



Paleobiodiversidad y paleoecología de moluscos continentales

El Cretácico tardío – Paleógeno de
Uruguay como caso de estudio

Fernanda Cabrera

Abril 2015

Orientador

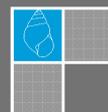
Dr. Sergio Martínez

Tribunal de tesis

Dr. Walter Norbis (PEDECIBA Biología)

Dr. Mariano Verde (PEDECIBA Geociencias - Biología)

Dr. Claudio De Francesco (Universidad Nacional de Mar del Plata –
CONICET)



Para el enano

Agradecimientos

En primer lugar a Sergio, por guiarme todo a lo largo de este camino que ha sido la maestría, por sus comentarios y por estar siempre presente cuando lo necesito para responder dudas y hacer sugerencias (aunque esté de vacaciones).

A Mariano Verde, por ser chofer y *packing-boy* voluntario de todas mis salidas de campo, lo cual fue una ayuda impagable. También por sus comentarios, sugerencias y consejos y por ser tribunal de esta tesis.

A Walter Norbis por toda su ayuda y consejos en parte de los trabajos de estadística de esta tesis, y también por aceptar ser parte del tribunal de la tesis y sus valiosos comentarios de la misma.

A Checho, por estar siempre a mi lado y escuchar mis catarsis, bancarme en todo, por ir al campo a dar una mano siempre que pudo y por determinar preliminarmente los restos de cáscaras de huevo de dinosaurio.

A las Ofidias (Andrea Corona y Valeria Mesa), por aguantar cabeza, escuchar quejas y bancarse el relajo de mi escritorio. También por sus consejos y compartir experiencias, gracias!.

A los paleos “grandes”, Alejandra Rojas, Gloria Daners, Daniel Perea y Martín Ubilla que han colaborado directa e indirectamente, con consejos o sugerencias o simplemente por estar ahí.

A Lucía Vivanco que procesó una parte de las muestras y encontró algunos de los materiales que permitieron mejorar las descripciones de algunos de los grupos taxonómicos de la tesis.

Los paleos “chicos” Felipe Montenegro, Aldo Manzuetti, Pablo Toriño y en especial Guillermo Roland que fue a todas las salidas de campo a dar una mano y determino los materiales de nidos y cámaras pupales.

Verónica Espíndola que me recibió en Corrientes e hizo todo lo posible por ayudarme (en todo sentido) mientras estuve allá, y sin su ayuda no hubiera sido posible localizar la mayor parte de los ejemplares que allí se encontraban.

Al Dr. Claudio De Francesco que aceptó ser tribunal de esta tesis y por sus valiosos comentarios en la misma.

Gustavo Lecuona que me provee de ejemplares actuales para usar como material comparativo y que fueron fundamentales en parte de los análisis de esta tesis.

Los estudiantes del seminario de Introducción a la Biología 2013 que colaboraron a procesar muestras usadas en esta tesis.

A mi familia por todo su apoyo incondicional, en especial a Bruno por bancarse mis ausencias ya sea por estar hasta tarde en facu o por estar en el campo, gracias mil.

Daniel y Felipe, que no son de paleo, pero que ayudan en cualquier cosa (asi sea aguantar cabeza) cada vez que les pregunto algo o pido ayudas con el inglés.

A los museos que prestaron materiales o enviaron fotografías de los mismos: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires (Argentina); Universidad de Santa María (Brasil); Carnegie Museum, Pittsburgh (Estados Unidos); Naturhistorisches Museum, Basilea (Suiza).

Quisiera agradecer a las agencias financiadoras; a la Agencia Nacional de Investigación e Innovación que financió dos proyectos en los que participo y que están vinculados total o parcialmente al tema de tesis: proyectos FCE 3 2011 1 5702 y FCE 3 2011 1 6829; también financió parcialmente mi beca de maestría, becas 2013. A la Comisión Académica de Posgrados (CAP) por financiar mi beca de maestría, becas 2013. A la Asociación de Universidades Grupo Montevideo (AUGM) que financió la visita a la Universidad del Nordeste, Corrientes (Argentina) en 2013.

Por último, agradecer al Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) área Biología, en el marco del cual se realizó este posgrado.

Paleobiodiversidad y paleoecología de moluscos continentales. El Cretácico tardío – Paleógeno de Uruguay como caso de estudio

Índice

Resumen	8
Abstract	10
Capítulo 1: Introducción	12
La Formación Queguay	12
Los primeros estudios	12
El "nuevo enfoque"	13
Contexto geológico	16
Antecedentes paleontológicos	17
Forma de preservación de los fósiles	21
Asociación <i>Eoborus charruanus</i>	22
Asociación <i>Biomphalaria walteri</i>	22
Objetivos e hipótesis	24
Objetivo general	24
Objetivos específicos	24
Hipótesis	25
Capítulo 2: Materiales y métodos	26
Muestreos	26
Preparación de las muestras	28
Identificación taxonómica mediante análisis morfométricos	29
Visitas a colecciones	29
Análisis paleoecológicos	30
Capítulo 3: Ejemplares estudiados	32
Nuevas colectas	32
Relevamientos	32
Preparación en laboratorio	35

Ejemplares de colecciones	42
Capítulo 4: Estudios morfológicos	45
Análisis de varianza de la espiral logarítmica.....	45
La espiral logarítmica	45
El género <i>Biomphalaria</i>	46
Análisis de la varianza	49
Resultados	51
Discusión	54
Morfometría geométrica en bulimulidos	56
Morfometría	56
La familia Bulimulidae en la Formación Queguay	58
Materiales y métodos	59
Resultados	60
Discusión	63
Capítulo 5: Taxonomía	65
Fósiles de cuerpo.....	65
Gasterópodos	65
Género <i>Biomphalaria</i>	66
Género <i>Physa</i>	70
Género <i>Succinea</i>	71
Género <i>Pupoides</i>	72
Familia Clausiliidae	74
Género <i>Bulimulus</i>	75
Género <i>Bahiensis</i>	77
Género <i>Eoborus</i>	79
Otros fósiles de cuerpo	80
Phylum Arthropoda	80
Phylum Chordata	81
Familia Characeae	83
Género <i>Celtis</i>	83
Icnofósiles	84
Icnogénero <i>Celliforma</i>	85
Icnogénero <i>Rosellichnus</i>	86
Icnogénero <i>Fictovichnus</i>	86

Icnogénero <i>Pallichnus</i>	86
Icnogénero <i>Coprinisphaera</i>	87
Capítulo 6: Paleoecología de las Calizas del Queguay	92
Diversidad	92
Abundancia	92
Resultados	94
Discusión	95
Relación entre los yacimientos.....	95
Índice de similitud de Jaccard	96
Índice de similitud de Raup-Crick	98
Discusión	101
Ambiente	101
Temperatura	102
Humedad y estacionalidad	104
Discusión general.....	105
Capítulo 7: Conclusiones.....	107
Bibliografía	109

Resumen

El origen y el ambiente de generación de la Formación Queguay ha sido y es objeto de discusión. Esta unidad aflora en el litoral (departamentos de Soriano, Río Negro, Paysandú y Flores) y en el sur en el departamento de Canelones. La asociación de fósiles del litoral difiere en parte de la del sur, por lo que fueron nombradas Asociación *Biomphalaria walteri* al litoral y Asociación *Eoborus charruanus* al sur, ambas denominaciones debido a la abundancia de dichas especies en cada una. La Asociación *Biomphalaria walteri* contiene tanto fósiles dulceacuícolas como terrestres, entre los primeros destacan los gasterópodos *Biomphalaria walteri* y *Physa* sp. así como núculas (oogonias) de charáceas y ostrácodos; los fósiles terrestres consisten en *Bulimulus klappenbachi*, *Bahiensis priscus*, *Eoborus charruanus*, *Succinea* sp. y Pupillidae, además de endocarpos de *Celtis santosi* (Cannabacea), rizolitos y nidos y cámaras pupales de himenópteros y coleópteros. La asociación *Eoborus charruanus* está compuesta únicamente por elementos terrestres entre los que destacan los gasterópodos *Eoborus charruanus*, Pupillidae y Clausiliidae, así como endocarpos de *Celtis santosi* y nidos y cámaras pupales de himenópteros y coleópteros. Los fósiles de ambas asociaciones ayudan a reconstruir el ambiente de generación de la Formación Queguay, pero dada la preservación de los mismos, es difícil identificarlos correctamente. Por esto, el principal objetivo de esta tesis es resolver la clasificación taxonómica de los moluscos presentes en la Formación Queguay y su relación con el ambiente. Para esto se realizaron muestreos sistemáticos abarcando la mayor cantidad de localidades posible, a los efectos de aumentar el número de ejemplares de todas las especies y la

calidad de los mismos. Para ubicar taxonómicamente a los gasterópodos se utilizaron diversos métodos, desde tradicionales de observación y comparación con otros ejemplares (actuales y fósiles), como estudios morfométricos, que incluyeron morfometría tradicional y el coeficiente de crecimiento de la espiral logarítmica (θ) para el género *Biomphalaria* (de morfología simple), y morfometría geométrica para comparar diferentes morfotipos del género *Bulimulus*. Como resultado se describieron cuatro nuevas especies: dos especies del género *Biomphalaria*, una de *Bulimulus* y una del género *Pupoides*. Una vez resuelta la taxonomía, se procedió a los análisis paleoecológicos utilizando índices de diversidad para cada localidad (Simpson, Shannon-Wiener, equidad), y de similitud a partir de una tabla de presencia-ausencia (índice de similitud de Jaccard y de Raup-Crick). El análisis de diversidad y de similitud de los diferentes yacimientos mostró una estrecha relación entre las dos asociaciones fósiles mencionadas más arriba, así como entre todas las localidades visitadas, por lo que se concluye que no hay a nivel paleontológico diferencias entre las distintas localidades de la Formación Queguay, por lo que se sugiere que éstas tienen un origen penecontemporáneo. En cuanto a la edad, se encontraron más afloramientos de calizas con cáscaras de huevo de Neosauropoda, lo que corrobora lo aportado por otros autores respecto a la edad Cretácico Superior de la formación.

Abstract

The origin and paleoenvironment of the Queguay Formation have been and are still being discussed. This formation outcrops in the Uruguay river littoral (Soriano, Río Negro, Paysandú and Flores departments) and in the south of the country (Canelones department). The fossil association of the littoral differs from that in the south, and they were named as *Biomphalaria walteri* Association and *Eoborus charruanus* Association respectively, both denominations due the abundance of those species. *Biomphalaria walteri* Association contains both freshwater and terrestrial fossils, being the first ones gastropods as *Biomphalaria walteri* and *Physa* sp., and characean oogons and ostracods; terrestrial fossils consists on *Bulimulus klappenbachi*, *Bahiensis priscus*, *Eoborus charruanus*, *Succinea* sp. and Pupillidae among the gastropods and also *Celtis santosi* (Cannabacea) endocarps, rizolites and hymenoptera nests. *Eoborus charruanus* association only contains terrestrial elements, as the gastropods *Eoborus charruanus*, Pupillidae and Clausiliidae, and like the other association, contains *Celtis santosi* endocarps and hymenopteran and coleopteran nests and pupal chambers. Fossils from both associations help to reconstruct the environment of the Queguay Formation, but due to the rather bad preservation, it is difficult to identify them properly. Therefore, the main objective of this thesis is to resolve the taxonomic classification of mollusks and its relationship with the environment. Hence, systematic sampling was conducted covering the largest number possible of locations, in order to increase the number and quality of specimens of all fossils species. To identify the gastropods, traditional description and morphometric

analysis were used: the second one includes traditional morphometrics and analyses of the logarithmic spiral coefficient (θ) of *Biomphalaria*, and geometric morphometrics using landmarks for *Bulimulus*. As a result, four new species were described: two species of *Biomphalaria*, one of *Bulimulus* and one of *Pupoides*. Once the taxonomy became clear, paleoecological analyses were made, using diversity indices for each location (Simpson, Shannon-Wiener, equitability), and similarity indices (Jaccard & Raup-Crick) to relate the localities. Analysis of diversity and similarity showed a close relationship between the two fossil associations mentioned above, as well as among all locations visited, so it is concluded that there are not paleontological differences among the different localities of the Queguay Formation, which suggests that they have broadly the same environment and age. In relation to age, Neosauropoda eggshells were found in some outcrops, which corroborates a Late Cretaceous age.

Introducción

La Formación Queguay

La unidad geológica en la que se enmarca esta tesis es la Formación Queguay o "Calizas del Queguay". Esta unidad ha sido y sigue siendo muy controvertida respecto a su origen y edad. Lo segundo está dado por la falta de indicadores estratigráficos (principalmente bioestratigráficos) que la ubiquen temporalmente. A continuación se hará una breve reseña histórica de los estudios e hipótesis acerca del origen y edad de esta unidad que han tenido distintos autores a lo largo del tiempo, de modo de contextualizar los diferentes interrogantes que llevaron al desarrollo de esta tesis. Se hace énfasis solo en aquellos autores que han tenido un papel relevante o han propuesto hipótesis diferentes a la de otros autores.

Los primeros estudios

Si bien las primeras menciones a los fósiles de esta unidad así como las primeras aproximaciones descriptivas de la litología, corresponden a Walther (1930) y Frenguelli (1930) (ver "Antecedentes paleontológicos" en este mismo capítulo), el término "Calizas del Queguay" corresponde recién a Lambert (1939, 1940), quien caracteriza a esta unidad, y discute sus complejas relaciones con la infrayacente Formación Mercedes (Masstrichtiense - Campaniense) y otras unidades, llevándole a postular la presencia de varias generaciones de calizas con edades que van desde el Cretácico tardío al Paleógeno temprano (Lambert, 1940; Veroslavsky & Martínez, 1996). Asimismo, este autor plantea un origen lacustre para las calizas, el cuál fue mantenido por varios autores a lo largo del tiempo (Lambert, 1939; Serra, 1945; Jones, 1956; Sprechmann *et al.*, 1981; Bossi

& Navarro, 1991; de Santa Ana *et al.*, 1993). Posteriormente, Bossi (1966) reúne a todas las "Calizas del Queguay" como una única unidad litológica, denominándola Formación Queguay, de edad Terciaria (Goso & Bossi, 1966). Las complicadas relaciones de las calizas con las areniscas de la Formación Mercedes llevó a que posteriormente, Bossi *et al.*, (1975) incluyeran a las "Calizas del Queguay" en la Formación Mercedes del Cretácico Superior, asignándoles esta edad. Esto quedaba incongruente con los autores que plantean la fauna de las calizas como Terciaria, argumentando que no hay registros anteriores de algunos de los grupos (e.g. *Strophocheilus*) (ver Frenguelli, 1930; Figueiras & Broggi, 1969). Esto llevó a que Sprechmann *et al.*, (1981) aceptando la presencia de calizas Cretácicas incluidas en la Formación Mercedes, denominen Formación Queguay (de edad Paleógeno temprano) solo a aquellas que contienen fósiles. Esto, como mencionan posteriormente otros autores, atenta contra la definición de Formación debido a que una unidad litológica está definida únicamente por su litología y no por su contenido fosilífero o su edad (Cowie *et al.*, 1986; Remane *et al.*, 1996; Veroslavsky & Martínez, 1996; Martínez & Veroslavsky, 2004). Preciozzi *et al.*, (1985) observan que las calizas no solo contactan con la Formación Mercedes sino también con la denominada Formación Asencio, que incluye areniscas finas, arcillosas, afectadas secundariamente por procesos de ferrificación, laterización, silicificación e intercalaciones de calizas (Preciozzi *et al.*, 1985; Veroslavsky *et al.*, 1997); por estas intercalaciones es que denominan el miembro Algorta, dividiendo nuevamente a las calizas en dos unidades.

*El "nuevo enfoque"*¹

A partir de mediados de la década del '90, varios autores postulan una nueva teoría para el origen de las "Calizas del Queguay". Los autores plantean que las calizas no serían de origen lacustre, como propuso Lambert (1940), sino que serían calcretas pedogénicas y de aguas subterráneas (Veroslavsky & Martínez, 1996; Martínez *et al.*, 1997; Veroslavsky *et al.*, 1997a). Las calcretas

¹ Hace referencia al trabajo de Veroslavsky & Martínez (1996) "Registros no depositacionales del Paleoceno - Eoceno del Uruguay: Nuevo enfoque para viejos problemas".

son rocas carbonáticas generadas por evapotranspiración de aguas subterráneas y superficiales ricas en carbonatos, que en condiciones áridas y cálidas cementan y/o reemplazan los materiales clásticos preexistentes por acumulaciones carbonáticas (ver Wright & Tucker, 1991). Este origen diagenético es diferente al depositacional de la Formación Mercedes. Ya en los años '80, Tófalo (1986) había interpretado las acumulaciones carbonáticas de la Formación Puerto Yerúa (Argentina) como calcretes de aguas subterráneas; esta formación es frecuentemente correlacionada con la Formación Mercedes (Tófalo & Morrás, 2009; Tófalo & Pazos, 2009). Veroslavsky *et al.*, (1997b) reconocen cuatro litofacies: areniscas calcáreas, calizas arenosas, calizas macizas y calizas fosilíferas. Las calizas arenosas y macizas fueron interpretadas como calcretes de aguas subterráneas y las calizas fosilíferas como un calcrete pedogénico (Tófalo & Morrás, 2009). Los *cherts* y lentes silíceos que se encuentran tanto en la Formación Mercedes como en las "Calizas del Queguay" corresponderían a eventos de silicificación posteriores, que afectaron a todo el paquete litológico (Martínez & Veroslavsky, 2004; Veroslavsky & de Santa Ana, 2004). Goso (1999) propone incluir a la Formación Queguay dentro de una unidad informal de carácter quimioestratigráfico denominada Unidad Quimioestratigráfica Queguay. Posteriormente Goso & Perea (2004) describen tres litologías para las calizas a) calciarenitos cuarzosos, con algunos clastos de plagioclasas; b) *wackestones* micríticos con clastos de tamaño variable de cuarzo (a veces con restos de *chert*), en donde los procesos de recristalización son bastante frecuentes evidenciando la mezcla de fluidos por presencia de cemento escalenohédrico y en mosaico; c) *mudstones* con alto grado de recristalización y venas de micrita (Goso & Perea, 2004). Estos autores también plantean que dadas las características litológicas, las "Calizas del Queguay" vuelvan a ser denominadas Formación Queguay, como las definiera Bossi (1966).

Con respecto a la edad, Martínez *et al.*, (1996) correlacionan los fósiles de las calizas con los fósiles de la Cuenca São José de Itaboraí, Rio de Janeiro (Brasil) de edad Paleoceno tardío - Eoceno medio, debido a que hay afinidades entre ambas biotas, como la presencia del género *Eoborus*, Orthalicidae, endocarpos de *Celtis*, así como otros fósiles (Martínez *et al.*, 1996; Martínez *et*

al., 1997; Martínez *et al.*, 2001); esta correlación se tratará en más detalle en este mismo capítulo en "Antecedentes paleontológicos". Esto coincide a su vez con una continentalización verificada en pozos de plataforma, donde estratos sedimentarios marinos que representan el pasaje gradual del Cretácico tardío al Paleógeno temprano, presentan una interrupción de 15 millones de años que abarca el Paleoceno tardío - Eoceno temprano (Daners & Guerstein, 2004; Tófaló & Pazos, 2009).

