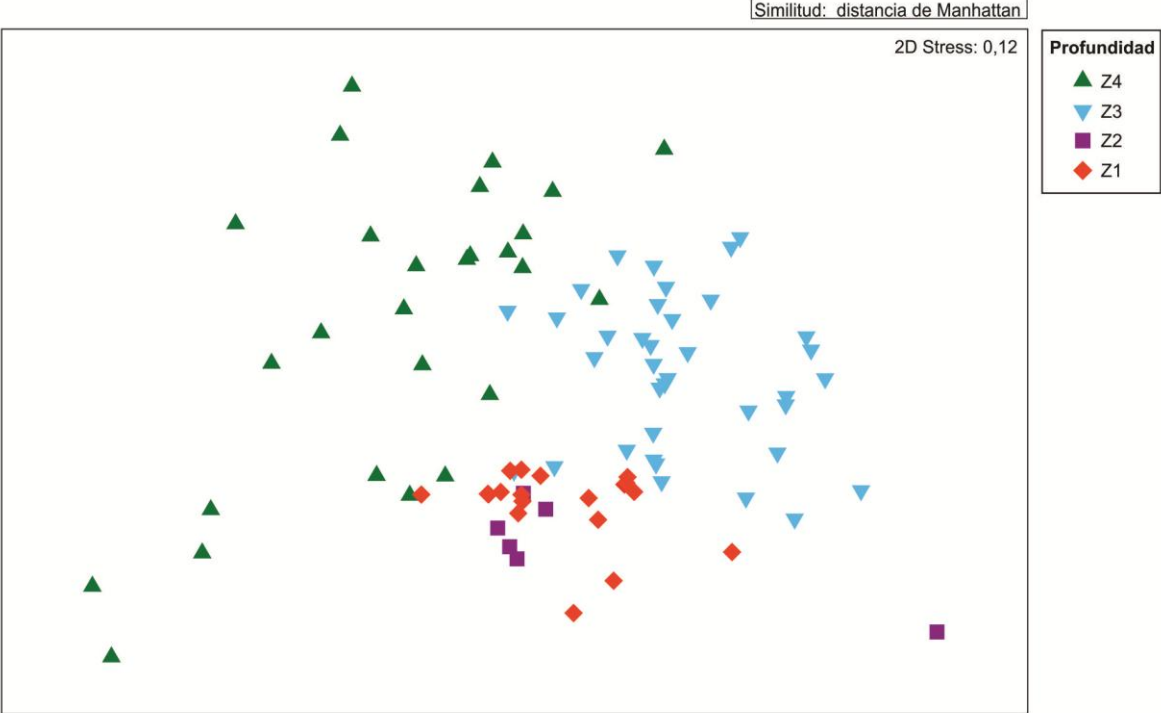


Los resultados del PERMANOVA indicaron que la condición tafonómica de los restos fósiles varió significativamente entre todas las profundidades, excepto entre las profundidades Z1 y Z2, lo cual puede observarse claramente en el espacio multivariado definido por las variables tafonómicas donde sólo las profundidades Z1 y Z2 se superponen (Tabla 2, Figura 2). El desgaste superficial y el perióstraco fueron las principales responsables de las diferencias encontradas (Figuras 1 y 3). El grado de fragmentación fue constante a lo largo de toda la sucesión con valores cercanos a 2. Sin embargo, el perióstraco varió presentando los valores más altos (2) en Z1 y Z2 y los más bajos (1,3-2) en Z3 y Z4. El desgaste superficial también fue diferente en profundidad indicando una buena preservación de los restos en las zonas basales con valores entre 0 y 0,47, encontrándose en peores condiciones los correspondientes al tope de la secuencia (Z4) con valores entre 0 y 1,06 (Figura 3).

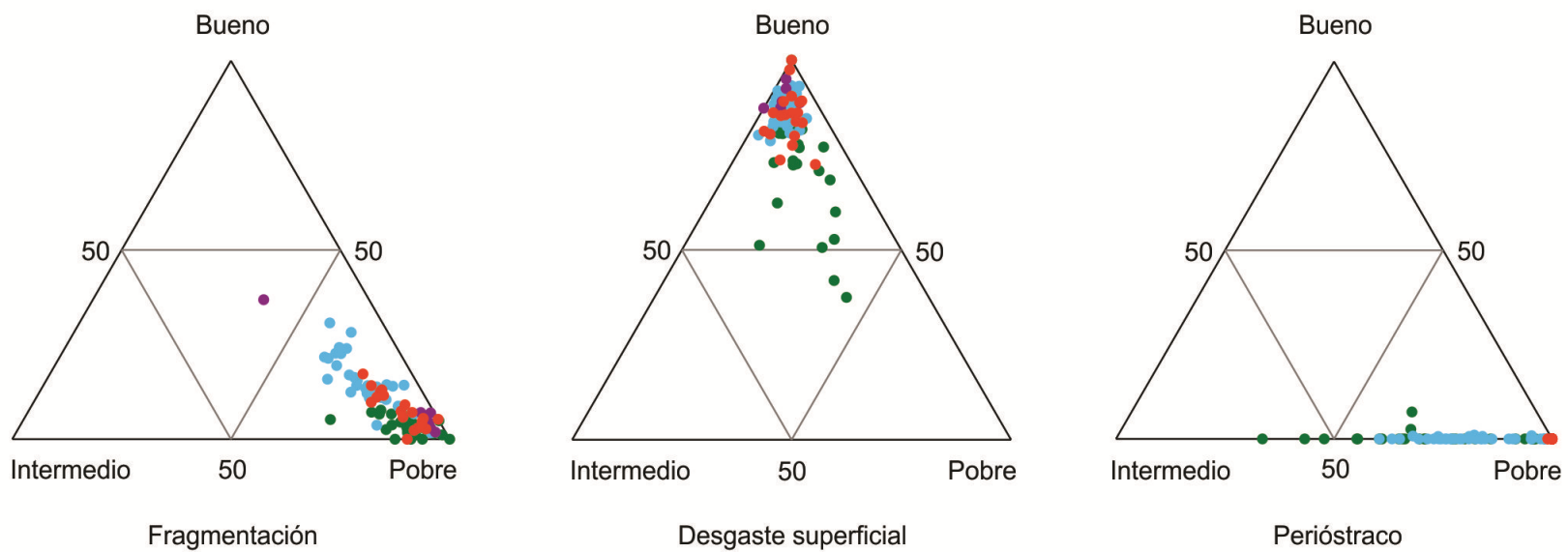
**Tabla 2.** Resultado del PERMANOVA de una vía donde se evalúan diferencias en las variables tafonómicas a diferentes profundidades (Z1, Z2, Z3 y Z4), basado en la distancia de Manhattan. \* Test *a posteriori* entre las diferentes profundidades (gl= grados de libertad, SC= suma de cuadrados, MC= media de los cuadrados).

Fuente de variación	gl	SC	MC	Pseudo-F	p (perm)
Profundidad	3	7,8351	2,6117	22,59	<b>0,0001</b>
Residual	85	9,8272	0,11561		
Total	88	17,662			
*Grupos	t		p (perm)		Permutaciones
Z4 vs Z3	6,3478		<b>0,0001</b>		9958
Z4 vs Z2	3,1346		<b>0,0003</b>		9911
Z4 vs Z1	4,3369		<b>0,0001</b>		9967
Z3 vs Z2	3,528		<b>0,0001</b>		9943
Z3 vs Z1	5,5186		<b>0,0001</b>		9954
Z2 vs Z1	1,5737		0,0877		9702

**Figura 2.** Diagrama de NMDS de las variables tafonómicas a diferentes profundidades.



**Figura 3.** Tafogramas para las variables fragmentación, desgaste superficial y perióstraco. (círculo anaranjado= Z1, círculo violeta= Z2, círculo celeste= Z3 y círculo verde= Z4).



## DISCUSIÓN

De la totalidad de especies presentes en los ensambles de muerte ubicados por debajo de la interfase agua-sedimento (capítulo 3) sólo el 50 % estuvo representado en el registro fósil del lago (*Heleobia parchappii*, *Biomphalaria peregrina*, *Uncancylus concentricus* y *Antillorbis nordestensis*). Si bien *H. australis* también fue encontrada en los testigos actuales no es una especie que habita estos cuerpos de agua dulce y posiblemente su presencia en los sedimentos superficiales se deba al retrabajo de niveles fósiles (capítulo 3). Por otra parte, *Musculium argentinum*, *Drepanotrema kermatoides* y *Pomacea canaliculata* no estuvieron representadas en los ensambles fósiles. Esto podría deberse a que las especies no desarrollaron poblaciones estables en el pasado debido a las condiciones ambientales del momento que podrían haber resultado desfavorables, o a la presencia de características intrínsecas menos favorables (tamaño pequeño, conchas delgadas, mayor relación superficie volumen) que estarían afectando negativamente su potencial de preservación (capítulo 2). Otra posibilidad es el hecho de que se encuentran en menor abundancia en las poblaciones naturales, lo que baja la probabilidad de preservación.

Si bien las especies de moluscos de tamaño pequeño y conchas más delgadas resultan más susceptibles a la disolución y se destruyen rápidamente, teniendo un menor potencial de preservación (Erthal *et al.*, 2011 y referencias allí), la representación de un taxón actual en un ensamble fósil no depende solamente de su probabilidad de preservación sino también de la contribución de las poblaciones originales (abundancia y tasas de aporte de individuos al registro sedimentario) (Behereismeyer *et al.*, 2005). En este sentido, especies con características menos favorables para su preservación (tamaño pequeño, conchas delgadas, alto porcentaje de contenido orgánico en la matriz esquelética, etc.) (Capítulo 2) pueden ser bien preservadas al ser compensadas con otros factores biológicos como una mayor abundancia en los ensambles originales. Esto podría explicar la buena preservación fósil de las lapas de agua dulce, *Uncancylus concentricus*, que son abundantes en las poblaciones modernas de los lagos someros. Sin embargo, no sería el caso de *M. argentinum* y *D. kermatoides*, las cuales usualmente están en baja abundancia (Tietze y De Francesco, 2012) o sólo se encuentran en alguna estación del año (Tietze Eleonor com. pers.).

Con respecto a *Pomacea canaliculata*, si bien presenta mayor tamaño y espesor de la concha (Capítulo 2), la ausencia de registro podría deberse a una baja abundancia en los ensambles originales (Tietze y De Francesco, 2012). Martin y De Francesco (2006)

concluyeron que el escaso registro de *P. canaliculata* en sedimentos del Pleistoceno tardío y Holoceno de Argentina, sería consecuencia de una baja abundancia en el pasado y no debida a un bajo potencial de fosilización. En ese sentido, un taxón con mayor durabilidad podría no ser registrado si su abundancia es baja en los ensambles originales (Behrerensmeyer *et al.*, 2005). Por otra parte, es también posible que el diámetro del muestreador utilizado (6 cm) no sea lo suficientemente representativo para capturar especies de tamaño relativamente grande como *P. canaliculata*.