Otros autores, siguiendo en cierta medida esta nueva hipótesis, describen además de las calcretas, otras facies para la Formación Queguay, no solo de origen pedogénico, sino también palustres e incluso, nuevamente lacustres. En el caso de Tófaló *et al.* (2001) reconocen en la sucesión de esta unidad tres litologías predominantes: paleosuelos, calcretes brechosos y calcretes masivos, los que se habrían originado por evapotranspiración, pero no descartan la presencia de carbonatos de origen palustre. Por otro lado, Alonso-Zarza *et al.*, (2011) describen tres facies diferentes para los paleosuelos, por un lado facies lacustres compuestas mayormente por *wackestones* que contienen gasterópodos, núculas de charáceas y ostrácodos, sin trazas fósiles. No se trataría de calizas de aguas profundas, sino de lagos de aguas someras muy oxigenadas, con períodos cortos de desecación. Las facies palustres presentan cuatro litologías diferentes: limolitas de desecación (*dessicated mudstones*), calizas nodulares (*nodular limestones*), calizas granulares (*granular limestones*) y *gravel-sheets*; en esta facies se encontraría la mayoría de los fósiles descritos para la Formación Queguay. La tercer facies se corresponde con calcretas de dos tipos: masivas y laminares, formadas a partir de evapotranspiración de aguas subterráneas. En esta facies se encontrarían rizolitos y trazas fósiles (Alonso-Zarza *et al.*, 2011). Estos autores separan las calizas en dos unidades, unas correspondientes al tope de la Formación Mercedes y otras denominadas propiamente Formación Queguay y les asignan edad Eoceno Medio - Oligoceno Medio por ubicarse por encima de la Formación Asencio, según observaciones de campo de los autores, a la que asignan edad Eoceno temprano, y por estar por debajo de la Formación Fray Bentos, Oligoceno tardío.

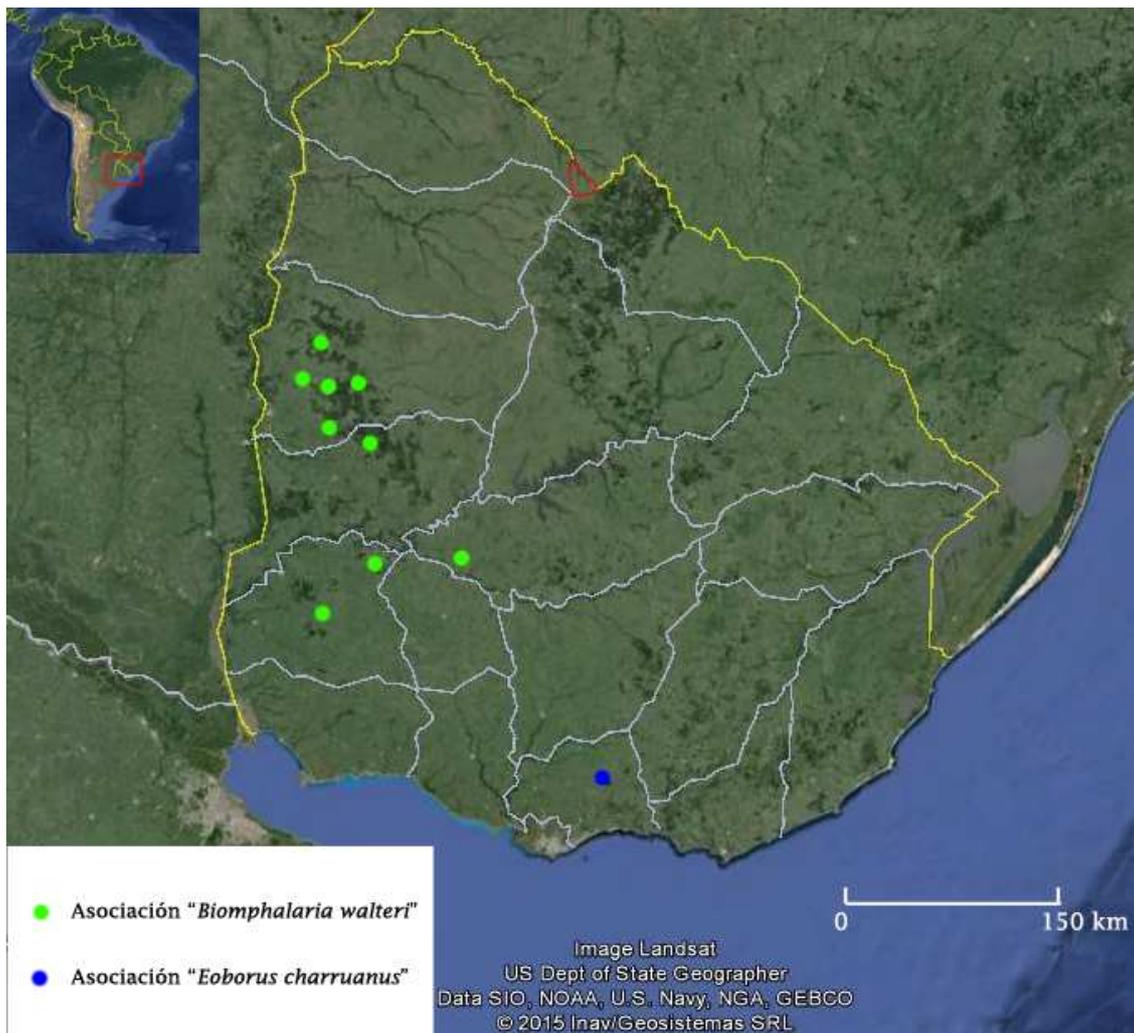


Figura 1. Mapa con la distribución de las dos asociaciones fosilíferas de la Formación Queguay. Litoral (verde) Asociación *Biomphalaria walteri*; sur (azul) Asociación *Eoborus charruanus*.

Contexto geológico

En esta tesis se considerará a todas las "Calizas del Queguay" como Formación Queguay de acuerdo a lo establecido por Goso & Perea (2004) basados en Bossi (1966). La porción de la Formación Queguay con contenido fosilífero aflora en dos áreas principales (figura 1), por un lado en el sur del territorio, en la Cuenca Santa Lucía, en el Departamento de Canelones, próxima a la localidad de Migues y Sauce Solo. En esa zona se distinguen dos facies: la

primera corresponde a un nivel de gran espesor de calcretes masivos, con cantidades variables de cemento constituido por carbonatos, aglutinando las rocas hospedadoras; el segundo nivel corresponde a un nivel de paleosuelos, fosilífero de espesores variables apoyado sobre distintas unidades geológicas, principalmente sedimentitas neocretácicas (Veroslavsky *et al.*, 1997b; Martínez & Veroslavsky, 2004; Tófalo & Morrás, 2009; Alonso Zarza *et al.*, 2011).

La Formación Queguay aflora también en el litoral Oeste del territorio como parte de la Cuenca Norte, siguiendo la margen del Río Uruguay, en los departamentos de Soriano, Río Negro, Paysandú, Flores y Durazno. En esta región las facies son variables yendo desde paleosuelos calcáreos y calcosilicosos fosilíferos, como los mencionados anteriormente para el sur; bancos y lentes calcáreos, calcíticos (calcretas de aguas subterráneas); niveles silíceos y duricostras silíceas de colores variables; niveles palustres con presencia de rizomas (Veroslavsky *et al.*, 1997a; Martínez & Veroslavsky, 2004; Tófalo & Morrás, 2009; Tófalo & Pazos, 2009; Alonso Zarza *et al.*, 2011).

Antecedentes paleontológicos

Las primeras menciones a la biota de la Formación Queguay son realizadas por Walther (1930) y Frenguelli (1930). El primer autor menciona la presencia de gasterópodos para varias localidades, principalmente en las "carneolitas" de estación Quebacho. Los materiales a los que alude este autor fueron denominados por Hermann von Ihering como *Bulimus archiplatae* y *Planorbis walteri* (entre otros materiales) en publicaciones propias y en comunicaciones personales con Walther (*in letteris*). En cualquier caso no llega a hacer una descripción detallada de los materiales, por lo que sus denominaciones se consideran *nomina nuda* (Figueiras & Broggi, 1969; Morton & Herbst, 1993). Frenguelli (1930) por su parte, describe para el litoral la presencia de gasterópodos dulceacuícolas: *Planorbis* sp. y de gasterópodos

terrestres: *Bulimus* (*Bulimulus*) indeterminados (indet.), indicando que habría más de una especie. También indica la presencia de carpos y estructuras de charáceas, haciendo especial referencia a estas últimas. Para el sur, describe el gasterópodo terrestre *Strophocheilus charruanus*, el cuál fue redescrito por Klappenbach & Olazarri (1970) como *Eoborus charruanus* debido a diferencias entre las características del género actual (*Strophocheilus*) y los ejemplares fósiles (ver capítulo 5, Taxonomía), Frenguelli también menciona la presencia de celdas de véspidos solitarios. Frenguelli (1930) asigna edad Terciaria a estos materiales por no haber registros documentados más antiguos. Parodiz (1969) describe para el litoral las especies *Taphius walteri* y *Lymnaea klappenbachi* a partir de ejemplares colectados por el naturalista Alejandro Berro; *T. walteri* corresponde al *Planorbis* sp. de Frenguelli y posiblemente al *Planorbis walteri* de Ihering, de donde toma su nombre. Sostiene la edad Terciaria inferior de estos materiales por las mismas razones que Frenguelli, no hay registros más antiguos de estos materiales. Figueiras & Broggi (1969) hacen un recuento de los fósiles descritos hasta el momento para las calizas, redennominan a *Taphius walteri* como *Biomphalaria walteri* debido a problemas de sinonimia entre ambos géneros (ver capítulo 5), mencionan la presencia de *Bulimulus* sp. como una sola especie (no varias como había sugerido Frenguelli) y confirman la presencia de *Lymnaea klappenbachi* (litoral) y *Strophocheilus* (*Eoborus*) *charruanus*.

En la década del '80, el paleontólogo argentino Rafael Herbst realiza expediciones a Uruguay colectando diversas muestras de fósiles y rocas, entre ellas colecta muestras de calizas del Queguay, en las proximidades de la localidad de Algorta (Departamento Río Negro) y de la localidad de Piedras Coloradas (Departamento Paysandú) próxima a la otra. Estos materiales son descritos posteriormente por Susana Morton y él mismo (Morton & Herbst, 1993) asignándolos de acuerdo a la carta geológica de aquel momento como Formación Mercedes del Cretácico Superior (ver "Formación Queguay" este mismo capítulo). Los autores describen varios taxa nuevos para las calizas, muchos determinados solo a nivel de género y otros descritos como afines a especies modernas. Los nuevos géneros son *Succinea* Draparnaud, 1801; *Pupoides* Pfeiffer, 1845; *Vertigo* Müller, 1773; *Physa* Draparnaud, 1801 y

?*Peronaeus* Albers, 1850. Describen un gasterópodo planoespiral diferente a *B. walteri* y lo asignan a la especie actual *Scolodonta semperi* (Döring, 1874). Identifican dos especies de *Bulimulus* Leach, 1815: *Bulimulus* aff. *Bulimulus gorritiensis* y *Bulimulus* aff. *Bulimulus sporadicus*. De las especies ya descritas para el litoral identifican a *B. walteri* y sugieren que *Lymnaea klappenbachi* pudo haber sido erróneamente asignada a *Lymnaea* y que en realidad se trata de *Bulimulus*, pero no comparan la descripción de Parodiz (1969) con alguno de los taxa por ellos descritos.

Hacia mediados de la década del '90 y principios del 2000 los paleontólogos uruguayos Sergio Martínez y Mariano Verde, en conjunto con investigadores del área geología, retoman las investigaciones en las "Calizas del Queguay" y postulan una nueva hipótesis acerca del origen de la Formación Queguay. Asimismo, observan que la biota descrita hasta ese momento para las calizas tiene analogías con la biota de la Cuenca São José de Itaboraí (Río de Janeiro, Brasil) analogía que ya había sido observada por Klappenbach & Olazarri (1970) (Martínez *et al.*, 1996; Martínez *et al.*, 1997; Martínez *et al.*, 2001; Martínez & Veroslavsky, 2004). Esta cuenca se encuentra dividida en tres niveles denominados de base a tope como S1, S2 y S3 respectivamente. El nivel S2 posee una asociación de mamíferos a la cual se asigna la Edad Mamífero Itaboraense, que corresponde al Paleoceno Medio - Eoceno Temprano (Paula Couto, 1949; Paula Couto, 1952; Ferreira & Coelho, 1971; Marshall, 1985). En el nivel inferior (S1) se encuentran gran cantidad de gasterópodos y vegetales (Brito, 1967; Ferreira & Coelho, 1971; Ferreira & Coelho, 1989; Bergqvist *et al.*, 2009; Salvador & Simone, 2013). Los gasterópodos de Itaboraí son abundantes y diversos habiendo tanto especies terrestres como dulceacuícolas, se destacan las especies *Brasilennea arethusae*, *B. guttula*, *B. minor*, *Bulimulus fazendicus*, *B. trindadeae*, *Itaborahia lamegoi*, *Cortana carvalhoi*, *Cyclodontina coelhoi*, *Plagiodontes* sp., *Leiostracus ferreirai*, *Eoborus sanctijosephi*, *E. rotundus*, *E. fusiforme*, *Biomphalaria itaboraiensis*, *Temesa magalhesi*, *Cecilioides sommeri*, *Gastrocopta mezzalirai*, *G. itaboraiensis*, *Brachypodella britoi*, *Austrodiscus lopesi* (Rodrigues & Da Fonseca, 2007; Salvador & Simone, 2013). También hay restos vegetales que corresponden a endocarpos de *Celtis santosi* (Magalhães, 1950; Beurlen & Sommer, 1954) y rizolitos. La edad del S1 está

determinada por el nivel suprayacente (S2) no habiendo elementos guía que puedan indicar la edad relativa ni absoluta del S1, por lo que se le asigna al Paleoceno. Martínez *et al.* (1996) asignan a las calizas esta edad por las similitudes entre ambas biotas (géneros *Eoborus*, *Biomphalaria*, *Gastrocopta*, presencia de *Celtis santosi* entre otros fósiles).

Posteriormente, Martínez *et al.* (2001) denominan las asociaciones fósiles del Sur y del litoral de acuerdo a las diferencias en el contenido fosilífero. La asociación del Sur posee únicamente elementos terrestres, siendo el más abundante el gasterópodo *Eoborus charruanus*, por lo que denominan a esta asociación como Asociación *Eoborus charruanus*. La asociación de fósiles del litoral Oeste posee tanto elementos terrestres como dulceacuícolas, siendo el más abundante y representativo el gasterópodo planoespiral dulceacuícola *Biomphalaria walteri*, por lo que esta asociación es denominada por los autores como Asociación *Biomphalaria walteri*.

Alonso-Zarza *et al.*, (2011) muestrean varias localidades con yacimientos de la Formación Queguay, e indican para la localidad de Piedras Coloradas (Departamento Paysandú) la presencia de cáscaras de huevos de Saurópodos (Dinosauria)². Este sería el primer hallazgo de un fósil guía, el cual ubica a esta unidad en el Cretácico Superior como establecieron algunos autores (ver anteriormente en este capítulo). También describen la presencia de *Eoborus charruanus* para el litoral (hasta ese momento solo hallado en el Sur) lo que lo convierte en el primer gasterópodo que se encuentra en ambas asociaciones. En este trabajo también se describe la presencia del género dulceacuícola *Physa* como ya estaba descrito por otros autores para algunas localidades del litoral, pero en las imágenes de la publicación, el material presentado como *Physa* corresponde en realidad a gasterópodos terrestres del género *Bulimulus* (muy abundantes) por lo que las conclusiones de dicho trabajo asociadas a estos materiales de gasterópodos deben ser tomadas con cautela.

² La autora de esta tesis hace referencia en su tesina de pasaje de grado (Cabrera, 2011) a este hallazgo, y establece que "...dado que las calizas son una roca de tipo quimiógena (rocas no-depositacionales), las mismas se forman sobre yacimientos ya depositados en edades anteriores, por lo que la presencia de huevos de dinosaurios indicaría el sustrato en que se formó la caliza (...) pero no su edad". Nuevos hallazgos de estos materiales para esta y otras localidades y su relación con la roca y su contenido fosilífero (ver capítulos 5 y 6) muestran que dicha suposición era errónea.

La tesina de grado de la autora de esta tesis (Cabrera, 2011) consistió en una primera aproximación a los gasterópodos presentes en la Formación Queguay. En dicha tesina se presentaron algunos nuevos taxa de gasterópodos: unos materiales fragmentarios de la A. *Eoborus charruanus* asignados a Clausiliidae indet.; una nueva especie de *Biomphalaria*, la cual se discutirá más adelante en esta tesis (capítulo 4); también se compararon los materiales descritos por Parodiz (1969) como *Lymnaea klappenbachi* con los descritos por Morton & Herbst como *Bulimulus* spp. y con las descripciones originales de ambos géneros, y se llegó a la conclusión que *L. klappenbachi* sería *Bulimulus klappenbachi*, y se correspondería además con los ejemplares que Morton & Herbst describen como *Bulimulus* aff. *Bulimulus gorritiensis*. En esa tesina también se describió una nueva especie de odontostómido, correspondiente al género *Bahiensis* de acuerdo a sus características morfológicas, publicado como *Bahiensis priscus* (Cabrera & Martínez, 2012); la presencia de este género en las calizas indicaría un ambiente de clima tropical a sub-tropical, de acuerdo a su distribución actual (Simone, 2006; Breure & Romero, 2012; Cabrera & Martínez, 2012). También se menciona en este trabajo la presencia de Pupillidae en la A. *Eoborus charruanus* siendo entonces otro elemento de correlación entre ambas asociaciones.

En jornadas realizadas durante el 2013 por el Departamento de Evolución de Cuencas (Facultad de Ciencias), el Dr. Sergio Martínez comunicó que se habría realizado una datación mediante edades isocrónicas ($^{206}\text{Pb}/^{204}\text{Pb}$ vs $^{238}\text{U}/^{204}\text{Pb}$) de diagénesis temprana sobre calcretas de la localidad de Sauce Solo (Departamento Canelones), la cual dio como resultado la edad de $72 \text{ Ma} \pm 9 \text{ Ma}$. Esta información aún no ha sido publicada.

Estado de preservación de los fósiles

Los materiales de la Formación Queguay se hallan preservados de diversas maneras. La preservación más recurrente son los moldes internos silicificados. Algunos gasterópodos y los ostrácodos pueden preservar la conchilla, la cual puede estar parcialmente sustituida por sílice; en estos casos se puede apreciar ornamentación y otros caracteres externos o puede estar

completamente sustituida por sílice y perder toda característica externa. En general estos últimos presentan estructuras diagenéticas secundarias producidas por sustitución del sílice. Excepto *Eoborus charruanus* que hasta ahora solo ha sido encontrado preservado como conchilla parcialmente silicificada, y *Succinea* sp. que solo se han encontrado con la conchilla altamente silicificada y alterada por el sílice, todos los demás gasterópodos presentan todos los modos de preservación, lo que dificulta cualquier análisis taxonómico. Los colores varían desde rojizos a blancos al igual que la roca.

Los fósiles de cuerpo pueden aparecer completos o fragmentarios, y no presentan ninguna orientación definida en la roca.

A continuación se presenta el listado de fósiles hallados en la Formación Queguay hasta el momento de esta tesis para cada una de las asociaciones. Se menciona únicamente la última cita descriptiva del material. No se mencionan casos de sinonimia que ya fueran discutidos.

Asociación Eoborus charruanus

La localidad es Sauce Solo (Canelones) para todos los casos.

Gasterópodos: *Eoborus charruanus*; *Pupoides* sp.; Clausiliidae indet. (Cabrera, 2011).

Iconofósiles: *Celliforma germanica*; *C. rosellii*; *Fictovichnus gobiensis* (Verde, 2012).

Vegetales: endocarpos de *Celtis santosi*; rizolitos. (Cabrera, 2011).

Microfósiles: Núculas de charáceas (Figueiras, 1930).

Asociación Biomphalaria walteri

Gasterópodos: *Biomphalaria walteri* (Palmitas, Soriano; Algorta, Río Negro; Quebracho y Piedras Coloradas, Paysandú - Cabrera, 2011).

Biomphalaria sp. (Quebracho, Paysandú - Cabrera, 2011).

Physa sp. (Piedras Coloradas, Paysandú - Morton & Herbst, 1993).

Bulimulus klappenbachi (Trinidad, Flores; Palmitas, Soriano; Algorta, Río Negro; Quebracho y Piedras Coloradas, Paysandú - Alonso Zarza *et al.*, 2011; Cabrera, 2011).

Bulimulus sp. (Algorta, Río Negro; Quebracho, Paysandú - Cabrera, 2011).

Bulimulidae indet. (Quebracho y Piedras Coloradas, Paysandú - Cabrera, 2011).

Pupoides sp. (Quebracho y Piedras Coloradas, Paysandú - Cabrera, 2011).

Vertigo sp. (Algorta, Río Negro; Piedras Coloradas, Paysandú - Cabrera, 2011).

Bahiensis priscus (Quebracho, Paysandú - Cabrera & Martínez, 2012).

Succinea sp. (Algorta, Río Negro; Quebracho y Piedras Coloradas, Paysandú - Cabrera, 2011).

Eoborus charruanus (Quebracho, Paysandú - Cabrera, 2011).

Icnofósiles: *Celliforma spirifer* (Palmar, Soriano; Piedras Coloradas, estancia La Sota y Quebracho, Paysandú - Verde, 2012).

Rosselichnus arabicus (Piedras Coloradas, Paysandú - Verde, 2012).

Fictovichnus gobiensis (Litoral en general - Verde, 2012).

Pallichnus dakotensis (Piedras Coloradas y Quebracho, Paysandú - Verde, 2012).

Coprinisphaera murguiai (Palmar, Soriano – Verde, 2012).

Vegetales: Endocarpos de *Celtis santosi* (Piedras Coloradas y Quebracho, Paysandú - Cabrera, 2011).

Rizolitos (Piedras Coloradas y Quebracho, Paysandú - Cabrera, 2011).

Microfósiles: Núculas de characeas (Piedras Coloradas y Quebracho, Paysandú - Cabrera, 2011).

Ostrácodos (Quebracho, Paysandú - Cabrera, 2011).

Objetivos e hipótesis

Objetivo general

Ampliar y profundizar el conocimiento acerca de la biodiversidad y paleoecología de los moluscos de las Calizas del Queguay, como forma de conocer adecuadamente el ambiente de generación de las mismas.

Objetivos específicos

- Obtener nuevos y mejores ejemplares fósiles de esta Formación para tener una razonable certeza de haber cubierto la diversidad preservada.
- Determinar y describir nuevas especies de fósiles que ya han sido halladas, pero a las que solo se les asignó a categorías taxonómicas superiores.
- Discriminar morfométricamente aquellos taxa de gasterópodos que no han podido ser determinados con precisión utilizando los caracteres tradicionales.
- Conocer la paleoecología de las especies, y su relación con el ambiente de depositación.

- Establecer cómo se asocian los gasterópodos de los diferentes afloramientos, y a partir de esto la relación de los diferentes afloramientos entre sí.

Hipótesis

Todos los yacimientos de las Calizas del Queguay poseen la misma ocurrencia de fósiles, por lo que se asume un único evento de generación para la Formación Queguay. El ambiente de generación de la Formación Queguay indica facies palustres y húmedas intercaladas con facies áridas, ambas en un clima cálido.

Materiales y métodos

Se llevaron a cabo diferentes abordajes para cumplir con los objetivos de la tesis. Estos abordajes incluyeron nuevos muestreos, tanto en áreas ya relevadas como en otras que se fueron encontrando en las prospecciones. También se visitaron aquellas colecciones en las que había ingresados materiales fósiles de la Formación Queguay, tanto nacionales como internacionales. Luego se realizó un listado taxonómico de estos materiales, y posteriores análisis multivariados para comparar los diferentes yacimientos entre sí. Se realizaron análisis morfométricos, tanto tradicionales como geométricos, en aquellos taxa que presentaban más de un morfotipo, para esclarecer si se trataba de la misma especie o especies diferentes.

Muestreos

Se realizaron nuevos muestreos en los departamentos de Canelones, Soriano, Río Negro, Paysandú, Flores y Florida.

Se relevaron yacimientos ya muestreados anteriormente que corresponden a las localidades: Sauce Solo (Canelones); Pamitas, Palmar y Ao. Coquimbo (Soriano); proximidades de Algorta (Río Negro); Piedras Coloradas (Forestal Caja Bancaria) y Quebracho (Paysandú), y proximidades de Trinidad (Flores) (Frenguelli, 1930; Martínez *et al.*, 1996; 1997; Cabrera, 2011; Verde, 2012; Jorge Baeza *com. pers.*). También se relevaron yacimientos nuevos en todos estos departamentos, más el Departamento de Florida. Los nuevos yacimientos se localizaron inicialmente mediante análisis de imágenes satelitales, utilizando el programa Google Earth (c).

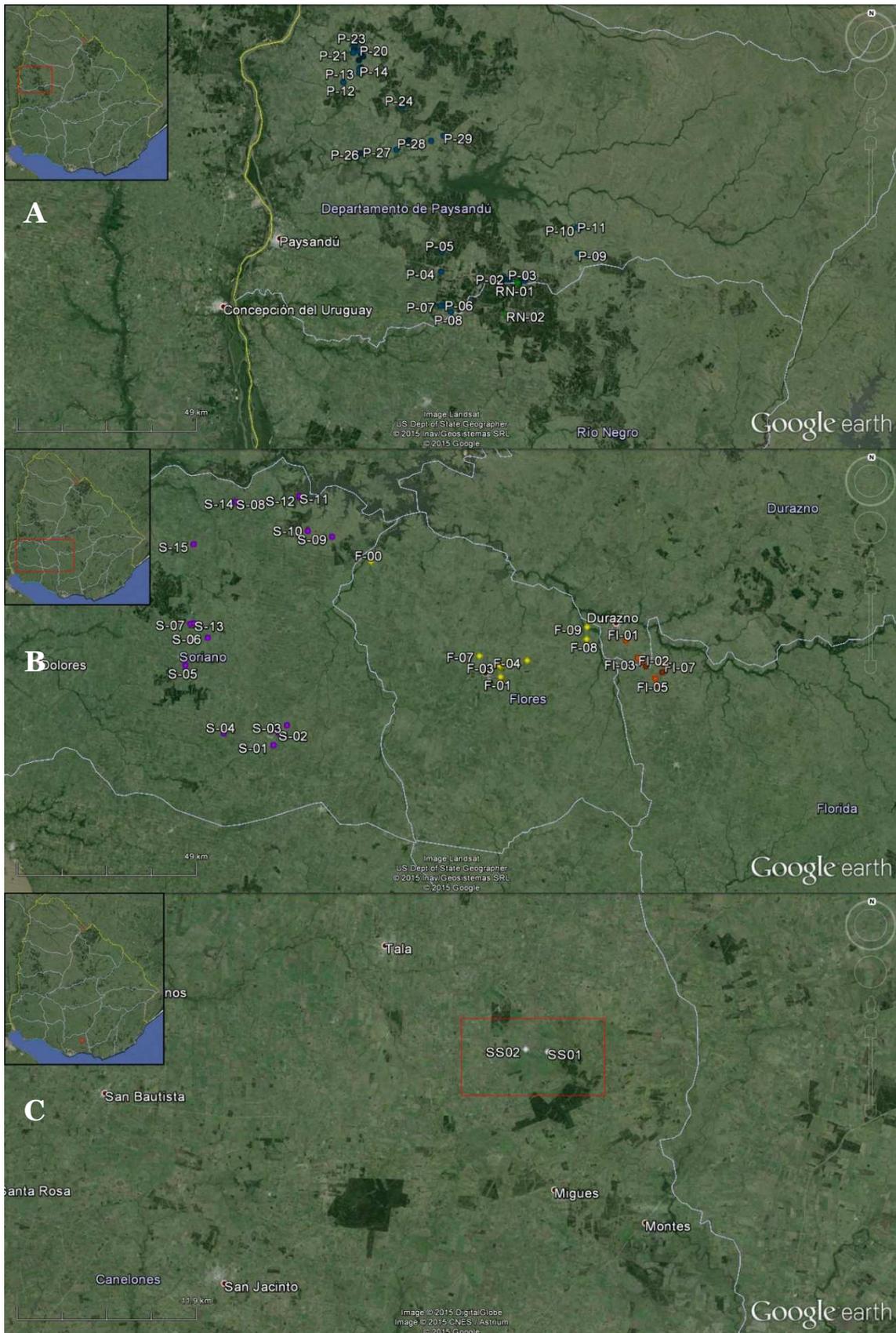


Figura 2. Puntos seleccionados en los diferentes departamentos; la letra inicial indica la primer letra del departamento, el número identifica a la localidad. **A** puntos en los departamentos Paysandú (P#) y Río Negro (RN#); **B** Puntos en Soriano (S#), Flores (F#) y Florida (Fl#); **C** puntos en Canelones, localidad Sauce Solo (SS#).

Se identificaron posibles áreas con calizas aflorantes, siendo estas áreas toda aquella zona libre de vegetación y de color blanquecino a blanco, que se presentaban cercanas a rutas o caminos, debido al uso en caminería que se le da a las calizas (Veroslavsky & de Santa Ana, 2004). Las nuevas áreas se denominaron mediante un código para individualizarlas. El mismo consiste en la inicial (o iniciales) del departamento en que se encuentra el área (e.g. Paysandú: P; Río Negro: RN) (excepto por Canelones que se asignó las iniciales de la localidad por tradición en la denominación del área) y un número. Todas las áreas tienen números consecutivos iniciando en el 01. Mediante este método se seleccionaron en total 71 puntos entre áreas ya conocidas y potenciales; 15 en Soriano (S01 – S15), dos en Río Negro (RNO1 y RNO2), 31 en Paysandú (PO1 – P31), 13 en Flores (FO00 – F11), 8 en Florida (Flo1 – Flo8) y dos en Canelones (SSo1 y SSo2) (figura 2).

Se visitaron todas las áreas, descartándose aquellas que resultaron no ser calizas. De todas las que efectivamente pertenecían a las calizas del Queguay se tomaron muestras de roca, y en aquellas en las que había material fósil se muestreó tanto de manera selectiva colectando todos los fósiles que se veían a simple vista, para luego ser clasificados en laboratorio; y obteniendo muestras de regolito y roca de diferentes puntos del afloramiento, para obtener una muestra general del contenido fosilífero.

Preparación de las muestras

Las muestras colectadas fueron preparadas en laboratorio. Las muestras de roca fueron fragmentadas físicamente para separar el material fosilífero de la roca. Las muestras de regolito fueron primeramente tratadas con tamices de diferente malla y luego seleccionados los fósiles mediante *picking*, tanto a simple vista como bajo lupa binocular (8X a 15X) para las granulometrías más finas.

Luego de separados los fósiles, fueron clasificados e identificados al nivel taxonómico más bajo posible. Todos los materiales fósiles preparados e

identificados fueron ingresados a la colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias (FCDP).

Identificación taxonómica mediante análisis morfométricos

Algunos ejemplares presentaron dificultades a la hora de ser determinados, principalmente los pertenecientes a los géneros *Biomphalaria* y *Bulimulus* (ver capítulo 1), por lo que para resolver las relaciones taxonómicas de los diferentes morfotipos de cada género, se utilizaron dos enfoques distintos. Por un lado para el género *Biomphalaria*, de morfología muy simple, se utilizó una aproximación dentro de la morfometría tradicional, utilizando el coeficiente de variación de la espiral logarítmica, mientras que para *Bulimulus* se realizó un análisis de morfometría geométrica utilizando *landmarks*. La metodología utilizada para ambos análisis está explicada en detalle en el capítulo 4.

Visitas a colecciones

En el marco de la tesis se visitaron y/o solicitaron ejemplares a las colecciones indicadas más abajo, con el objetivo de registrar los materiales fósiles correspondientes a la Formación Queguay allí depositados, así como en algún caso, ejemplares actuales correspondientes a los géneros estudiados. Estos materiales se compararon con los colectados a fin de determinarlos, y todos los materiales, tanto de las nuevas muestras como los pertenecientes a las diferentes colecciones fueron comparados con representantes actuales de los mismos géneros y con la bibliografía especializada (Pilsbry, 1902; Parodiz, 1969; Bouchet & Rocroi, 2005; Simone, 2006; Breure *et al.*, 2010; Breure & Romero, 2012):

- Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República (UdelaR). Montevideo, Uruguay. Curadora: MSc. Alejandra Rojas. Acrónimo: FCDP-I.
- Colección de Paleontología del Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL), Universidad Nacional del Nordeste (UNNE). Corrientes, Argentina. Curadora: Dra. Verónica Espíndola. Acrónimo: PZ-CTES
- Sección Invertebrados del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN). Montevideo, Uruguay. Curador (en el momento de la consulta): Sr. Fabrizio Scarabino. Acrónimo: MNHN.
- Museo Paleontológico ‘Alejandro Berro’, Intendencia de Soriano. Director: Bach. Aparicio Arcaus. Acrónimo: MPAB.
- Section of Mollusks, Carnegie Museum of Natural History. Pittsburgh, Estados Unidos. Curador: Dr. Timothy A. Pearce. Acrónimo: CM.

Se revisaron ejemplares actuales (holotipos en el caso de *Bahiensis bahiensis*) a modo de material comparativo de las siguientes instituciones:

- Sección de moluscos, Naturhistorisches Museum. Basilea, Suiza. Curador: Dr. Eduard Stöckli. Acrónimo: NMB.
- Colección Nacional de Invertebrados, laboratorio de moluscos continentales, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Buenos Aires, Argentina. Curador: Dr. Sergio Miquel. Acrónimo: MACN.
- Departamento de Biología, Universidad de Santa Maria. Santa Maria, Brasil. Responsable: Dra. Carla Kotzian. Acrónimo BR.

Análisis paleoecológicos

Todos los materiales, tanto de colecciones como provenientes de nuevas colectas fueron comparados en cuanto a ocurrencia geográfica (por yacimiento o zona) y entre yacimientos, a modo de establecer similitudes y/o diferencias entre los mismos.

La abundancia y diversidad de cada localidad se compararon utilizando los índices de Dominancia, Simpson, Shannon-Wiener y equidad (Harper, 1999; Hammer & Harper, 2006). Las similitudes entre las localidades se analizaron mediante análisis de cluster utilizando los índices de similitud de Jaccard y Raup-Crick (Harper, 1999; Hammer & Harper, 2006). Las especificaciones de todos estos análisis están detalladas en el capítulo 6.

Ejemplares estudiados

En este capítulo se presentan los resultados correspondientes a las nuevas colectas y preparado de los materiales correspondientes, y el de los materiales relevados en colecciones nacionales e internacionales. Los resultados correspondientes a los análisis morfométricos, análisis taxonómicos y análisis paleoecológicos se encuentran en los capítulos 4, 5 y 6 respectivamente.

Nuevas colectas

Relevamientos

De las 71 áreas previstas para visitar, se relevaron efectivamente 61, de las cuales siete corresponden a Flores; ocho a Florida; 27 a Paysandú; dos a Río Negro; 12 a Soriano y dos a Canelones (ver tabla 1), en suma se relevó el 83% de las áreas previstas. Las áreas restantes no se visitaron por problemas de logística.

De las 61 áreas, solo 21 correspondieron a la Formación Queguay; 29 a otras formaciones rocosas y 11 no pudieron ser visitadas por ser inaccesibles o no contarse con los permisos de acceso por parte de los dueños de los predios correspondientes. De las 21 áreas de Formación Queguay, 12 contenían fósiles por lo que de estas se tomaron muestras de regolito y de fósiles, de todas se tomaron muestras de mano de la roca (figura 3).

Las áreas con mayor contenido fosilífero fueron: F11 (camino vecinal cerca del Hipódromo de Trinidad) de Flores; PO6 (cantera en Forestal Caja Bancaria, Piedras Coloradas) y P12 (basurero de Villa Quebracho) de Paysandú; RNO2 (cantera en ruta 25, a 5 Km del pueblo Algorta) de Río Negro; S12 (orilla

del Lago Palmar a pocos kilómetros de la represa de Palmar) de Soriano y SSO1 (cantera en la localidad Sauce Solo, próxima a pueblo Migués) de Canelones (ver tabla 1 y figuras 4 y 5).

Tabla 1. Tabla de todos los yacimientos relevados, fecha de visita, tipo de roca del yacimiento, presencia de fósiles y coordenadas geográficas del punto. En naranja los puntos de Formación Queguay sin fósiles, en verde los que contienen fósiles y fueron muestreados.