Las diferencias tafonómicas encontradas en profundidad estarían respondiendo a diferencias ambientales en los distintos niveles, de acuerdo a las reconstrucciones realizadas en trabajos previos en este mismo lago (De Francesco *et al.*, 2013; Hassan *et al.*, 2014). De acuerdo con estos autores, el desgaste superficial fue menor en aquellos niveles más viejos caracterizados por un cuerpo de agua salobre a salino, mientras que en los niveles más jóvenes caracterizados por condiciones de agua dulce el desgaste superficial fue mayor, indicando peor preservación. Las zonas correspondientes a Z1 y Z2, caracterizadas por mayor salinidad que la actual, y Z3, que representa un ambiente de transición desde agua salobre a dulce (Stutz *et al.*, 2010; De Francesco *et al.*, 2013; Hassan *et al.*, 2014), tienen menores valores de desgaste superficial, mientras que la zona 4, caracterizada por un cuerpo de agua dulce similar al actual, con incremento en la cobertura vegetal y eutrófico a hipereutrófico, presenta los mayores valores de desgaste superficial, indicando una peor preservación (Figuras 1 y 3). La peor preservación observada en esta zona junto con la menor abundancia registrada y la presencia de muchos niveles estériles, en particular en los primeros 15 cm, podría deberse a que se trata de un ambiente diferente a los desarrollados en el pasado y a que además coincide con la zona donde se produce la mayor destrucción de los restos en los sistemas de agua dulce actuales (TAZ) (ver Capítulo 3).

Por otra parte, en el capítulo 3 se concluyó que no es de esperar que se recuperen restos fósiles con una buena preservación del perióstraco como una condición normal de preservación. Esto se vio reflejado en la pobre preservación que presentaron en general las conchas holocenas estudiadas. Por último, al igual que en los testigos cortos analizados en el capítulo 3, los restos recuperados de la sucesión holocena estuvieron muy fragmentados en todos los niveles, incluso desde niveles superficiales. Es probable que factores ecológicos como la bioturbación, que habrían ocurrido mientras los ensambles de muerte se encontraban en la TAZ, sean los principales responsables de la fragmentación en la sucesión holocena, al igual que lo ocurrido en los testigos cortos.

## CONCLUSIONES

La condición tafonómica de los fósiles varió en profundidad, registrándose las mejores condiciones en los niveles basales de características más salobres y las peores condiciones en el tope de la sucesión, de características diferentes a las desarrolladas en ambientes pasados y, además, coincidiendo con la zona donde se produce la mayor destrucción de los restos en los sistemas de agua dulce actuales (TAZ).

El ambiente actual correspondiente a los primeros 30 cm analizados en los testigos cortos del capítulo 3, no sería un buen análogo para realizar interpretaciones paleoambientales dado que las condiciones actuales difieren notablemente de las desarrolladas en el pasado.

## DISCUSIÓN GENERAL

Los lagos someros del sudeste bonaerense presentan un área litoral fuertemente vegetada que les otorga condiciones biogeoquímicas menos favorables (pH más ácidos y mayor concentración de materia orgánica) para la preservación de moluscos, comparado con el área de aguas abiertas que generalmente está libre de vegetación. Esta mayor cobertura vegetal en el área litoral se evidencia por la alta abundancia de raíces presentes en los primeros centímetros por debajo de la interfase agua-sedimento, y tendrían un rol importante como fuente de materia orgánica disponible para ser degradada luego de la muerte de las plantas, produciendo aguas corrosivas y disminuyendo el pH en esta área, principalmente durante las estaciones más cálidas (otoño y verano) que es donde ocurre la mayor actividad microbiana (Walker, 2001). Este patrón fue más marcado en NR, debido a que los moluscos recuperados de los testigos cortos extraídos de aguas abiertas fueron más abundantes y exhibieron mejor estado de preservación que aquellos recuperados del litoral. También se evidenció en LC donde directamente no se recuperaron restos de moluscos del área litoral. Además, de las nueve especies registradas entre la malacofauna viviente de LC, solo tres fueron recuperadas de los testigos, lo cual documentaría una muy baja fidelidad composicional. Las condiciones más ácidas registradas en este lago explicarían este patrón. En este sentido, LC resultaría un ambiente menos favorable para la preservación de moluscos que los otros dos lagos. LM representaría un caso particular donde la alta conductividad del lago durante todo el año jugaría un doble rol. Por un lado, estaría limitando el desarrollo de las comunidades vivientes dado que es el lago con menor abundancia y riqueza específica, comparado con NR y LC (Tietze com. pers.). Por otro lado, la mayor conductividad probablemente estaría otorgando condiciones favorables para la preservación, de ahí que no se encuentre diferencia en cuanto a la abundancia y preservación de los ensambles de muerte entre los compartimentos de este lago. Estas diferencias observadas entre los tres lagos dan cuenta de una importante heterogeneidad ambiental en la región. Por lo tanto, a pesar de ser lagos con ciertas similitudes y estar muy cerca unos de otros, presentan diferencias, por lo que no es esperable un mismo patrón de preservación en todos los lagos a pesar de encontrarse en una misma región.

Con respecto a lo que ocurre en profundidad, Best *et al.*, (2007) encontraron que la disolución química ocurre predominantemente en los sedimentos superiores debido a la descomposición de la materia orgánica resultando en aguas corrosivas. Dada la mayor concentración de materia orgánica y pH más ácido registrado en los sedimentos más

superficiales (primeros 10 cm) junto con los índices de saturación de aragonita y calcita cercanos al equilibrio o ligeramente subsaturados, podemos suponer que es factible que estuviera ocurriendo disolución en los sedimentos de los lagos someros estudiados. De hecho, la mayor destrucción tafonómica se produjo entre los 5 y 10 cm por debajo de la interfase agua-sedimento, lo que correspondería a la TAZ en estos ambientes. Por debajo de esa profundidad los procesos tafonómicos serían menos intensos evidenciado por el menor desgaste registrado a los 20 y 35 cm durante el experimento de campo. De esta manera estaríamos corroborando la primera hipótesis planteada, es decir, que en los lagos someros pampeanos la mayor destrucción de los restos se produce por la acción de los organismos bioturbadores. El proceso de desgaste superficial comenzaría a evidenciarse a partir de los 12-15 meses luego de que los organismos son incorporados dentro del sedimento, al menos para el caso de especies de gran tamaño y espesor de la concha como *Pomacea canaliculata* como se demostró con el experimento de campo.