Yacimiento (Código)	Fecha	Tipo de roca	Fósiles (Sí/No)	Coordenadas
F00	07/05/2013	-		S 33°15.388' W 057°15.149'
F000	07/05/2013	Calizas	Si	S 33°16.249' W 057°14.128'
F04	08/05/2013	Basamento	No	S 33°29.041' W 056°46.965'
F06	08/05/2013	Basamento	No	S 33°29.150' W 056°50.362'
F10	06/08/2013	Caliza silicificada	Si	S 33°32.672' W 056°51.906'
F11	06/08/2013	Caliza silicificada	Si	S 33°32.689' W 056°52.093'
FI01	08/05/2013	Balasto	No	S 33°25.424' W 056°29.728'
FI02	08/05/2013	Balasto	No	S 33°27.905' W 056°27.473'
FI03	08/05/2013	Balasto	No	S 33°28.527' W 056°26.934'
FI04	08/05/2013	Balasto	No	S 33°29.104' W 056°26.009'
FI05	08/05/2013	Balasto	No	S 33°30.859' W 056°24.270'
FI06	08/05/2013	Balasto	No	S 33°29.865' W 056°23.055'
FI07	08/05/2013	Balasto	No	S 33°28.692' W 056°22.801'
FI08	08/05/2013	Balasto	No	S 33°31.847' W 056°23.864'
P01	25/06/2013	-		S 32°23.833' W 057°22.516'
P02	25/06/2013	Arenisca	No	S 32°23.556' W 057°24.249'
P03D	25/06/2013	Arenisca	No	S 32°23.501' W 057°24.987'
P06	25/06/2013	Calizas	Si	S 32°27.764' W 057°35.409'
P07	25/06/2013	Calizas	Si	S 32°27.823' W 057°36.103'
P09	25/06/2013	-		S 32°19.231' W 057°12.579'
P10	25/06/2013	Basalto	No	S 32°15.505' W 057°12.427'
P11	25/06/2013	Basalto	No	S 32°15.430' W 057°12.909'
P12	23/06/2013	Calizas	Si	S 31°55.226' W 057°54.360'
P13	24/06/2013	-		S 31°53.726' W 057°51.629'
P14	24/06/2013	-		S 31°53.149' W 057°51.684'
P15	24/06/2013	-		S 31°52.927' W 057°51.364'
P16	24/06/2013	Arenisca	No	S 31°51.862' W 057°51.785'
P17	24/06/2013	Caliza y arenisca con intraclastos pelíticos	No	S 31°51.294' W 057°51.082'
P18	24/06/2013	Caliza y arenisca con intraclastos pelíticos	No	S 31°50.868' W 057°51.460'
P19	24/06/2013	Caliza y arenisca con intraclastos pelíticos	No	S 31°50.717' W 057°51.511'
P20	24/06/2013	Caliza y arenisca con intraclastos pelíticos	No	S 31°50.472' W 057°51.774'
P21	24/06/2013	-		S 31°50.792' W 057°52.794'
P22	24/06/2013	-		S 31°50.335' W 057°52.666'
P23	24/06/2013	Arenisca K	No	S 31°49.289' W 057°52.475'
P24	26/06/2013	Arenisca K	Si	S 31°58.524' W 057°44.019'
P27	24/06/2013	Caliza	No	S 32°04.927' W 057°44.705'
P28	26/06/2013	Conglomerado	No	S 32°03.442' W 057°38.773'
P29	26/06/2013	Calizas	Si	S 32°02.621' W 057°36.664'

Tabla 1. Continuación.

P30	26/06/2013	Arenisca (arriba) / ferricreta (abajo)	Si(abajo)	S 32°03.477' W 057°42.652'
P31	25/06/2013	Calizas y areniscas	Si	S 32°23.629' W 057°21.574'
RN01	25/06/2013	Caliza silicificada	No	S 32°23.949' W 057°22.836'
RN02	06/08/2013	Caliza blanca y silicificada (cantera en actividad) areniscas en la base	Si	S 32°28.640' W 057°24.660'
S01	06/05/2013	-		S 33°43.146' W 057°31.011'
S02	06/05/2013	Balasto	No	S 33°41.312' W 057°30.227'
S03	06/05/2013	Balasto	No	S 33°40.117' W 057°28.757'
S04	06/05/2013	Caliza y ferricreta	No	S 33°41.692' W 057°39.893'
S06	06/05/2013	algo de caliza y balasto	Si	S 33°21.201' W 057°47.207'
S07	06/05/2013	Balasto	No	S 33°25.608' W 057°46.520'
S08	05/08/2013	Formación Fray Bentos (Oligoceno)	No	S 33°07.249' W 057°39.273'
S10	06/05/2013	Balasto	No	S 33°11.229' W 057°26.452'
S12	06/05/2013	Calizas silicificadas	Si	S 33°06.395' W 057°27.956'
S13	06/05/2013	Balasto	No	S 33°25.518' W 057°45.832'
S14	05/08/2013	Formación Fray Bentos (Oligoceno)	No	S 33°07.563' W 057°38.564'
S15	05/08/2013	Formación Fray Bentos (Oligoceno)	No	S 33°13.787' W 057°46.473'

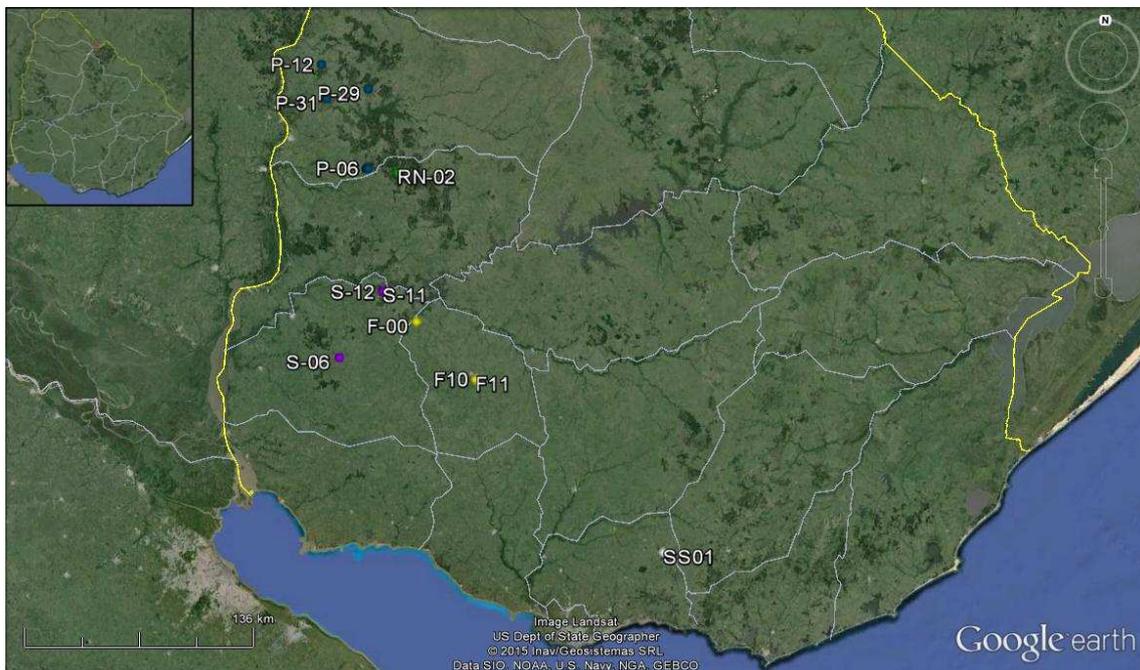


Figura 3. Localidades prospectadas que presentaron fósiles.

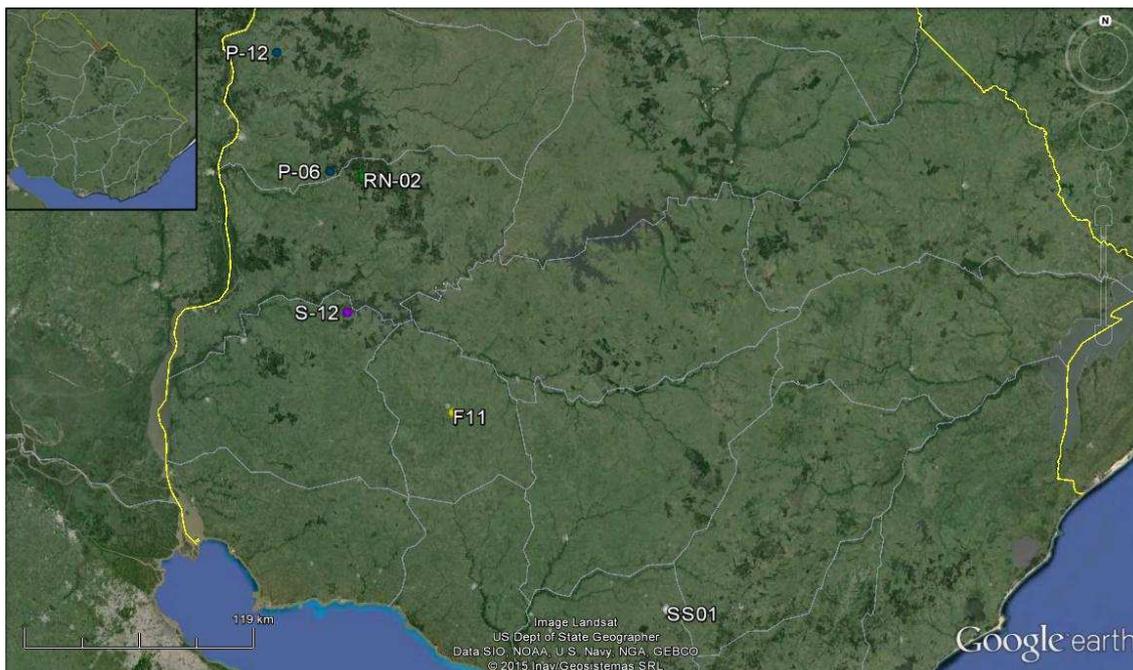


Figura 4. Localidades más diversas y con ocurrencia de gasterópodos.

Preparación en laboratorio

Los materiales colectados fueron procesados mediante diversas técnicas (ver capítulo 2). Se obtuvieron en total 2230 nuevos ejemplares fósiles, más varios lotes de rizolitos y madera; del total 1895 ejemplares corresponden a gasterópodos (ver tabla 2). Todos los nuevos materiales fueron ingresados a la colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias, excepto los icnofósiles, los cuales se derivaron a expertos para su estudio.

En cuanto a los gasterópodos, se obtuvieron 1371 nuevos ejemplares de la especie *Biomphalaria walteri* entre los departamentos de Flores, Río Negro, Soriano y Paysandú; asimismo se identificaron dos nuevas especies de este género, una ya mencionada por Morton & Herbst (1993) como *Scolodonta semperi*, descrita en esta tesis como *Biomphalaria* sp. 1, de la cual se colectaron 265 ejemplares en los departamentos de Flores, Paysandú, Río Negro y Soriano, y otra especie a la que se denominó *Biomphalaria* sp. 2, de la que se encontraron 77 ejemplares solo en dos localidades: RNO2 (Río Negro) y PO6 (Forestal Caja Bancaria, Piedras Coloradas, Paysandú)



Figura 5. Algunas de las localidades visitadas, de arriba a abajo y de izquierda a derecha: SS01, F11, P12, Po6, RNo2 (dos fotos).

Se identificaron cuatro ejemplares del género *Physa* en los departamentos de Flores, Río Negro y Soriano y cinco ejemplares de *Succinea* en los departamentos de Río Negro, Soriano y Paysandú. Asimismo, se identificaron 20 ejemplares del género *Pupoides* en los departamentos de Paysandú, Río Negro, Soriano y Canelones, algunos completos y muy bien preservados, lo que permite describir a partir de ellos una nueva especie.

En cuanto a la superfamilia Orthalicoidea, se identificaron 112 ejemplares de Bulimulidae (incluyendo representantes de la especie *Bulimulus klappenbachi*) para los departamentos de Río Negro y Paysandú. De la familia Odontostomidae se reconocieron nueve ejemplares para Paysandú y Canelones de la especie *Bahiensis priscus* (Cabrera & Martínez, 2012) (descrita en el marco de esta tesis).

De la especie *Eoborus charruanus* se identificaron 36 ejemplares para Paysandú, Río Negro y Canelones.

Finalmente, se colectó un molde externo en la localidad Sauce Solo (Canelones) asignado tentativamente a Clausiliidae.

Del resto de los fósiles, se identificaron nuevos materiales de ostrácodos, algunos de ellos correspondientes a morfologías no descritas aún. También se colectaron nuevos ejemplares de núculas de charáceas, endocarpos de *Celtis santosi*, rizolitos y fragmentos de madera. Se colectaron también varios lotes de nidos y cámaras pupales asignadas preliminarmente a los icnogéneros *Celliforma* y *Fictovichnus* (Guillermo Roland *com. pers.*). También se hallaron en varias localidades fragmentos de cáscaras de huevo de dinosaurio asignadas tentativamente a Neosauropoda (Andrés Batista *com. pers.*).

Tabla 2. Listado de todos los registros de fósiles por localidad. Especifica punto, localidad, material, determinación y número de colección.

Punto	Localidad	Material	Determinación	Núm. col.
F000	R14, Flores	lote	Rizolitos	FCDP-B 32
F10	Hipódromo Trinidad, Flores	lote	Rizolitos	FCDP-B 18
F10	Hipódromo Trinidad, Flores	lote	Rizolitos	FCDP-B 30
F10	Carretera a R3, Flores	lote	Rizolitos	FCDP-B 30
F10	Carretera a R3, Flores	lote	Rizolitos	FCDP-B 30
F10	Hipódromo Trinidad, Flores	6 ejs.	Rizolitos	FCDP-B 43
F11	Hipódromo Trinidad, Flores	3 ejs.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7237
F11	Hipódromo Trinidad, Flores	1 ej.	<i>Biomphalaria sp.1</i>	FCDP-I 7254
F11	Prox. Hipódromo, Trinidad	2 ejs.	<i>Biomphalaria sp.1</i>	FCDP-I 7267
F11	Prox. Hipódromo, Trinidad	19 ejs.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7268
F11	Prox. Hipódromo, Trinidad	Rocas	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7269
F11	Prox. Hipódromo, Trinidad	1 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7270
F11	Prox. Hipódromo, Trinidad	1 ej.	<i>Biomphalaria sp.1</i>	FCDP-I 7271
F11	Prox. Hipódromo, Trinidad	1 ej.	<i>Physa sp.</i>	FCDP-I 7272
F11	Prox. Hipódromo, Trinidad	1 ej.	Ostracoda indet	FCDP-I 7273
F11	Prox. Hipódromo, Trinidad	1 ej.	Ostracoda indet	FCDP-I 7274
F11	Hipódromo Trinidad, Flores	lote	Rizolitos	FCDP-B 29
F11	Prox. Hipódromo, Trinidad	1 ej.	Núcula de charácea	FCDP-B 40

Tabla 2. Continuación.

F11	Prox. Hipódromo, Trinidad	Lote (51 ej.)	Rizolitos	FCDP-B 41
F11	Prox. Hipódromo, Trinidad	7 ej.	Rizolitos	FCDP-B 42
F11	Prox. Hipódromo, Trinidad	1 fragmento	Cáscara de huevo de dinosaurio	FCDP-V 2883
P06	Piedras Coloradas	1 ej.	<i>Pupoides</i> sp.	FCDP-I 4665
P06	Piedras Coloradas	3 ej.	<i>Pupoides</i> sp.	FCDP-I 4666
P06	Piedras Coloradas	fragmentos	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 4667
P06	Piedras Coloradas	38 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 4668
P06	Piedras Coloradas	41 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 4669
P06	Piedras Coloradas	1 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	FCDP-I 4670
P06	Piedras Coloradas	47 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp.1	FCDP-I 7220
P06	Piedras Coloradas	2 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	FCDP-I 7221
P06	Piedras Coloradas	10 ej.	<i>Bulimulus</i> sp.	FCDP-I 7222
P06	Piedras Coloradas	1 ej.	<i>Bahiensis priscus</i>	FCDP-I 7223
P06	Piedras Coloradas	1 ej.	<i>Succinea</i> sp.	FCDP-I 7224
P06	Piedras Coloradas	3 ej.	Pupillidae	FCDP-I 7225
P06	Piedras Coloradas	90 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7226
P06	Piedras Coloradas	105 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7227
P06	Piedras Coloradas	1 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp. 2	FCDP-I 7228
P06	Piedras Coloradas	Rocas	Varias spp. (coquinas)	FCDP-I 7245
P06	Piedras Coloradas	Rocas	<i>B. walteri</i> / <i>B. klappenbachi</i>	FCDP-I 7246
P06	Piedras Coloradas	39 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7250
P06	Piedras Coloradas	3 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	FCDP-I 7251
P06	Piedras Coloradas	1 ej.	<i>Bahiensis priscus</i>	FCDP-I 7252
P06	Piedras Coloradas	3 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp.1	FCDP-I 7253
P06	Piedras Coloradas	60 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp.1	FCDP-I 7259
P06	Piedras Coloradas	en roca y en Celliforma isp.	<i>Biomphalaria walteri</i> y <i>Biomphalaria</i> sp.1	FCDP-I 7260
P06	Piedras Coloradas	4 ej. + roca con ejemplares	<i>Biomphalaria</i> sp.1	FCDP-I 7263
P06	Piedras Coloradas	1 ej.	<i>Pupoides</i> sp.	FCDP-I 7264
P06	Piedras Coloradas	lote	Rizolitos	FCDP-B 22
P06	Piedras Coloradas	Lote	Madera	FCDP-B 23
P06	Piedras Coloradas	lote	Madera	FCDP-B 38
P06	Piedras Coloradas	lote	Rizolitos	FCDP-B 39
P06	Piedras Coloradas	10 fragmentos	Cáscara de huevo de dinosaurio	FCDP-V 2888
P06	Piedras Coloradas	32 ej.	<i>Fictovicnus?</i>	
P06	Piedras Coloradas	3 ej.	<i>Celliforma?</i>	
P06-183	Piedras Coloradas	11 ejemplares	<i>Succinea</i> sp.	PZ-CTES 5337
P06-183	Piedras Coloradas	9 ej.	<i>Pupoides</i> sp.	PZ-CTES 5340
P06-183	Piedras Coloradas	Lote	<i>Biomphalaria walteri</i>	PZ-CTES 5347
P06-183	Piedras Coloradas	3 ej.	<i>Physa</i> sp.	PZ-CTES 5349
P06-183	Piedras Coloradas	8 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	PZ-CTES s/n
P06-183	Piedras Coloradas	13 ej.	<i>Bulimulus</i> n.sp.	PZ-CTES s/n
P06-183	Piedras Coloradas	11 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	PZ-CTES s/n
P07	Piedras Coloradas	9 fragmentos	Cáscara de huevo de dinosaurio	FCDP-V 2882
P12	Quebracho	1 ej.	<i>Pupoides</i> sp.	FCDP-I 4662
P12	Quebracho	3 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 4663
P12	Quebracho	2 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	FCDP-I 4664
P12	Quebracho	17 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	FCDP-I 6454
P12	Quebracho	16 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	FCDP-I 6455
P12	Quebracho	21 ej.	<i>Bulimulus</i> n.sp.	FCDP-I 6456
P12	Quebracho	198 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 6457
P12	Quebracho	3 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 6458
P12	Quebracho	4 ej.	<i>Bahiensis priscus</i>	FCDP-I 7239
P12	Quebracho	36 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7240
P12	Quebracho	4 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp.1	FCDP-I 7241
P12	Quebracho	5 ej.	<i>Pupoides</i> sp.	FCDP-I 7242

Tabla 2. Continuación.