Con respecto a la caracterización de las especies estudiadas, las mismas presentaron un conjunto de características intrínsecas diferentes que les otorgaron distinta resistencia a la rotura y por ende diferente potencial de preservación, corroborando la segunda hipótesis planteada, es decir, que las distintas especies de moluscos presentes en los lagos pampeanos tienen diferente potencial de preservación. La composición mineralógica fue principalmente de aragonita y la cantidad de materia orgánica variable según la especie. Las variables morfológicas medidas (largo, alto, ancho, espesor, biovolumen y peso) también variaron según la especie y estuvieron todas correlacionadas con la carga de rotura, no hubo una única variable como el espesor de la concha en ambientes marinos que se correlacione con la carga de rotura (Zuschin y Stanton, 2001). El método estadístico de fractura frágil propuesto por Weibull, se presentó como herramienta válida para el análisis de la resistencia a la rotura de moluscos dulceacuícolas. La teoría modeló el comportamiento a la rotura mediante la propagación de fisuras a rotura catastrófica, con un enfoque probabilístico. La tensión de rotura (*Shell strength*) resultó ser mejor parámetro que la carga de rotura (*Crush resistance*) para caracterizar la resistencia mecánica de los moluscos dado que no depende ni del tamaño ni de la forma del material. La especie de mayor biovolumen, *Pomacea canalicula*, resultó ser la especie que soporta mayor carga de rotura, sin embargo cuando se analiza la tensión de rotura la especie de menor biovolumen *Heleobia australis* resultó ser la de mayor resistencia.

Si bien las características intrínsecas influyen en el potencial de preservación, la representación de un taxón actual en un ensamble fósil no depende solamente de su probabilidad de preservación sino también de la contribución de las poblaciones originales

(abundancia y tasas de aporte de individuos al registro sedimentario) (Behereismeyer *et al.*, 2005). Esto podría explicar por qué algunas especies presentes en los ensambles de muerte no se registraron en los ensambles fósiles. Por ejemplo, especies con características menos favorables para su preservación (tamaño pequeño, conchas delgadas, alto porcentaje de contenido orgánico en la matriz esquelética, baja resistencia a la rotura, etc.) (Capítulo 2) pueden ser bien preservadas al ser compensadas con otros factores biológicos como una mayor abundancia en los ensambles originales. Esto podría explicar la buena preservación fósil de las lapas de agua dulce, *Uncancylus concentricus*, que son abundantes en las poblaciones modernas de los lagos someros. Sin embargo, no sería el caso de *M. argentinum* y *D. kermatoides*, las cuales usualmente están en baja abundancia (Tietze y De Francesco, 2012) o sólo se encuentran en alguna estación del año (Tietze Eleonor com. pers.).

Los ensambles fósiles así como los ensambles de muerte estudiados en la presente tesis estuvieron dominados por *Heleobia parchappii*. Esta especie presentó un conjunto de características (tamaño pequeño, conchas delgadas, mayor relación superficie volumen) que la hacen más susceptible a la disolución, comparada con otras especies de mayor tamaño y conchas más gruesas (capítulo 4). Por otro lado, resultó ser la especie dulceacuícola con mayor resistencia a la rotura, característica que estaría influyendo positivamente en su potencial de preservación, dado que la fragmentación en partes más pequeñas disminuye las posibilidades de preservación (Nelson y Smith, 2003). De esta manera, la mayor resistencia junto con la mayor abundancia en las poblaciones naturales compensarían las características que la hacen más vulnerables (tamaño pequeño, conchas delgadas, mayor relación superficie volumen) y explicarían la dominancia de esta especie en los ensambles de muerte y fósiles.

La condición tafonómica de los fósiles varió en profundidad, registrándose las mejores condiciones en los niveles basales, de características paleoambientales más salobres y las peores condiciones en el tope de la sucesión. La peor preservación observada en esta zona junto con la menor abundancia registrada y la presencia de muchos niveles estériles, en particular en los primeros 15 cm, podría deberse a que se trata de un ambiente diferente a los desarrollados en el pasado y que además coincide con la zona donde se produce la mayor destrucción de los restos en los sistemas de agua dulce actuales (TAZ). De esta manera, las diferencias tafonómicas encontradas en profundidad estarían respondiendo a diferencias ambientales en los distintos niveles, de acuerdo a las reconstrucciones realizadas en trabajos previos en este mismo lago (De Francesco *et al.*, 2013; Hassan *et al.*, 2014). Por lo tanto, el ambiente actual correspondiente a los primeros 30 cm analizados en los testigos cortos del

capítulo 3, no sería un buen análogo para realizar interpretaciones paleoambientales dado que las condiciones actuales difieren notablemente de las desarrolladas en el pasado.

Por último, como se concluyó en el capítulo 3, no es de esperar que se recuperen restos fósiles con una buena preservación del perióstraco como una condición normal de preservación. Esto se vio reflejado en la pobre preservación que presentaron en general las conchas holocenas estudiadas. Al igual que en los testigos cortos analizados en el capítulo 3, los restos recuperados de la sucesión holocena estuvieron muy fragmentados en todos los niveles, incluso desde niveles superficiales. Es probable que factores ecológicos como la bioturbación, que habrían ocurrido mientras los ensambles de muerte se encontraban en la TAZ, sean los principales responsables de la fragmentación en la sucesión holocena, al igual que lo ocurrido en los testigos cortos.

Para finalizar, la composición del sedimento y la química del agua intersticial junto con la actividad de los organismos bioturbadores así como las propiedades intrínsecas de las especies de moluscos y el tiempo de permanencia en la TAZ, son los factores que controlan la preservación de moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento en los lagos someros del sudeste bonaerense.

## CONCLUSIONES GENERALES

- ✓ Los sedimentos de los lagos someros pampeanos resultaron ser ambientes altamente reductores indicando que la descomposición de la materia orgánica ocurre principalmente mediante la reducción del sulfato y metanogénesis, acidificando el medio y produciéndose subsaturación de carbonato de calcio en los sedimentos. Esto se vio reflejado en los índices de saturación de aragonita y calcita cercanos al equilibrio o ligeramente subsaturados, lo que lleva a suponer que los restos que se encuentran en los sedimentos pueden estar sujetos a disolución. No se espera que ocurra lo mismo en los restos que se encuentran en contacto con la columna de agua, la cual está fuertemente saturada.
- ✓ Las especies estudiadas presentaron un conjunto de características intrínsecas que les confieren distinta resistencia a la rotura y por ende un potencial de preservación diferente. La composición mineralógica fue principalmente de aragonita y la cantidad de materia orgánica variable según la especie. Las variables morfológicas medidas también variaron según la especie y estuvieron todas correlacionadas con la carga de rotura, no hubo una única variable como el espesor de la concha en ambientes marinos que se correlacione con la carga de rotura. La tensión de rotura (*Shell strength*) resultó ser mejor parámetro que la carga de rotura (*Crush resistance*) para caracterizar la resistencia mecánica de los moluscos dado que no depende ni del tamaño ni de la forma del material.
- ✓ Los ambientes que se desarrollan en el área litoral de los lagos tienen condiciones más destructivas que aquellos que se desarrollan en aguas abiertas, y por lo tanto, presentan condiciones menos favorables para la preservación de moluscos. Similarmente, las peores condiciones biogeoquímicas ocurren dentro de los primeros 5-10 cm por debajo de la interfase agua-sedimento donde se registraron los porcentajes más altos de humedad, materia orgánica y carbonatos y los valores de pH más bajos. Dicha profundidad probablemente corresponda a la TAZ en estos ambientes. Por debajo de esta profundidad los procesos tafonómicos serían menos intensos evidenciado por el menor desgaste observado.
- ✓ Los valores de desgaste superficial registrados fueron muy bajos, sugiriendo un proceso lento y de baja magnitud que apenas se evidencia luego de 30 meses de experimento.

- ✓ La condición tafonómica de los fósiles varió en profundidad, registrándose las mejores condiciones en los niveles basales de características más salobres y las peores condiciones en el tope de la sucesión de características diferentes a las desarrolladas en ambientes pasados y, además, coincidiendo con la zona donde se produce la mayor destrucción de los restos en los sistemas de agua dulce actuales (TAZ).
- ✓ El ambiente actual correspondiente a los primeros 30 cm analizados en los testigos cortos del capítulo 3, no sería un buen análogo para realizar interpretaciones paleoambientales dado que las condiciones actuales difieren notablemente de las desarrolladas en el pasado.

## BIBLIOGRAFIA

- Allison, P.A., 1986. Soft-bodied animals in the fossil record: The role of decay in fragmentation during transport: *Geology*, v. 14, p.979–981.
- Aller, R.C., 1982. Carbonate dissolution in nearshore terrigenous muds: The role of physical and biological reworking: *The Journal of Geology*, v. 90, p.79-95.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance: *Austral Ecology*, v. 26, p. 32-46.
- Anderson, M.J., Gorley, R.N. y Clarke, K.R., 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods, PRIMER-E, Plymouth, UK, 214 pp.
- Barthelat, F., Rim, J.E y Espinosa H.D., 2009. A review on the structure and mechanical properties of mollusk shells – Perspectives on synthetic biomimetic materials: Chapter 19. In: Bhushan, B., Fuchs, H. (eds.), *Applied Scanning Probe Methods XIII Biomimetics and industrial application*, Berlín, p. 17–44.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M., y Gastaldo, R.A., 2000. Taphonomy and paleobiology: *Paleobiology*, vol. 26, P. 103-147.
- Behrensmeyer, A.K., Fürsich, F.T., Gastaldo, R.A., Kidwell S.M., Kosnik, M.A., Kowalewski, M., Roy E., Plotnick, Rogers, R.R. y Alroy J., 2005. Are the most durable shelly taxa also the most common in the marine fossil record?: *Paleobiology*, v. 31, p. 607–623.
- Bennet, K.D., 1996. Determination of the number of zones in a biostratigraphical sequence: *New Phytologist*, v. 132, p. 155-170.
- Berenson, M.L. y Levine, D.M., 1996. *Estadística Básica en Administración, Conceptos y aplicaciones*. Prentice-Hall Latinoamerica, pp. 485.
- 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.