P12	Quebracho	14 ej.	Endocarpo de <i>Celtis santosi</i>	FCDP-B 34
P12	Quebracho	Lote	Rizolitos	FCDP-B 35
P12	Quebracho	7 ej.	Nidos	
P12	Quebracho	123 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	FCDP-I 6459
P12	Quebracho	10 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	FCDP-I 6460
P12	Quebracho	100 ej.	<i>Bulimulus</i> n.sp.	FCDP-I 6461
P12	Quebracho	81 ejemplares	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 6462
P12	Quebracho	4 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 6463
P12	Quebracho	38 ej.	<i>Bahiensis priscus</i>	FCDP-I 6464
P12	Quebracho	9 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 6465
P12	Quebracho	32 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 6466
P12	Quebracho	2 ej.	<i>Succinea</i> sp.	FCDP-I 6467
P12	Quebracho	1 ej.	<i>Succinea</i> sp.	FCDP-I 6468
P12	Quebracho	6 ej.	<i>Bahiensis priscus</i>	FCDP-I 6469
P12	Quebracho	3 ej.	<i>Bahiensis priscus</i>	FCDP-I 6470
P12	Quebracho	1 ej.	<i>Pupoides</i> sp.	FCDP-I 6471
P12	Quebracho	10 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 6472
P12	Quebracho	2 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	FCDP-I 6473
P12	Quebracho	1 ej.	<i>Bahiensis priscus</i>	FCDP-I 6474
P12	Quebracho	3 ej.	<i>Pupoides</i> sp.	FCDP-I 6475
P12	Quebracho	1 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7255
P12	Quebracho	1 ej.	<i>Succinea</i> sp.	FCDP-I 7256
P12	Quebracho	3 ej.	<i>Bahiensis priscus</i>	FCDP-I 7257
P12	Quebracho	8 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp.1	FCDP-I 7261
P12	Quebracho	1 ej.	<i>Pupoides</i> sp.	FCDP-I 7262
P12	Quebracho	1 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp.1	FCDP-I 7265
P12	Quebracho	13 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp.1	FCDP-I 7266
P12	Quebracho (abajo)	13 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7275
P12	Quebracho (arriba)	28 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp.1	FCDP-I 7276
P12	Quebracho (abajo)	24 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp.1	FCDP-I 7277
P12	Quebracho (arriba)	6 ej.	Ostracoda indet	FCDP-I 7278
P12	Quebracho (abajo)	7 ej.	Ostracoda indet	FCDP-I 7279
P12	Quebracho	Lote	Rizolitos	FCDP-B 44
P12	Quebracho	12 ej.	Núculas de charáceas	FCDP-B 45
P184	300 m al Norte de la R90	30 ej.	<i>Bulimulus</i> n.sp.	PZ-CTES 5341
P184	300 m al Norte de la R90	18 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	PZ-CTES 5342
P184	300 m al Norte de la R90	8 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	PZ-CTES 5343
P184	300 m al Norte de la R90	53 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp.1	PZ-CTES 5345
P184	300 m al Norte de la R90	30 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	PZ-CTES 5347, 5348
P29	La Sota	Lote	Rizolitos	FCDP-B 36
P29	La Sota	83 ej.	Nidos	
P29	La Sota	Rocas	Rizomas	
P29	La Sota, escombrera	lote	Rizolitos	
P29	La Sota, escombrera	varios	conchillas indet	
P31	R90 Km. 70	2 fragmentos	Madera	FCDP-B 24
P31	R90 Km. 70	1 fragmento	Cáscara de huevo de dinosaurio	FCDP-V 2884
P31	R90 Km. 70	3 ej.	Nidos	
RN02	R25 cno. Algorta	83 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i> ?	FCDP-I 7211
RN02	R25 cno. Algorta	2 ej. y fragmentos	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 7212
RN02	R25 cno. Algorta	4 ej.	<i>Bulimulus</i> n.sp.	FCDP-I 7213
RN02	R25 cno. Algorta (arriba)	1 ej.	<i>Physa</i> sp.	FCDP-I 7214
RN02	R25 cno. Algorta (arriba)	3 ej.	<i>Pupillidae</i> indet.	FCDP-I 7215
RN02	R25 cno. Algorta	2 ej.	<i>Succinea</i> sp.	FCDP-I 7216
RN02	R25 cno. Algorta (blanco)	301 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7217
RN02	R25 cno. Algorta (blanco)	76 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp. 2	FCDP-I 7218
RN02	R25 cno. Algorta	2 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7238
RN02	R25 cno. Algorta	14 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	FCDP-I 7243
RN02	R25 cno. Algorta	Rocas	<i>B. walteri</i> / <i>B.</i>	FCDP-I 7244

Tabla 2. Continuación

				<i>klappenbachi</i>
RN02	R25 cno. Algorta	10 ej.	<i>Bulimulus klappenbachi</i>	FCDP-I 7248
RN02	R25 cno. Algorta	4 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7249
RN02	R25 cno. Algorta (blanco)	141 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp.1	FCDP-I 7038 + 7039
RN02	R25 cno. Algorta	lote	Madera	FCDP-B 19
RN02	R25 cno. Algorta	lote	Núculas de charáceas	FCDP-B 20
RN02	R25 cno. Algorta	lote	Rizolitos + madera	FCDP-B 37
RN02	R25 cno. Algorta	18 ej.	Nidos	
RN03	Camino a Algorta	2 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 4661
RN04	Est. Santa Elena, Paso de los Mellizos	Roca	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 2666
RN04	Est. Santa Elena, Paso de los Mellizos	Roca	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 2667
RN04	Est. Santa Elena, Paso de los Mellizos	Roca	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 2668
RN04	Est. Santa Elena, Paso de los Mellizos	Roca	<i>Biomphalaria walteri</i> + <i>Succinea</i> sp.	FCDP-I 2669
RN04	Est. Santa Elena, Paso de los Mellizos	Roca	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 2670
RN04	Est. Santa Elena, Paso de los Mellizos	Roca	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 2671
RN04	Est. Santa Elena, Paso de los Mellizos	Roca	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 2672
RN04	Est. Santa Elena, Paso de los Mellizos	Roca	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 2673
RN04	Est. Santa Elena, Paso de los Mellizos	Roca	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 2674
RN04	Est. Santa Elena, Paso de los Mellizos	Roca	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 2675
RN04	Est. Santa Elena, Paso de los Mellizos	Roca	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 2676
RN04	Est. Santa Elena, Paso de los Mellizos	Roca	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 2677
RN05	R25, Km 62	Roca	Gast. indet	FCDP-I 2678
RN05	R25, Km 62	Roca	Gast. indet	FCDP-I 2679
S06	Coquimbo abajo, Soriano	lote	Rizolitos	FCDP-B 31
S11	Palmar	32 fragmentos	Cáscara de huevo de dinosaurio	FCDP-V 2885
S11	Palmar	12 fragmentos	Cáscara de huevo de dinosaurio	FCDP-V 2886
S11	Palmar	11 fragmentos	Cáscara de huevo de dinosaurio	FCDP-V 2887
S12	Palmar arriba	3 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7229
S12	Palmar arriba	361 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7229
S12	Palmar arriba	66 ej.	<i>Biomphalaria</i> sp.1	FCDP-I 7230
S12	Palmar arriba	1 ej. roto	Pupillidae	FCDP-I 7231
S12	Palmar arriba	2 ej.	<i>Physa</i> sp.	FCDP-I 7232
S12	Palmar arriba	1 ej.	<i>Succinea</i> sp.	FCDP-I 7233
S12	Palmar arriba	1 ej.	Ostrácodo	FCDP-I 7234
S12	Palmar arriba	Lote	<i>Biomphalaria</i> spp.	FCDP-I 7235
S12	Palmar	396 ej.	<i>Biomphalaria walteri</i>	FCDP-I 7236
S12	Palmar arriba	lote	Rizolitos	FCDP-B 26
S12	Palmar arriba	1 ej.	oogonia	FCDP-B 27
S12	Palmar arriba	1 ej.	<i>Celtis</i> sp.	FCDP-B 28
S12	Palmar	lote	Rizolitos	FCDP-B 33
S12	Palmar arriba	Lote	Rizolitos	FCDP-B 33
S16	Proximidades de Palmitas	Lote	<i>Biomphalaria walteri</i> / <i>Bulimulus klappenbachi</i>	MPAB 004
S16	Proximidades de Palmitas	Lote	<i>Biomphalaria walteri</i> / <i>Bulimulus klappenbachi</i>	MPAB 035

Tabla 2. Continuación

SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2684
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2685
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2686
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2687
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2688
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2689
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2690
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2691
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2692
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2693
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2694
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2695
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2696
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2697
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2698
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2699
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2701
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2702
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2703
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2704
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2705
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2706
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2707
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2708
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2709
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2711
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2712
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2713
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2714
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2715
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2716
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2717
SS01	Sauce Solo	1 ej.	Gastropoda indet.	FCDP-I 2718
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2719
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2720
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 2721
SS01	Sauce Solo	1 ej.	Endocarpo de <i>Celtis santosi</i>	FCDP-I 2926
SS01	Sauce Solo	53 ejs.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 4647
SS01	Sauce Solo	1 ej. y varios	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 4648
SS01	Sauce Solo	2 ejs.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 4649
SS01	Sauce Solo	2 ejs.	Endocarpo de <i>Celtis santosi</i>	FCDP-I 4650
SS01	Sauce Solo	2 ejs.	?Clausiliidae	FCDP-I 4677
SS01	Sauce Solo	3 ejs.	Endocarpo de <i>Celtis santosi</i>	FCDP-I 4678
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Pupoides</i> sp.	FCDP-I 4679
SS01	Sauce Solo	2 ejs.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 4680
SS01	Sauce Solo	22 ejs.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 4681
SS01	Sauce Solo	32 ejs.	<i>Eoborus charruanus</i>	FCDP-I 7068
SS01	Sauce Solo	1 ej. roto	<i>Bahiensis priscus</i>	FCDP-I 7069
SS01	Sauce Solo	16 ejs.	Endocarpos de <i>Celtis</i>	FCDP-I 7070
SS01	Sauce Solo (arriba)	1 ej.	Endocarpos de <i>Celtis</i>	FCDP-I 7071
SS01	Sauce Solo	7 ejs.	<i>Pupoides</i> sp.	FCDP-I 7219
SS01	Sauce Solo	1 molde externo	Clausiliidae ?	FCDP-I 7247
SS01	Sauce Solo	1 ej.	<i>Pupoides</i> sp.	FCDP-I 7258
SS01	Sauce Solo	3 ejs.	Rizolitos	FCDP-B 21
SS01	Sauce Solo	3 ejs.	Endocarpo de <i>Celtis santosi</i>	FCDP-B 25
SS01	Sauce Solo	4 ejs.	Nidos	

Ejemplares de colecciones

Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias (Universidad de la República, Montevideo, Uruguay)

De la colección de Facultad de Ciencias fueron relevados un total de 981 ejemplares fósiles de la Formación Queguay. Corresponden 418 a *Biomphalaria walteri* y *Biomphalaria* A (ver capítulo 4) de las localidades PO6, P12 y RNO2; tres ejemplares de *Succinea* sp. de P12; ocho ejemplares de *Pupoides* sp. de las localidades PO6, P12 y SS01; 292 ejemplares de *Bulimulus klappenbachi* y *Bulimulus* spp. de las localidades PO6 y P12; 47 ejemplares de *Bahiensis priscus* de P12; 119 ejemplares de *Eoborus charruanus* provenientes de P12 y SS01 y dos ejemplares de Clausiliidae de SS01. También se registraron ostrácodos, núculas de charáceas, endocarpos de *Celtis santosi* y rizolitos. Las áreas de colecta corresponden a los puntos PO6, P12 y SS01. A otro lugar de colecta se le agregó un código como el establecido para las prospecciones aunque cabe destacar que no fué visitado: RNO3 (Estancia “Santa Elena”, Paso de los Mellizos, Río Negro).

Colección Paleontológica de la Universidad del Nordeste (Centro de Ecología Aplicada del Litoral, Corrientes, Argentina)

Los materiales ingresados en la colección de Paleontología de la UNNE fueron colectados entre los años 1988 y 1989 por Rafael Herbst en los puntos que él denomina 183 y 184 (Morton & Herbst, 1993). De acuerdo a la descripción realizada por los autores, el punto 183 correspondería al PO6 (cantera en la Forestal Caja Bancaria, Piedras Coloradas) pero al no contar con las coordenadas exactas, se denominará en esta tesis como PO6-183. El punto 184 estaría ubicado a 300 m al norte de la ruta 90, próximo al empalme con la ruta 25, este yacimiento no pudo ser encontrado por lo que se deja la denominación de Herbst, asignándole solo la letra del departamento

correspondiente (P184). Se registraron aproximadamente 70 ejemplares de *Biomphalaria walteri* provenientes de ambas localidades, 53 ejemplares de *Biomphalaria* sp. (*Scolodonta semperi* según los autores) de la localidad P184, 29 ejemplares de *Bulimulus klappenbachi* de ambas localidades, 59 ejemplares de *Bulimulus* spp. (incluye los dos morfotipos discutidos en el capítulo 4) de ambas localidades, 11 ejemplares de *Succinea* sp., nueve ejemplares de *Pupoides* sp. y tres ejemplares de *Physa* sp. todos provenientes del punto P06-183. Los autores también indican para ambas localidades, la presencia de núculas de charáceas y ostrácodos.

Colección del Museo Paleontológico “Alejandro Berro” (Soriano, Uruguay)

Los materiales depositados en esta colección fueron colectados por Alejandro Berro, sin fecha conocida. Todos los materiales fueron recogidos en las proximidades del pueblo Palmitas y corresponden a dos lotes con *Biomphalaria walteri* y *Bulimulus klappenbachi*. De esta misma localidad es que Parodiz (1969) describe ambas especies. A la localidad se asignó el código S16, pero no pudo ser localizada durante las prospecciones.

Otras colecciones

Se obtuvieron fotografías de los holotipos de las especies fósiles *Biomphalaria walteri* y *Bulimulus klappenbachi* (figura 6) descritos y depositados en la colección del Carnegie Museum of Natural History (Pittsburgh, Estados Unidos) por Juan José Parodiz (1969).

Se obtuvieron fotografías y/o envío en calidad de préstamo de ejemplares de las especies actuales *Biomphalaria peregrina*, *Bahiensis*

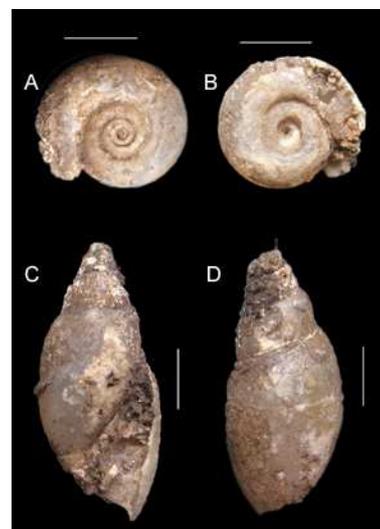


Figura 6. A-B holotipo de *Biomphalaria walteri* CM 103839 (vista apical y umbilical respectivamente); C-D holotipo de *Bulimulus klappenbachi* CM 103839. Fotografías gentileza del Dr. Timothy A. Pearce, Section of Mollusks, Carnegie Museum of Natural History. Pittsburgh, Estados Unidos.

bahiensis y *Bahiensis guarani* del Museo Nacional de Historia Natural (Montevideo, Uruguay); Universidad de Santa María (Brasil); Naturhistorisches Museum (Basilea, Suiza) y Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Buenos Aires, Argentina) respectivamente, como material comparativo para los análisis sistemáticos y morfométricos.

Análisis de varianza de la espiral logarítmica

La espiral logarítmica

La espiral logarítmica es una forma recurrente en la naturaleza, tanto en animales y plantas, como en eventos climáticos (ej. huracanes), incluso en la forma que toman las galaxias en el universo. Es por esto que D'Arcy Thompson (1917) le dedicó todo un capítulo en su tratado *On growth and form*. Fue descrita por primera vez por Descartes, que en 1638 comunicó a Mersenne sus investigaciones sobre esta espiral, pero quién la bautizó como “espiral logarítmica” fue Pierre Varignon (1731), debido a que una de las ecuaciones a partir de la cual se puede dibujar es:

$$\theta = \log_b (r/a)$$

dónde θ es el coeficiente de crecimiento de la espiral (ángulo) en radianes, r el radio y a y b son constantes; cuando $\theta = 1$ la espiral obtenida es una espiral de Arquímedes o aritmética. La diferencia entre una espiral logarítmica y una espiral de Arquímedes está en que la espiral logarítmica va aumentando la distancia entre cada vuelta con una razón exponencial, es por esto que la forma se mantiene constante sin importar cuantas vueltas tenga la espiral. Por el contrario, la espiral aritmética mantiene una distancia constante entre las vueltas. Esta propiedad de la espiral logarítmica fue estudiada por Jakob

Bernoulli (1654-1705), quien estaba maravillado con esta espiral y la llamó *SPIRA MIRABILIS* (la espiral maravillosa)³.

Todos los gasterópodos poseen conchilla enrollada en forma de espiral logarítmica. En algunos casos esta espiral posee un coeficiente de crecimiento igual a cero ($\theta = 0$) en cuyo caso la conchilla es un cono recto (lapas). Para todos los casos donde el coeficiente es mayor a cero ($\theta > 0$) la conchilla adopta la característica forma espiral. La conchilla en los gasterópodos adopta dos morfologías características: puede estar enrollada en dos planos (x,y) denominada entonces *planospiresal*, o elevarse en un tercer plano (x,y,z) denominándose *conoespiral*.

El género Biomphalaria

La familia de gasterópodos dulceacuícolas Planorbidae Rafinesque, 1815 está compuesta por gasterópodos que en su mayoría (como el nombre de la familia lo indica) poseen enrollamiento planoespiral. El género *Biomphalaria* Preston, 1910 pertenece a esta familia (ver cap. 5).

La conchilla de este género posee una morfología simple, por lo que no es considerada como informativa a la hora de hacer descripciones taxonómicas, siendo entonces la morfología utilizada como un criterio secundario. La taxonomía del género se basa principalmente en la anatomía de las partes blandas, sobre todo del sistema reproductivo (Paraense & Deslandes, 1959; Paraense, 1975, 1981, 1984, 1988; Luz *et al.*, 1998), o incluso, recientemente en aspectos moleculares, especialmente ADN (Vidigal *et al.*, 2000, 2004; Spatz *et al.*, 1999; DeJong *et al.*, 2001). Una revisión de estos aspectos puede ser encontrada en Jarne *et al.*, (2011).

Algunos autores han hecho análisis estadísticos de algunas de las dimensiones de la conchilla (alto, ancho), o del número y forma de las vueltas,

³ Bernoulli pidió que se grabara en su tumba una espiral logarítmica bajo la expresión *EADEM MUTATA RESURGO* (siempre cambiante resurjo la misma) pero el artista que realizó el grabado se equivocó y en lugar de una espiral logarítmica grabó una espiral de Arquímedes. La tumba se encuentra en Basilea, Suiza.

pero esta metodología ha dado pocos resultados que puedan ser de ayuda para identificar especímenes que no poseen partes blandas (entre ellos obviamente los fósiles) (Jarne *et al.*, 2011).