- Best, M.M.R., Ku, T.C.W., Kidwell, S.M. y Walter, L.M., 2007. Carbonate preservation in shallow marine environments: unexpected role of tropical siliciclastics: *The Journal of Geology*, v. 115, p. 437–456.
- Bohn, V.Y., Perillo, G.M.E. y Piccolo, M.C., 2011. Distribution and morphometry of shallow lakes in a temperate zone (Buenos Aires Province, Argentina): *Limnetica*, v. 30, p. 89–102.
- Brett, C.E. y Baird, G.C., 1986. Comparative taphonomy: A key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation: *Palaios*, v. 1, p. 207-227.
- Briggs, D.E.G., 1995. Experimental taphonomy: *Palaios*, v. 10, p. 539-550.
- 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., 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.
- Calmbach y Waterloo Hydrogeologic, 2003. *Water Quality Data Analysis, Plotting, & Modeling; Aquachem User's Manual v.4.0.*, Co-Developed by Lukas Calmbach and Waterloo Hydrogeologic, Inc., United States of America, 276 pp.
- Canfield, D.E. y Raiswell, R., 1991. Carbonate precipitation and dissolution: its relevance to fossil preservation, Chapter 9. En: P.A. Allison y D.E. Briggs (eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. Plenum Press, New York, NY, p. 411–453.
- Carroll, M., Kowalewski, M., Simões, M.G. y Goodfriend, G.A., 2003. Quantitative estimates of time-averaging in terebratulid brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf: *Paleobiology*, v. 29, p. 381-402.
- Cherns, L., Wheeley, J.R. y Wright, V.P., 2008. Taphonomic windows and molluscan preservation: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 270, p. 220–229.

- Cherns, L., Wheeley, J.R. y Wright, V.P., 2011. Taphonomic bias in shelly faunas through time: Early aragonitic dissolution and its implications for the fossil record, Chapter 3. En: P.A. Allison and D.J. Bottjer (eds.), *Taphonomy: Process and Bias Through Time*, Topics in Geobiology, v. 32, p. 79-105.
- Clarke, K.R. y Gorley, R.N., 2006. 'PRIMER v6: user manual/tutorial PRIMER-E', Plymouth, UK. 190 pp.
- Cohen, A.S., 1989. The taphonomy of gastropod shell accumulations in large lakes: an example from Lake Tanganyika, Africa: *Paleobiology*, v. 15, p. 26-45.
- Cooper, R.A., Maxwell, P.A., Crampton, J.S., Beu, A.G., Jones, C.M. y Marshall, V.A., 2006. Completeness of the fossil record: Estimating losses due to small body size: *Geology*, v. 34, p. 241–244.
- Cristini, P.A. y De Francesco, C.G., 2012. Análisis tafonómico de moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento en el lago Nahuel Rucá (provincia de Buenos Aires, Argentina): *Ameghiniana*, v. 49, p. 594 – 605.
- Cummins, R.H., 1994. Taphonomic processes in modern freshwater molluscan death 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.
- Davies, D.J., Powell, E.N. y Stanton Jr., R.J., 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.
- De Francesco, C.G., 2010. Moluscos y paleoambientes en el 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*, 1a ed. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología, p. 151-174.

- De Francesco, C.G, 2013. Freshwater mollusks. En: S.A. Elias (ed.), *The Encyclopedia of Quaternary Science*, v. 3, Elsevier, Amsterdam, p. 281-291.
- De Francesco, C.G. e Isla, F.I., 2003. Distribution and abundance of hydrobiid snails in a mixed estuary and a coastal lagoon, Argentina: *Estuaries*, v. 26 p. 790-797.
- De Francesco, C.G., Tietze, E. y Cristini, P.A., 2013. Mollusk successions of Holocene shallow-lake deposits from the southeastern Pampa plain, Argentina: *Palaios*, 28: 851–862.
- Diovisalvi, N., Bohn, V.Y., Piccolo, M.C., Perillo, G.M.E., Baigún, C. y Zagarese, H.E., 2014. Shallow lakes from the Central Plains of Argentina: An overview and worldwide comparative analysis of their basic limnological features: *Hydrobiologia*, v. 752, p. 5-20.
- Erthal, F., Kotzian, C. y Simões, M.G., 2011. Fidelity of molluscan assemblages from Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), Southern Brazil: Taphonomy as a tool for discovering natural baselines for freshwater communities: *Palaios*, v. 26, p. 433–446.
- Erthal, F., Kotzian C.B. y Simões M.G., 2015. Multistep taphonomic alterations in fluvial mollusk shells: A case study in the Touro Passo formation (Pleistocene–Holocene), Southern Brazil: *Palaios*, v. 30, p. 388–402.
- Evans, R.D., 1994. Empirical evidence of the importance of sediment resuspension in lakes: *Hydrobiologia*, v. 2, p. 5-12.
- 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-Jalvo, Y., Scott, L. y Andrews, P., 2011. Taphonomy in palaeoecological interpretations: *Quaternary Science Reviews* v. 30, p. 1296-1302.
- 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.
- Folk, R.L., 1968. *Petrology of Sedimentary Rocks*, University of Texas at Hemphills, Austin.

- Foote, M. y Miller, A.I., 2007. Principles of Paleontology, Third edition. W. H. Freeman, New York, p. 354.
- Glover, C.P. y Kidwell, S.M., 1993. Influence of organic matrix on the post-mortem destruction of molluscan shells: *The Journal of Geology*, v. 101, p. 729-747.
- Gonzalález Sagrario, M.A. y Ferrero, L., 2013. The trophic role of *Cyphocharax voga* (Hensel 1869) according to foraging area and diet analysis in turbid shallow lakes: *Fundamental and Applied Limnology*, v. 183, p. 75-88.
- Mac Donald, G.J.F. y, 1956. Experimental determination of calcite aragonite equilibrium relations at elevated temperatures and pressure. Publication N° 59. Institute of Geophysics, University of California, Los Angeles, v. 24, p. 744-756.
- Green, D.J., 1998. Strength and engineering design, Chapter 9. En: D.J. Green, (ed.), *An Introduction to the properties of ceramics*, Cambridge Solid State Science Series, UK, pp. 286-287.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D., 2008. PAST — Palaeontological Statistics, ver. 1.81. <http://folk.uio.no/ohammer/past>.
- Hassan, G.S., Tietze, E., Cristini, P.A. y De Francesco, C.G., 2014. Differential preservation of freshwater diatoms and mollusks in late Holocene sediments: Paleoenvironmental implications: *Palaios*, v. 29, p. 612–623.
- Heifgot, A., 1979. Ensayo de los Materiales, Ed. Kapelus, Buenos Aires, p.140-148.
- Heiri, O., Lotter, A.F. y Lemcke, G., 2001. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproductibility and comparability of results: *Journal of Paleolimnology*, v. 25, p. 101–110.
- Horppila, J. y Nurminen, L., 2005. Effects of different macrophyte growth forms on sediment and P resuspension in a shallow lake: *Hydrobiologia*, v. 545, p. 167–175.
- Jayatilaka, A.S., 1979. Fracture of engineering brittle materials, Applied Science publishers, London, p. 116-133.
- Johnson, R.G., 1957. Experiments on the burial of shells. *The Journal of Geology*, v. 65, p. 527–535.

- Jolliffe, I.T., 2002. Mathematical and statistical properties of population Principal Components, Chapter 2. En: P. Bickel, P. Diggle, S. Fienberg, K. Krickeberg, I. Olkin, N. Wermuth y S. Zeger (eds.), *Principal Component Analysis, Second Edition*: Springer-Verlag Nueva York, NY. p. 10-28.
- Juggins, S., 2009. Rioja: analysis of quaternary science data, R package version 0.5–6. <http://cran.r-project.org/package=rioja>.
- Juggins, S. y Birks, H.J.B., 2012. Quantitative environmental reconstructions from biological data, Chapter 14. En: H.J.B. Birks et al. (eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments, Developments in Paleoenvironmental Research v. 5*, p. 431-494.
- Kidwell, S.M., 2005. Shell composition has no net impact on large-scale evolutionary patterns in mollusks: *Science*, v. 307, p. 914-917.
- Kidwell, S.M., 2013. Time-averaging and fidelity of modern death assemblages: Building a taphonomic foundation for conservation palaeobiology: *Palaeontology*, v. 56, p. 487-522.
- Kidwell, S.M. y Baumiller, T., 1990. Experimental disintegration of regular echinoids: roles of temperature, oxygen, and decay thresholds: *Paleobiology*, v. 16, p. 247-271.
- 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., Best, M.M.R y Kaufman, D.S., 2005. Taphonomic trade-offs in tropical marine death assemblages: Differential time averaging, shell loss, and probable bias in siliciclastic vs. carbonate facies: *Geology*, v. 33, p. 729–732.
- Kidwell, S.M., Rothfus, T.A. y Best, M.M.R., 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., Jablonski, D., Lockwood, R. y Novack-Gottshall, P.M., 2006. Quantifying molluscan body size in evolutionary and ecological analyses: Maximizing the return on data-collection efforts: *Palaios*, v. 21, p. 588-597.

- 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. y Bombach, R.K., 2003. The limits of paleontological resolution. En: P.J. Harries (ed.), *High resolution approaches in stratigraphic paleontology*. Kluwer, Boston, p. 1-48.
- 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 Hallman, D.P., 1995. Ternary taphograms: triangular diagrams applied to taphonomic analysis: *Palaios*, v. 10, p. 478-483.
- Krause Jr., R.A., 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.
- Legendre, P. y Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*, Second English edition, Elsevier Publishers, Amsterdam, Holanda 870 pp.
- Legendre, P. y Birks, H.J.B., 2012. From Classical to Canonical Ordination, Chapter 8. En: H.J.B. Birks *et al.* (eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments, Developments in Paleoenvironmental Research v. 5*, p. 201-248.
- Lin A.Y.M., Meyers, M.A. y Vecchio, K.S., 2006. Mechanical properties and structure of *Strombus gigas*, *Tridacna gigas*, and *Haliotis rufescens* sea shells: A comparative study: *Materials Science and Engineering C*, v. 26, p. 1380-1389.
- Lockwood, R. y Work, L.A., 2006. Quantifying taphonomic bias in molluscan death assemblages from the upper Chesapeake bay: Patterns of shell damage: *Palaios*, v. 21, p. 442–450.
- Madsen, J.D., Chambers, P.A., James, W.F., Koch, E.W. y Westlake, D.F., 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes: *Hydrobiologia* v. 444, p. 71-84.
- 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.

- Martin, R.E., 1999. *Taphonomy: a process approach*: Cambridge University Press, Cambridge, 526 pp.
- Martin, P.R. y De Francesco, C.G., 2006. Fossil record of *Pomacea* (Caenogastropoda: Ampullariidae) in Argentina and its paleoenvironmental implications: *Biocell*, v. 30, p. 337-343.
- 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.
- Olszewski, T., 1999. Taking advantage of time-averaging: *Paleobiology*, v. 25, p. 226-238.
- Olszewski, T.D., 2004. Modeling the influence of taphonomic destruction, reworking, and burial on time-averaging in fossil accumulations: *Palaios*, v.19, p. 39-50.
- Parkhurst, D.L. y Appelo, C.A., 1999. User's guide to PHREEQC, a computer program for speciation, reaction path, advective-transport, and inverse geochemical calculations. Water Resources Investigation Report 99-4259. US Geological Survey.
- Parsons-Hubbard, K.M., Callender, W.R., Powell, E.N., Brett, C.E., Walker, S.E., Raymond, A.L. y Staff, G.M., 1999. Rates of burial and disturbance of experimentally-deployed mollusks: Implications for preservational potential: *Palaios*, v. 14, p. 337-351.
- Parsons-Hubbard, K.M., Brett, C.E. y Walker, S.E., 2011. Taphonomic field experiments and the role of the Shelf and Slope Experimental Taphonomy Initiative: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 312, p. 195-208.
- Peterson, C.H., 1976. Relative abundances of living and dead molluscs in two Californian lagoons: *Lethaia* v. 9, p. 137-148.
- Powell, E.N. y Stanton Jr., R.J., 1985. Estimating biomass and energy flow of mollusks in paleo-communities: *Palaeontology*, v. 28, p. 1-34.