La discriminación a través de la conchilla es un problema que se ha presentado en otros gasterópodos, para los cuales se han utilizado análisis morfométricos no tradicionales. Por ejemplo, con el objetivo de diferenciar especies del género *Physa*, Samadi *et al.* (2000) estudiaron las conchillas y caracteres anatómicos de varias poblaciones. Estimaron parámetros de Raup (1966) de la forma de enrollamiento de la conchilla e hicieron análisis de varianza. Los *landmarks* utilizados para este procedimiento no pueden ser obtenidos de una conchilla de enrollamiento planoespiral, por lo que no sirven para ser aplicados en *Biomphalaria*. Johnston *et al.* (1991) modelaron la espiral logarítmica usando morfometría geométrica, para esto utilizaron la conchilla del género marino *Epitonium*, el cual posee una conchilla conoespiral con costillas axiales. Los autores utilizaron la intersección sutura-costilla como *landmarks*. Para seleccionar *landmarks* es necesario tener intersecciones homólogas de líneas, constantes y repetidas en todos los especímenes (Bookstein, 1991; Park *et al.*, 2013). La conchilla simple y planoespiral de *Biomphalaria* no posee este tipo de intersecciones, por lo que ni parámetros de Raup ni la morfometría geométrica pueden ser aplicados en este taxón.

En la Formación Queguay se había descrito hasta ahora para este género la especie *Biomphalaria walteri* (Parodiz, 1969). Asimismo, Morton & Herbst (1993) describen un gasterópodo planoespiral para las calizas, el que asignan a la especie actual *Scolodonta semperi* (Döring, 1875). Posteriormente, Cabrera (2011) describe un segundo morfotipo de *Biomphalaria* que difiere de *B. walteri* principalmente en la forma de la espiral, y en la distribución y visibilidad de las vueltas, tanto en la cara apical como en la umbilical (de aquí en adelante *Biomphalaria A*).

Los especímenes referidos como *Scolodonta semperi* por Morton & Herbst (1993), de acuerdo a sus características, no poseen similitudes con el mencionado género *Scolodonta* (ver Döring, 1875; Hausdorf, 2006). Las

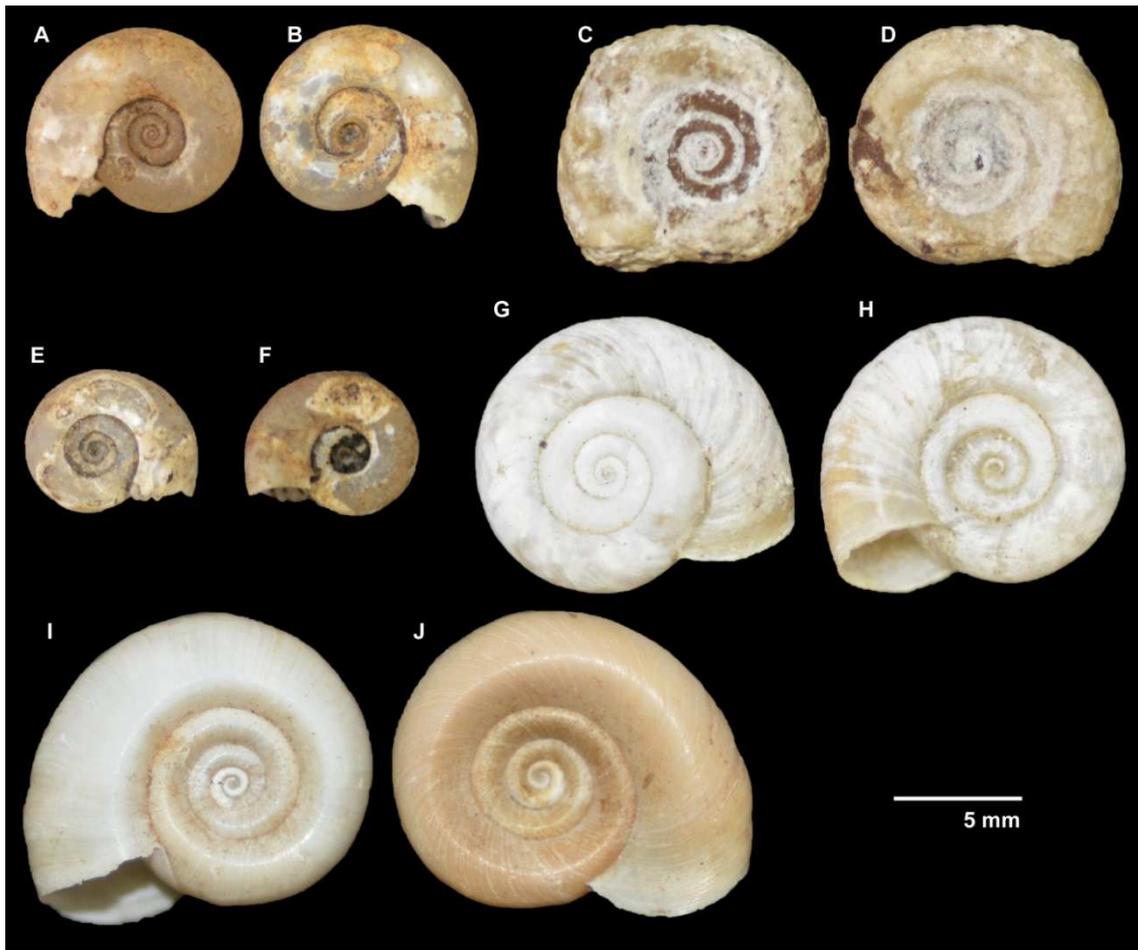


Figura 7. Especies de *Biomphalaria* Preston, 1910 usadas para el análisis. **A-B** *Biomphalaria walteri* (apical, umbilical); **C-D** *Biomphalaria* A (apical, umbilical); **E-F** *Biomphalaria* B (apical, umbilical); **G-H** *B. peregrina* (apical, umbilical); **I-J** *B. tenagophila* (apical, umbilical). Escala 5 mm.

especies de *Scolodonta* poseen una conchilla discoidal, las vueltas aumentan lentamente observándose una distribución equidistante de las mismas y la espira es ligeramente elevada. Estas características, sumadas a otras correspondientes a las partes blandas (que por tratarse de fósiles los especímenes en cuestión, no serán consideradas) no se corresponden a la morfología de los ejemplares fósiles. Por otro lado, estos ejemplares poseen características que los ubican dentro del género *Biomphalaria* (ver más adelante). De aquí en adelante, se hará referencia a este morfotipo como *Biomphalaria* B (ver figura 7).

Análisis de la varianza

La estrecha similitud morfológica de *Biomphalaria* A con *B. walteri*, y el escaso valor que poseen los caracteres morfológicos a la hora de identificar especies, determinó la necesidad de generar un método estadístico como medio para discriminar morfotipos fósiles del género *Biomphalaria*. Dado que, entre los dos morfotipos en cuestión (*B. walteri* y *Biomphalaria* A) la principal diferencia era la morfología de la espiral, es decir, la forma en que crecen las vueltas de la conchilla, se decidió cuantificar ese carácter de modo que fuera comparable numéricamente entre los especímenes. Para esto se utilizó una aproximación del coeficiente de espiral θ , el cual puede ser calculado de acuerdo a la ecuación:

$$\theta \approx AB/AD$$

siendo AB el ancho de una vuelta y AD el alto. Esto no es el valor exacto de θ ,

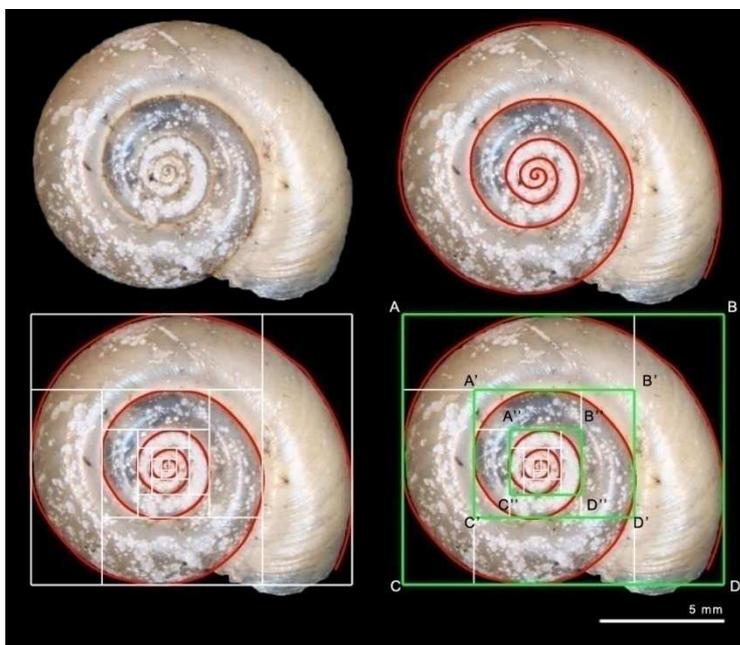


Figura 8. Procedimiento paso a paso, para la obtención de los datos de espiral. Especie *Biomphalaria peregrina*. Escala 5 mm.

pero se aproxima al mismo. Los valores θ , θ' y θ'' fueron obtenidos para cada espécimen, siendo AB/AD , $A'B'/A'D'$ y $A''B''/A''D''$ los rectángulos correspondientes a las tres últimas vueltas (figura 8). Solo se utilizaron para este análisis las tres últimas vueltas debido a que en la mayoría de los fósiles las primeras vueltas están rotas (ausentes) o cubiertas con carbonatos.

Los tres morfotipos fósiles mencionados anteriormente: *Biomphalaria walteri*, *Biomphalaria A* y *Biomphalaria B* fueron comparados con dos especies actuales: *Biomphalaria peregrina* (d'Orbigny, 1835) y *B. tenagophila* (d'Orbigny, 1835). Los ejemplares de *B. walteri* y parte de los ejemplares de *Biomphalaria A* están en la Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias (Montevideo, Uruguay): FCDP 4668, 6462, 6457, 6463, 6465; el resto de los ejemplares de *Biomphalaria A* (sin número de colección) y los ejemplares de *Biomphalaria B* (PZ-CTES 5345) pertenecen a la Colección de Paleontología de la Universidad Nacional del Nordeste (Corrientes, Argentina). Los especímenes actuales y cuaternarios de las especies *B. peregrina* y *B. tenagophila* están depositados en las colecciones de: Museo Nacional de Historia Natural (MNHN, Montevideo, Uruguay, sin número de colección); Universidad Federal de Santa Maria (Santa Maria, Brasil) (BR100888, 101084, 101888, 100747); Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias, (FCDP 2097), y una donación de una colección privada (Colección Gustavo Lecuona, GLC, sin número de colección). En total se utilizaron 143 especímenes: 30 de *B. walteri*; 14 de *Biomphalaria A*; 33 de *Biomphalaria B*; 36 de *B. tenagophila* y 34 de *B. peregrina*.

Se fotografiaron los 143 especímenes y se digitalizaron las imágenes. Se resaltó la espiral para cada fotografía y luego se dibujaron rectángulos correspondientes a cada una de las vueltas de la espiral. Luego, utilizando el programa Image Tool v. 3.00 (Wilcox *et al.*, 2002), se midió la altura y anchura de las últimas tres vueltas de afuera hacia adentro (figura 8). Los valores de θ así obtenidos fueron promediados para obtener un único valor de θ por ejemplar. Se realizó con estos datos un análisis de varianza (ANOVA). Se aplicaron tests de Shapiro-Wilk (SW) para comprobar la normalidad de los datos y tests de Levene (LV) para comprobar la homogeneidad de varianza. Al detectarse desviaciones de la normalidad y homogeneidad, se procedió a un análisis de varianza no paramétrico utilizando el test de Kruskal-Wallis (KW) (Sokal & Rohlf, 1998).

Luego, la altura, ancho y θ de cada ejemplar se analizaron utilizando un Análisis de Variación Canónica (*Canonical Variate Analysis - CVA*) (Manly, 1994). El CVA produce un gráfico de puntos a lo largo del primer eje canónico,

mostrando la máxima separación entre grupos (análisis discriminante multigrupo). Los ejes son la combinación lineal de los valores originales, en tanto que los *eigenvalues* (autovalores) indican la variación del eje y cuales variables contribuyen más a separar los grupos. El poder discriminante de las variables se evaluó utilizando el test de trazas de Pillai, por ser mucho más robusto que el lambda de Wilks (Rencher, 2002). La relación entre el ancho y el alto se analizó utilizando un modelo de regresión lineal (Sokal and Rohlf, 1998), y se contrastó la hipótesis de crecimiento isométrico ($b = 1$) aplicando un test de Student (t-test). El programa utilizado para los análisis estadísticos fue el PAST (v. 2.17c) (Hammer *et al.*, 2001).

Para todos los tests el nivel de significancia usado fue $p = 0,05$.

Resultados

Los valores de θ se desviaron de la normalidad (SW = 0,97; $p = 0,010$) y de la homogeneidad entre especies (LV = 0,984; $p = 0,002$), y variaron significativamente entre especies (KW = 38, $p = 1,12e-07$). De acuerdo al test *a posteriori* de Mann-Whitney (MW) con corrección de Bonferroni, hay diferencias significativas entre los fósiles *B. walteri* y *Biomphalaria* A ($p_{\text{same}} = 0,0004967$), y entre *Biomphalaria* A y *Biomphalaria* B ($p_{\text{same}} = 0,005916$). El test también presenta diferencias entre *B. tenagophila* y *B. walteri* ($p_{\text{same}} = 8,842E-07$), y con *Biomphalaria* B ($p_{\text{same}} = 0,0002468$); también entre *B. peregrina* y *Biomphalaria* A ($p_{\text{same}} = 0,001626$). Las especies actuales *B. tenagophila* y *B. peregrina* muestran diferencias entre ellas ($p_{\text{same}} = 2,831E-06$). Por otro lado, los morfotipos fósiles *B. walteri* y *Biomphalaria* B son similares ($p_{\text{same}} = 0,5056$) y ambas son similares a *B. peregrina* ($p_{\text{same}} = 0,3964$ *B. walteri*, y $p_{\text{same}} = 0,7877$ *Biomphalaria* B). *B. tenagophila* y *Biomphalaria* A son similares entre ellas ($p_{\text{same}} = 0,4617$) (tabla 3, fig. 9).

El CVA fue significativo (Pillai trace = 1,012; $F = 17,55$; $p < 0,05$). El primer factor explicó el 87,21% de la variabilidad total y el segundo el 8,2%. Las variables que más contribuyeron a discriminar entre los grupos de especies fueron la anchura en el primer factor y el coeficiente de espiral (θ) en el segundo

factor. El gráfico del CVA (fig. 10, tabla 4) muestra a *Biomphalaria* B bien separada a la izquierda del gráfico. *Biomphalaria* A y *B. tenagophila* se ubican juntas a la derecha del gráfico. *B. walteri* tiene una amplia distribución principalmente a la derecha también, mientras que *B. peregrina* se distribuye por todo el gráfico.

Tabla 3. Test de Kruskal – Wallis para los valores de θ H ($\text{Chi}^2 = 38$; Hc (tie corrected) = 38; $p_{\text{same}} = 1,119\text{E-}07$. Mann-Whitney pairwise comparisons, corrección de Bonferroni (bajo la diagonal) \ sin corregir (sobre la diagonal).

	<i>B. walteri</i>	<i>Biomphalaria</i> A	<i>Biomphalaria</i> B	<i>B. tenagophila</i>	<i>B. peregrina</i>
<i>B. walteri</i>	0	0,0004967	0,5056	8,842E-07	0,3964
<i>Biomphalaria</i> A	0,004967	0	0,005916	0,4617	0,001626
<i>Biomphalaria</i> B	1	0,05916	0	0,0002468	0,7877
<i>B. tenagophila</i>	8,842E-06	1	0,002468	0	2,831E-06
<i>B. peregrina</i>	1	0,01626	1	2,831E-05	0

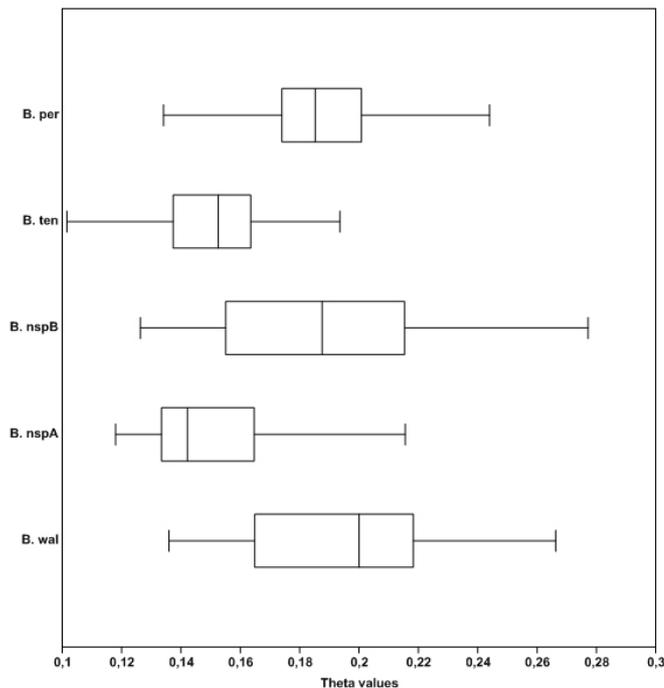


Figura 9. Box - plot de los coeficientes de espiral (valores de θ) para cada especie. La caja representa los cuartiles entre el 25 - 75 por ciento, respectivamente. La mediana se muestra con una línea vertical dentro de la caja. Los valores máximos y mínimos se presentan como líneas horizontales (“bigotes”). B. wal: *B. walteri*; B.A: *Biomphalaria* A; B.B: *Biomphalaria* B; B. ten: *B. tenagophila*; B. per: *Biomphalaria peregrina*.

Tabla 4. MANOVA/CVA (*pairwise comparisons*) para ancho, alto y θ . P valores de Hotelling, significancia sin corregir. Muestra diferencias significativas entre todos los especímenes (p values $\ll \alpha$ 0.05).

	<i>B. walteri</i>	<i>Biomphalaria</i> A	<i>Biomphalaria</i> B	<i>B. peregrina</i>	<i>B. tenagophila</i>
<i>B. walteri</i>	0	0,00061246	6,70E-16	2,37E-05	1,08E-07
<i>Biomphalaria</i> A	0,00061246	0	2,72E-11	0,00205785	0,0306534
<i>Biomphalaria</i> B	6,70E-16	2,72E-11	0	7,93E-13	3,56E-24
<i>B. peregrina</i>	2,37E-05	0,00205785	7,93E-13	0	1,42E-11
<i>B. tenagophila</i>	1,08E-07	0,0306534	3,56E-24	1,42E-11	0

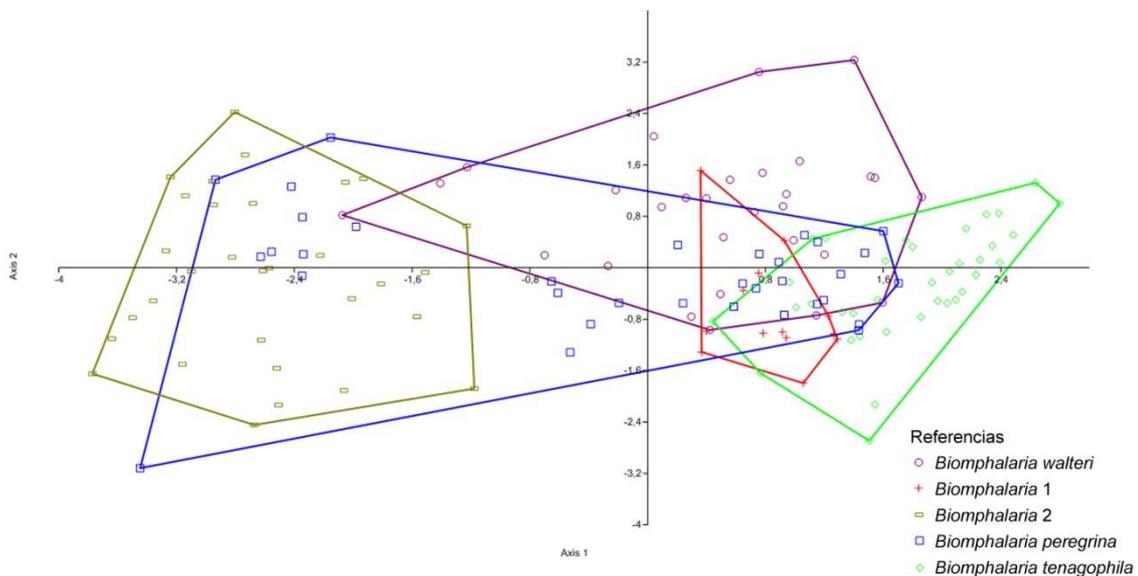


Figura 10. Gráfico de puntos del Análisis de Variación Canónica (*Canonical Variate Analysis CVA*) para los valores de altura, ancho y θ para todas las especies.

El modelo de regresión entre el ancho y el alto fue positivo y significativo ($r = 0,99867$, $n = 143$, $p < 0.05$) y muestra un crecimiento isométrico de las conchillas (fig. 11) ($b=1.0008$, $s_b = 0.0043523$ y $p = 0.85528$). Esto valida la utilización del ancho y el alto de cada conchilla como variables.

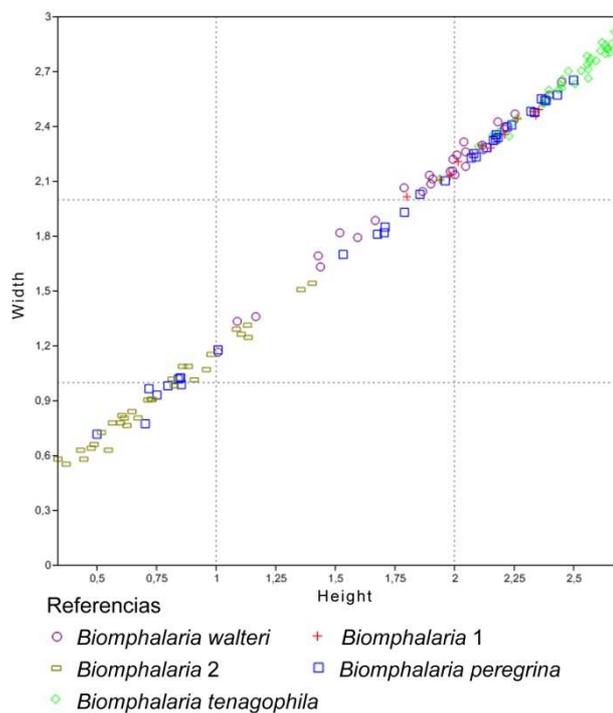


Figura 11. Modelo de regresión entre altura y ancho; $r = 0,99867$, $n = 143$, $p < 0.05$, $b = 1.0008$, $s_b = 0.0043523$.

morfofotipo fósil (*Biomphalaria walteri*). Con respecto a las especies modernas, la distribución de *Biomphalaria walteri*, *Biomphalaria A* y *B. tenagophila* es similar, mientras que *Biomphalaria B* está claramente apartada de estas, compartiendo una pequeña porción de área con *B. walteri*. *B. walteri* y *B. peregrina* poseen ambas una amplia distribución en la gráfica. Esto puede estar causado por varios factores; uno de ellos es que se utilizaron conchillas tanto de juveniles como de adultos para obtener los datos, mientras que en las otras se utilizaron solo adultos. Otra razón es una posible variación intraespecífica en ambas especies, bien conocida en el caso de *B. peregrina* a nivel molecular (Caldeira *et al.*, 2001; Carvalho *et al.*, 2001). Alternativamente, *B. walteri* es una especie fósil, preservada principalmente como moldes internos, y tomando en consideración que en general, especies planoespirales poseen similitud interespecífica, es posible que haya más de una especie bajo la denominación *Biomphalaria walteri*.

Discusión

En términos generales, los resultados del análisis de la varianza indican que el coeficiente de espiral (θ) de cada especie difiere del resto, y en consecuencia, la forma del crecimiento de la espiral varía de una especie a otra.

Descartado el efecto isométrico como se mostró anteriormente, el análisis multivariado muestra que, ambos nuevos morfotipos se encuentran bien separados uno del otro, y ambos del otro

El morfotipo 1 es similar a *Biomphalaria walteri* en tamaño y forma general, asimismo posee crecimiento levógiro de la espira. Difiere de dicha especie debido a la forma de crecimiento de la espira; las vueltas de la conchilla de *B. walteri* crecen lentamente al principio siendo estrechas entre ellas, separándose rápidamente en las dos últimas vueltas siendo la última más grande que el resto, envolviendo parte de la anterior. En vista umbilical, se ven solo las dos últimas vueltas y presencia de ombligo. En cambio, *Biomphalaria A* presenta un crecimiento regular de todas las vueltas, siendo apenas mayor la última. En vista umbilical pueden verse todas las vueltas de la conchilla y no presenta ombligo. En el análisis multivariado no se encuentra claramente separada, solo ocupando una pequeña área del gráfico. Debido a los pocos especímenes que hay, y que no se encuentra bien separado del área de distribución en el gráfico de *B. walteri*, más allá de los caracteres observacionales y el resultado del test de Kruskal-Wallis, no se considera a este morfotipo como una nueva especie, sino que podría considerarse como un morfotipo de *B. walteri*.

En resumen, los resultados estadísticos muestran que las especies están bien definidas en términos generales. Pero, debido a que *B. walteri* posee una amplia distribución a lo largo del gráfico del CVA, con parcial coincidencia con la distribución de *Biomphalaria B*, y casi total coincidencia con la de *Biomphalaria A*, los análisis de varianza de la espiral logarítmica deben ser complementados con características morfológicas cualitativas. Al hacerlo, la evidencia lleva a la descripción de *Biomphalaria B* como nueva especie (ver descripción en capítulo 5).

El análisis de la espiral logarítmica en conchillas planoespirales de algunas especies fósiles y actuales de *Biomphalaria* contribuye a discriminar entre morfotipos diferentes, pero no brinda suficientes argumentos para separar individuos a nivel específico. Al momento de decidir si los especímenes pertenecen a diferentes especies, este análisis debe ser complementado con caracteres morfológicos cualitativos. Por lo tanto, el análisis de la varianza de la espiral logarítmica puede ser usado como un carácter cuantitativo complementario a los caracteres cualitativos, pero no como un test determinante para diferenciar especies.

Morfometría geométrica en bulimúlidos

Morfometría

Comparar anatómicamente diferentes organismos, con el objetivo de encontrar estructuras que los diferencien o asemejen, ya sean individuos de la misma especie o de diferentes especies, ha sido un tema central en la biología prácticamente desde sus inicios. A comienzos del siglo XX, la biología pasa de ser un campo meramente descriptivo, a una ciencia cuantitativa (Bookstein, 1998). En esa época, los estudios morfológicos incluían datos cuantitativos de uno o más caracteres medibles, los cuales eran comparados entre los grupos a partir de los valores de la media (ver Bumpus, 1898). El desarrollo de métodos estadísticos tales como el coeficiente de correlación (Pearson, 1895), análisis de varianza (Fisher, 1935), y el análisis de componentes principales (Pearson, 1901; Hotelling, 1933) permitió el uso de más y mejores herramientas de análisis morfológico cuantitativo. Hacia mediados del siglo veinte, la descripción cuantitativa de la morfología de los organismos fue combinada con análisis estadísticos que describieran patrones de variación de la forma en y entre grupos (Bookstein, 1998; Adams *et al.*, 2004). A mediados de la década de 1960 y principios de la de 1970 se comienzan a utilizar análisis multivariados para estas descripciones cuantitativas (Adams *et al.*, 2004). Esta aproximación hoy en día denominada morfometría tradicional (Marcus, 1990; Reyment, 1991) o morfometría multivariada (Blackith & Reyment, 1971) consiste en aplicar análisis estadísticos multivariados a conjuntos de variables morfológicas. Estas variables pueden ser largo, ancho, alto de diferentes partes del cuerpo (distancias lineares), pero también pueden incluir ángulos y proporciones. La dificultad de este tipo de estudios radica en que muchas veces las medidas lineares inducen a errores y no necesariamente reflejan la morfología; por ejemplo: un rectángulo y un triángulo pueden tener el mismo alto y ancho totales, pero no por eso poseen la misma forma. Asimismo, estas medidas lineares pueden estar estrechamente relacionadas al tamaño, por lo que este

tipo de análisis emplea una gran cantidad de tiempo en descartar efectos alométricos a la hora de ser aplicados (ver Sundberg, 1989; Jungers *et al.*, 1995).

Como respuesta a estas dificultades es que los investigadores exploraron nuevas formas de cuantificar y comparar la morfología de los organismos. De esta forma, se desarrollaron técnicas para "capturar" y cuantificar la geometría de los organismos, de forma que pudiera ser comparada (Adams *et al.*, 2004). Este nuevo enfoque a la morfometría es denominado por Rohlf & Marcus (1993) como "*Revolución morfométrica*". Los métodos para cuantificar la geometría de la morfología de los organismos primariamente son dos (secundariamente con variaciones y diversificaciones de las técnicas): métodos de contornos (*outline methods*) y método de puntos fijos (*landmarks*) (Adams *et al.*, 2004). Hoy en día existen otros métodos de análisis morfométricos además de los antemencionados, pero en esta tesis solo se hará hincapié en el método de análisis por *landmarks*.

La morfometría geométrica basada en *landmarks* consiste en identificar intersecciones de líneas (puntos) que sean constantes y repetitivos (homólogos) en todos los especímenes, a estos puntos se denomina *landmarks*. Asimismo, se pueden también tomar puntos complementarios para describir mejor la forma que se está analizando, entonces pueden seleccionarse *landmarks* que no estén dados por una intersección dada, pero sí por una zona en concreto, por ejemplo describiendo una curva, estos *landmarks* complementarios se denominan *semilandmarks* y no deben superar en número a los *landmarks*. De cada *landmark* se toman las coordenadas (x,y) para análisis 2D o (x,y,z) para análisis 3D. Estas coordenadas no pueden ser utilizadas directamente para análisis debido a que errores inducidos por el tamaño, escala y orientación de los individuos están aún presentes. Esta variación ajena a la forma debe ser eliminada matemáticamente antes de proceder a los análisis estadísticos de los datos (Adams *et al.*, 2004). El método más sencillo para corregir estos errores es por superposición de imágenes, este método superpone los *landmarks* de las imágenes utilizando algún criterio de optimización, corrigiendo las desviaciones debidas a posición, tamaño, etc. Luego de eliminados los errores inducidos por las imágenes, se procede al análisis de los datos mediante

métodos estadísticos (análisis multivariados) y análisis de deformación (Sokal & Rohlf, 1998).

La familia Bulimulidae en la Formación Queguay

La familia Bulimulidae Tryon, 1867 se encuentra dentro de la superfamilia Orthalicoidea Albers, 1860 (Breure *et al.*, 2010; Breure & Romero, 2012). Corresponde a gasterópodos pulmonados, terrestres, de tamaño medio a pequeño. Tropicales a subtropicales, se encuentran en todo el Neotrópico, con pocos taxa en Sudáfrica, Australia, Nueva Zelanda e islas australásicas (Stanisic & Solem, 1998; Herbert, 2007; Neubert *et al.*, 2009; Delsaerdt, 2010; Breure & Romero, 2012). Esta familia comprende a las subfamilias Bulimulinae, Peltellinae y Bostrycinae (Breure, 2010; Breure & Romero, 2012). El género *Bulimulus* Leach, 1814 es el género tipo de la subfamilia Bulimulinae.

El registro de esta familia en la Formación Queguay comienza con Frenguelli (1930) quien indica la presencia del género *Bulimulus* en estación Quebracho (hoy en día Villa Quebracho, Paysandú) mencionando que podría haber más de una especie. Posteriormente, Parodiz (1969) describe a uno de estos morfotipos dentro del género *Lymnaea* Lamarck, 1799 a partir de materiales colectados por el naturalista y paleontólogo aficionado Alejandro Berro⁴. Describe con estos ejemplares que se encuentran depositados en el Carnegie Museum (Pittsburgh, EEUU) la especie *Lymnaea klappenbachi* (fig. 6c,d). Esta denominación prevalece en la literatura hasta que Morton & Herbst (1993) reconocen a tres morfotipos dentro de *Lymnaea klappenbachi* y asignan dos de ellos al género *Bulimulus* y el tercero al género *Peronaeus* (Morton y Herbst, 1993). Estos autores encuentran en los morfotipos afinidad con especies actuales, mencionándose entonces a *Bulimulus* aff. *gorritiensis* y *Bulimulus* aff. *soporadicus*. El primero concuerda con la descripción de *Lymnaea klappenbachi* por lo que pasa a ser *Bulimulus klappenbachi* (Parodiz, 1969)

⁴ Alejandro Berro fue un naturalista de la ciudad de Mercedes, Departamento de Soriano, quien entre las décadas del 20' al 50' se dedicó a la colecta y estudio de fósiles, llegando formar una importante colección que, años más tarde dio origen al Museo Municipal que hoy lleva su nombre.

(Cabrera, 2011). Respecto a los otros dos morfotipos, nos referiremos a ellos como *Bulimulus 1* y *Bulimulus 2* (Cabrera, 2011) ya que la morfología general concuerda con la de este género y no se encuentran elementos para mantener al segundo morfotipo como *?Peronaeus*.

Las similitudes morfológicas que hay entre los tres morfotipos no permiten esclarecer si se tratan de tres especies diferentes o morfotipos de *B. klappenbachi*, por lo que se realizaron análisis de morfometría geométrica entre los tres ejemplares para ver si las variaciones que presentan son intraespecíficas o interespecíficas. Para esto, los tres morfotipos fueron comparados con dos poblaciones de la especie actual *Bulimulus sporadicus* (d'Orbigny, 1835) (fig. 12).



Figura 12. Diferentes morfotipos de *Bulimulus* Leach, 1814 utilizados para el análisis. De izquierda a derecha: *Bulimulus klappenbachi*, *Bulimulus 1*, *Bulimulus 2*, *B. sporadicus* población 1 y *B. sporadicus* población 2. Escala: 5 mm.

Materiales y métodos

Para el análisis se utilizaron ejemplares fósiles correspondientes a *Bulimulus klappenbachi*, *Bulimulus 1* y *Bulimulus 2* de las colecciones de Facultad de Ciencias (FCDP-I 6454, 6455, 6456, 6459, 6460, 6461, s/n) y de la Universidad del Nordeste (PZ-CTES 5341, 5342, 5343, s/n). Las dos poblaciones de *Bulimulus sporadicus* fueron colectadas y donadas por el Lic. Guillermo

Roland y el Sr. Gustavo Lecuona. En total se trabajó con 30 ejemplares de *B. klappenbachi*, 30 de *Bulimulus 1*, 19 de *Bulimulus 2*, 18 de *B. sporadicus A* y 30 de *B. sporadicus B*. Los 127 ejemplares fueron fotografiados y digitalizadas las imágenes (fig. 11).

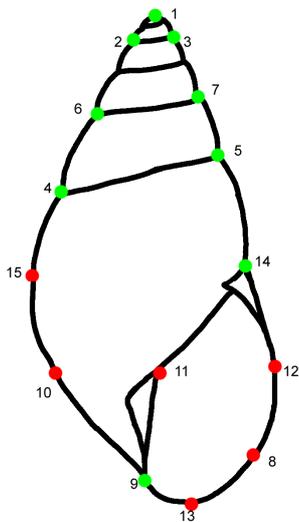


Figura 13. Landmarks (verde) y semilandmarks (rojo) seleccionados para los análisis morfométricos.

Se señalaron 15 puntos en total entre landmarks y semilandmarks (fig. 13). Luego se corrigieron las coordenadas por superposición de imágenes, se aplicó un *Generalized Procrustes analysis* (GPA) y se correlacionaron las imágenes a una imagen de consenso (*unwarp to consensus*). Los valores obtenidos de esta manera fueron analizados mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP) y por regresión de los datos.

Los programas utilizados para este análisis fueron tpsUtil V. 1.58 (Rohlf, 2013a); tpsDig V. 2.17 (Rohlf, 2013b); tpsSuper V. 2.0 (Rohlf, 2013c); Past3 V. 3.04 (Hammer *et al.*, 2001).

Resultados

Los cuatro primeros componentes del ACP fueron significativos para la discriminación de las muestras (78,51%). Sin embargo, dada la poca diferencia de los porcentajes totales entre el tercer y el cuarto componente, a modo de simplificación solo se consideraron para el análisis los tres primeros (71,02%). El componente principal (CP) 1 corresponde al 40,43% de la variabilidad, el CP 2 al 21,04% y el CP 3 al 9,55%. Esto es congruente con los autovalores (*eigenvalues*) del análisis, donde el CP 1 explica el 50,79% de la variación, CP 2 el 38,10% y el CP 3 el 11,11 %.