- Powell, E.N., Callender, W.R., Staff, G.M., Parsons-Hubbard, K.M., Brett, C.E., Walker, S.E., Raymond, A. y Ashton-Alcox, K.A., 2008. Molluscan Shell condition after eight years on the sea floor—Taphonomy in the Gulf of Mexico and Bahamas: *Journal of Shellfish Research*, v. 27, p. 191-225.
- Quirós, R., 2005. La ecología de las lagunas de las Pampas: Investigación y Ciencia, Madrid, España p.1-13. [http://www.produccionovina.com.ar/produccion\\_peces/piscicultura/11-ecologia\\_lagunas\\_pampas.pdf](http://www.produccionovina.com.ar/produccion_peces/piscicultura/11-ecologia_lagunas_pampas.pdf).
- Quirós, R., Boveri, M.B., Petracchi, C.A., Rennella, A.M., Rosso, J.J., Sosnovsky, A. y von Bernard, H.T., 2006. Los Efectos De La Agriculturización Del Humedal Pampeano Sobre La Eutrofización De Sus Lagunas: En J.G., Tundisi, T. Matsumura-Tundisi y C.S. Galli (eds), *Eutrofização Na América Do Sul: Causas, Conseqüências E Tecnologias De Gerenciamento E Controle*. The International Institute of Ecology, Sao Carlos: 1–16.
- Quirós, R. y Drago, E.C., 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.
- Rodrigues Capítulo, A., Gómez, N., Giorgi, A. y Feijoo, C., 2010. Global changes in pampean lowland streams (Argentina): Implications for biodiversity and functioning: *Hydrobiologia*, v. 657, p. 53-70.
- R Development Core Team, 2011, R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria, [www.R-project.org](http://www.R-project.org).
- Roy, K., Miller, D.J., y LaBarbera, M., 1994. Taphonomic bias in analyses of drilling predation: Effects of gastropod drill holes on bivalve shell strength: *Palaios*, v. 9, p. 413-421.
- Smith, A.M. y Nelson, C.S., 2003. Effects of early sea-floor processes on the taphonomy of temperate shelf skeletal carbonate deposits: *Earth-Science Reviews*, v. 63 p. 1-31.

- Stutz, S.M., Borel, C.M., Fontana, S., Del Puerto, L., Inda, H., García Rodríguez F. y Tonello, M.S., 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, C.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.
- Terry, R.C., 2009. Palaeoecology: Methods: En: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester, p. 1-9.
- 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., y De Francesco, C.G., 2012. Compositional fidelity of subfossil mollusk assemblages in streams and lakes of the southeastern Pampas, Argentina: *Palaios*, v. 27, p. 401-413.
- Tietze, E., y De Francesco, C.G., 2014, Taphonomic differences in molluscan shell preservation in freshwater environments from southeastern Pampas, Argentina: *Palaios*, v. 29, p. 501-511.
- Tietze, E., De Francesco, C.G. y Núñez, V., 2011. What can gastropod assemblages tell us about freshwater environments?, Chapter 1. En: A. Bianchi y J. Fields, (eds.), *Gastropods: Diversity, Habitats and Genetics*. Nova Science Publishers, p. 1-34.
- Tomašových, A. y Rothfus, T.A., 2005. Differential taphonomy of modern brachiopods (San Juan Islands, Washington State): effect of intrinsic factors on damage and community-level abundance: *Lethaia*, v. 38, p. 271-292.
- Tricart, J.L., 1973. Geomorfología de la Pampa deprimida. Base para los estudios edafológicos y agronómicos. XII Colección Científica INTA, Buenos Aires, 202 p.
- Tucker, M.E., 1991. The diagenesis of fossils, Chapter 4. En: Donovan, S.K. (eds.), *The processes of fossilizations*, Columbia University Press p. 84–104.

- 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 Science, v. 103, p. 6599-6604.
- Vasconcelos, P., Morgado-André, A., Morgado-André, C. y Gaspar, M.B., 2011. Shell strength and fishing damage to the smooth clam (*Callista chione*): simulating impacts caused by bivalve dredging: Journal of Marine Science, v. 68, p. 32-42.
- Walker, S.E., 1988. Taphonomic significance of hermit crabs (Anomura: Paguroidea): Epifaunal hermit crab-infaunal gastropod example: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 63, p. 45-71.
- Walker, S.E., 2001. Below the sediment-water-interface: A new frontier in taphonomic research: Palaios, v. 16, p. 1-2.
- Walker, S.E. y Goldstein, S.T., 1999. Taphonomic tiering: experimental field taphonomy of molluscs and foraminifera above and below the sediment-water interface: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 149, p. 227-244.
- Wetzel, R., 2001. Limnology: Lake and River Ecosystems: San Diego, Academic Press, 1006 pp.
- Zuschin, M. y Stanton Jr., R.J., 2001. Experimental measurement of shell strength and its taphonomic interpretation: Palaios, v. 16, p. 161-170.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M. y Stanton Jr., R.J., 2003. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments: Earth-Science Reviews, v. 63, p. 33-82.