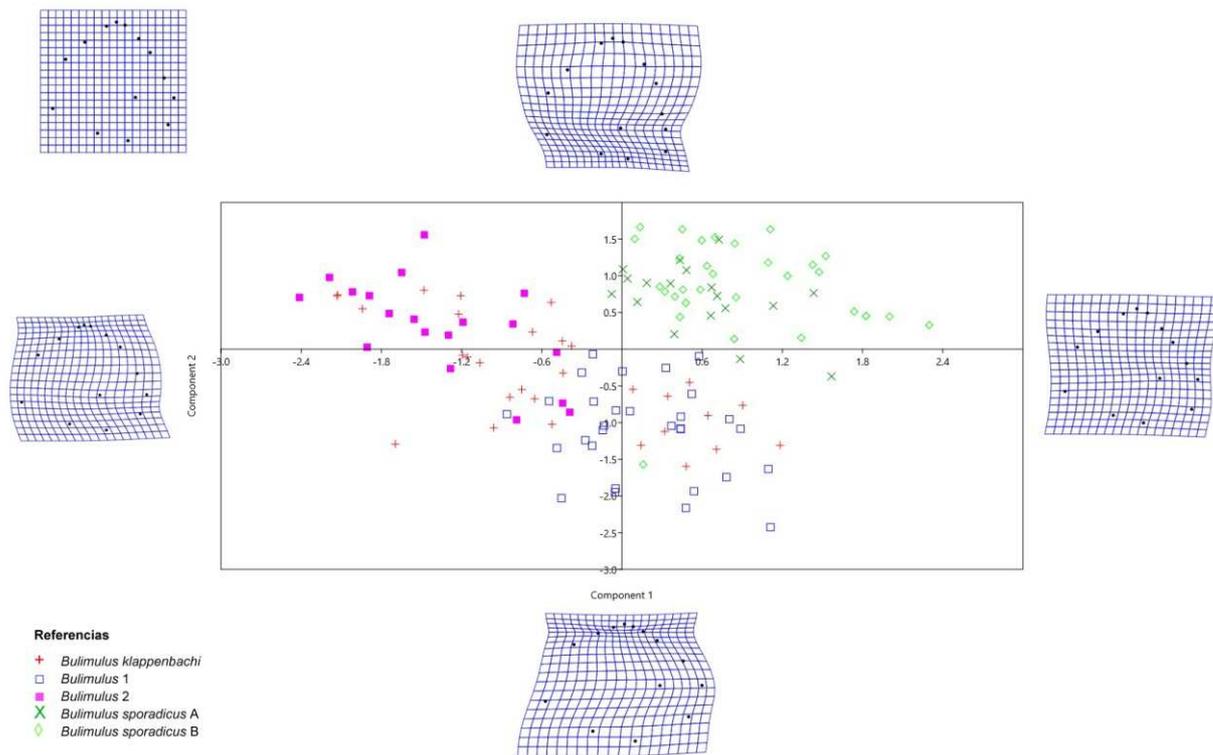


Figura 14. Gráfico de puntos (*scatter plot*) a partir de los valores de deformación relativa (*Relative Warp - RW - scores*) entre el componente principal 1 (CP1 - eje X) y el componente principal 2 (CP2 - eje Y).

Analizando a partir de los valores de deformación relativa (*Relative warps -RW- scores*) (fig. 14), el CP1 en su valor positivo (*score = 2,0*) corresponde a una espira ancha y relativamente elongada respecto a la última vuelta, y a una abertura sub redondeada (*Bulimulus sporadicus A y B; Bulimulus 2*), mientras que en su valor negativo (*score = -3,0*) la relación es la inversa, espira corta y pequeña y última vuelta ensanchada, abertura oval-elongada (*Bulimulus klappenbachi; Bulimulus 1*). El CP2 en su valor positivo (*score = 2,4*) indica que las primeras vueltas de la conchilla serían más expandidas, respecto al ápice, la última vuelta algo más grácil y la abertura más expandida (*Bulimulus sporadicus A y B; B. klappenbachi; Bulimulus 1*); en su valor negativo (*score = -3,0*) la forma corresponde a una espira corta, cónica, que se ensancha rápidamente, una última vuelta muy globosa y ensanchada, abertura oval-elongada (*Bulimulus 2*). Los valores positivos del CP3 (*score = 2,4*) (fig. 15) indican una forma general de la conchilla elongada, con una

abertura oval-elongada (*B. sporadicus* A y B; *Bulimulus* 1); mientras que los valores negativos ($score = -3,0$) presentan una conchilla de espira corta y última vuelta ensanchada lateralmente, abertura oval-subredondeada, labio externo expandido (*B. klappenbachi*; *Bulimulus* 2).

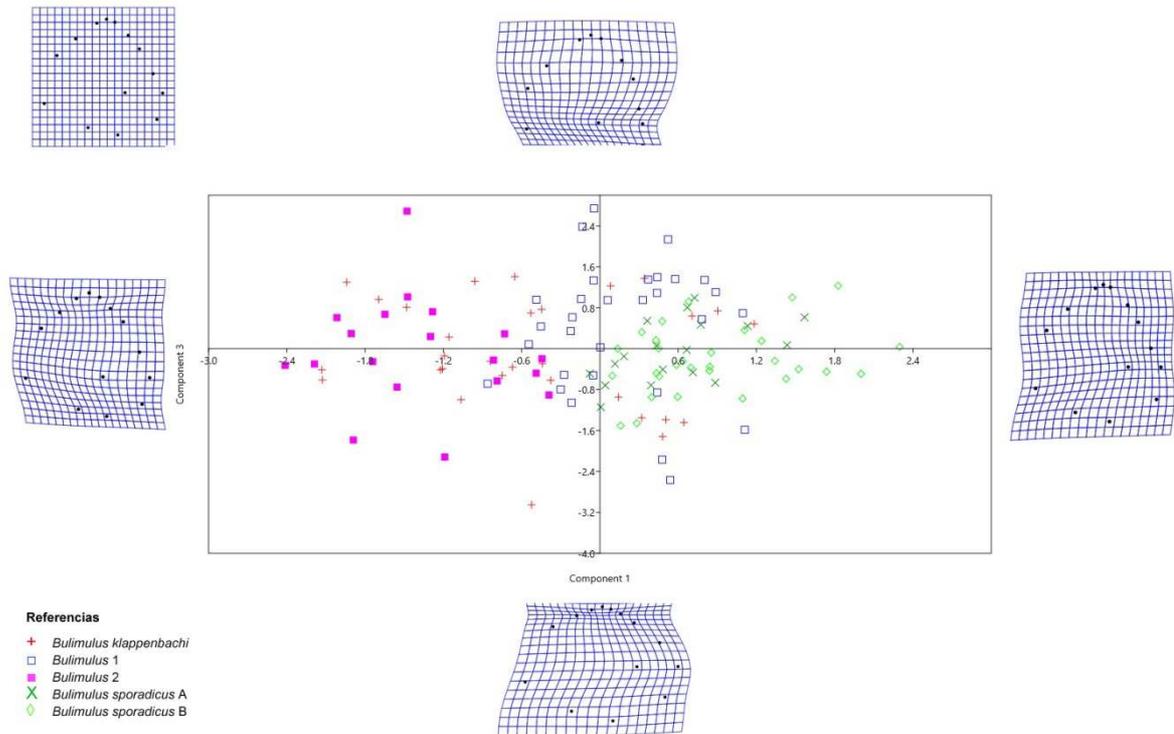


Figura 15. Gráfico de puntos (*scatter plot*) a partir de los valores de deformación relativa (*Relative Warp - RW - scores*) entre el componente principal 1 (CP1 - eje X) y el componente principal 3 (CP3 - eje y).

El modelo de regresión (fig. 16) es positivo pero poco significativo ($b=0,93$; $n=127$; $p < 0,005$), asimismo, el valor del coeficiente de determinación (R^2) indica que las variables son independientes entre sí ($R^2 = 0,066$). El análisis de varianza multivariado (MANOVA) por otro lado indica que la variabilidad total se debe a diferencias significativas entre los grupos: λ de Wilks = $2,101E-14$.

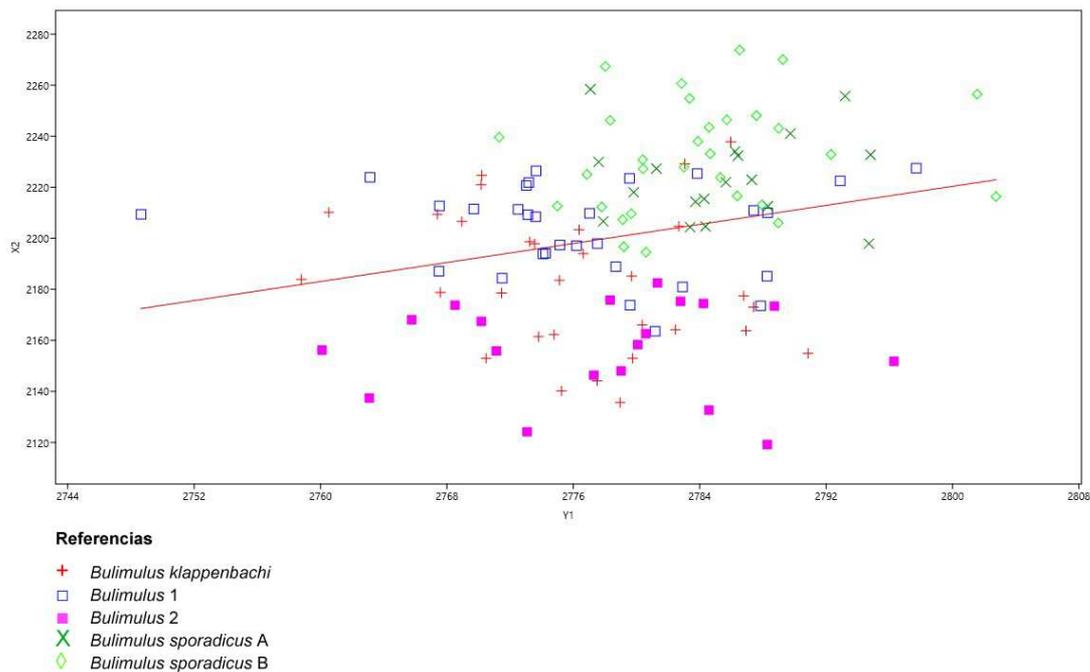


Figura 16. Modelo de regresión entre las coordenadas X e Y del *landmark 1*; $R^2 = 0,066$, $n = 127$, $p < 0,005$, $b = 0,93$, λ de Wilks = $2,101E-14$.

Discusión

De acuerdo a los resultados, ambos morfotipos en cuestión (*Bulimulus 1* y *2*) se diferencian claramente uno del otro casi sin puntos de contacto en los gráficos. Por otro lado, *B. klappenbachi* tiene una amplia distribución que ocupa buena parte de las áreas de los dos morfotipos en la figura 14, mientras que en la figura 15 comparte área mayormente con el morfotipo 2 y no así con el 1, con el que apenas se solapa. La especie actual *B. sporadicus* está bien delimitada en la esquina superior derecha de la gráfica y ambas poblaciones de esa especie se superponen, por lo que se descarta una variabilidad interpoblacional de importancia.

El principal resultado es que ambos morfotipos se diferencian claramente uno del otro. Cabe destacar por otra parte que todos los morfotipos, tanto *B. klappenbachi* como *Bulimulus 1* y *2* ocurren en los mismos afloramientos. Si ambos morfotipos fuesen la misma especie, cabría esperar una mayor superposición entre ellos o que el rango de variabilidad de ambas especies

quede englobado como parte de los mismos, como ocurre con las dos poblaciones de *B. sporadicus*. La distribución de los tres morfotipos en el gráfico descarta la posibilidad de que haya más de un género presente como proponen Morton & Herbst (1993) y confirma que sean todos del mismo (*Bulimulus*) (Frenguelli, 1930; Cabrera, 2011). Dentro de la amplia distribución de *B. klappenbachi* en la figura 14 se observa que los ejemplares que se superponen a *Bulimulus* 1 en esa gráfica y los que se superponen en la figura 15 son los mismos. Sin embargo, observando dichos ejemplares muchos de ellos no son ejemplares típicos de *B. klappenbachi*, mientras que sí son similares al morfotipo 1. Estos ejemplares son la mayoría de los *B. klappenbachi* de la colección de Paleontología de la Universidad del Nordeste (Corrientes, Argentina) y algunos de la colección de la Facultad de Ciencias. Es muy probable que se trate de ejemplares mal determinados inicialmente, dado las similitudes superficiales que poseen los morfotipos (y que llevaron a realizar este análisis).

En conclusión, los resultados del análisis morfométrico indican que claramente los tres morfotipos fósiles corresponden al mismo género; los morfotipos 1 y 2 son diferentes entre sí, prácticamente sin superposición, lo que los señala como dos especies diferentes. La amplia distribución de *B. klappenbachi* podría estar dada principalmente por mala determinación de algunos ejemplares (para este trabajo se utilizaron ejemplares que ya estaban ingresados a las diferentes colecciones científicas, no ejemplares nuevos). Esto separaría a *B. klappenbachi* del morfotipo 1. Por lo tanto, se concluye que se estaría ante dos especies: una con dos morfotipos: *B. klappenbachi* y *Bulimulus* 2, y por otro lado *Bulimulus* 1 que pasaría a la categoría de especie. Aún así, este análisis podría ser mejorado agregando al menos una especie actual más a los efectos de verificar si se comporta en forma similar a las dos poblaciones de *B. sporadicus*.

Taxonomía**Fósiles de cuerpo**

En este capítulo se presentan todos los grupos presentes en la Formación Queguay, describiéndose tanto aquellos que ya estaban mencionados (Frenguelli, 1930; Parodiz, 1969; Figueiras & Broggi, 1969; Klappenbach & Olazarri, 1970; Morton & Herbst, 1993; Martínez *et al.*, 1997; Martínez *et al.*, 2001; Alonso-Zarza *et al.*, 2001; Cabrera, 2011.; Cabrera & Martínez, 2012) como nuevas especies. Varios taxa se registran solamente a nivel de género porque aún no se han encontrado ejemplares cuya preservación permita realizar una descripción a nivel específico.

Para los moluscos, la clasificación supragenérica se indica de acuerdo a Bouchet & Rocroi (2005), Breure *et al.*, (2010) y Breure & Romero (2012). La sinonimia se señala solo para los cambios de nombre de cada taxón.

Se describe *diagnosis* solo para los que se encuentran en condición de "nueva especie". Se señala holotipo para las especies que ya se encuentran publicadas en revistas arbitradas, de lo contrario solo se indican los números de colección de los materiales utilizados.

En este capítulo las láminas y figuras se ubican al final del mismo.

*Gasterópodos***Phylum** MOLLUSCA Linneus, 1758

Clase GASTROPODA Cuvier, 1797

Clado HETEROBRANCHIA

Clado HYGROPHILA

Superfamilia PLANORBOIDEA Rafinesque, 1815

Familia PLANORBIDAE Rafinesque, 1815

Género *Biomphalaria* Preston, 1910

***Biomphalaria walteri* (Parodiz, 1969)**

Planorbis sp.: Frenguelli, 1930

Taphius walteri Parodiz, 1969

Biomphalaria walteri (Parodiz, 1969): Figueiras & Broggi, 1969

Descripción: Conchilla subdiscoidal, planoespiral, deprimida, no hundida, dextrógira; umbilicada; con cinco vueltas no carenadas. Vista apical espiralada, con vueltas muy apretadas, crecen rápidamente al principio siendo la última mayor que las anteriores; en vista umbilical la última vuelta sobresale globosamente, tapando parcialmente a las anteriores, por lo que se ven únicamente las dos últimas vueltas; presenta ombligo.

Holotipo: CM103839 (figura 6a,b).

Material: 1790 ejemplares. FCDP-I 2318, 2666-2679, 4661, 4663, 4667-4669, 6457, 6462, 6463, 6465, 6466, 6472, 7217, 7218, 7226, 7227, 7229, 7236-7238, 7240, 7244, 7246, 7249, 7250, 7255, 7259, 7268-7270, 7275; PZ-CTES 5347, 5348; MPAB 004, 035. Lámina 1, figuras 17 y 18.

Ocurrencia geográfica: Palmitas, Soriano; Palmar, Soriano; proximidades del Hipódromo de Trinidad, Flores; proximidades de Algorta, Paso de los Mellizos, Río Negro; Quebracho, Piedras Coloradas (Forestal Caja Bancaria), P184, Paysandú.

Comentarios: Esta especie fue mencionada originalmente por Frenguelli (1930) como *Planorbis* sp. Pero quien la describiera como nueva especie fue Parodiz (1969), el cual lo hace a partir de unos materiales colectados por Alejandro Berro en la localidad de Palmitas (Soriano). Parodiz los describe como *Taphius walteri*⁵ originalmente, género considerado en sinonimia con *Biomphalaria*. Figueiras & Broggi (1969) redennominan a la especie como *Biomphalaria walteri*.

Esta especie presenta un morfotipo descrito por Cabrera (2011) como nueva especie: *Biomphalaria* n.sp. (Cabrera, 2011; pág. 13, lám. 2 figs. 7-9), y redescrito en este trabajo como morfotipo (ver capítulo 4). Este morfotipo presenta en vista apical las vueltas más abiertas, manteniendo aproximadamente la misma distancia entre ellas, sobresaliendo apenas la última; en vista umbilical se ven todas las vueltas y no presenta ombligo.

***Biomphalaria* n.sp. 1**

Scolodonta semperi: Morton & Herbst, 1993 (pág. 450; lámina I, figs. 9-10) (non Döring, 1874)
Biomphalaria walteri (Parodiz, 1969): Cabrera, 2011

Diagnosis: Similar a *B. walteri*, se diferencia de esta por su pequeño tamaño, conchilla subredondeada; dextrógira, espira con cuatro vueltas. En vista apical, cada vuelta cubre parcialmente la anterior. En vista umbilical, solo se ven las dos últimas vueltas.

Descripción: Conchilla muy pequeña, planoespiral, subredondeada; dextrógira, posee cuatro vueltas convexas. En vista apical, las primeras vueltas se encuentran ligeramente más apretadas, mientras que las últimas se

⁵ Los géneros *Taphius* y *Biomphalaria* fueron declarados en sinonimia por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica y se declaró nombre válido el de *Biomphalaria*, los argumentos para tal decisión fueron que el género *Biomphalaria* era ampliamente conocido por los biólogos médicos. Parodiz describe la nueva especie como *Taphius walteri* sosteniendo que por la Ley de Prioridad tiene prevalencia este nombre al de *Biomphalaria*, Parodiz declara a los argumentos de la Comisión como “una decisión precipitada y arbitraria que desatiende las recomendaciones de la propia Comisión” (Parodiz 1969).

encuentran algo más separadas; la última vuelta es algo más grande que el resto y cubre parcialmente la vuelta anterior. En vista umbilical, solo las dos últimas vueltas son visibles. Hay presencia de ombligo.

Material: 403 ejemplares. FCDP-I 7038, 7039, 7220, 7230, 7241, 7253, 7254, 7259, 7261, 7263, 7265-7267, 7271, 7276, 7277; PZ-CTES 5345. Lámina 1, figuras 19 a 20.

Ocurrencia geográfica: Próximidades del hipódromo de Trinidad, Flores; Palmar, Soriano; R25 cerca de Algorta, Río Negro; Quebracho, P184, Piedras Coloradas (Forestal Caja Bancaria), Paysandú.

Comentarios: De acuerdo a lo analizado en el capítulo 4, la especie nueva posee un crecimiento de la espiral muy similar al de *B. walteri*. Sin embargo, es claramente más pequeña en tamaño que *B. walteri*. Además es dextrógira, mientras que *B. walteri* es levógira, asimismo la nueva especie posee menor número de vueltas. El CVA muestra a la nueva especie bien separada del resto en el extremo izquierdo del gráfico (fig. 9).

Al comparar a esta especie con las dos especies modernas utilizadas en el análisis encontramos que *B. peregrina* es similar a la nueva especie en la forma del crecimiento de la espira y morfología general. Además, ambas son dextrógiras. Sin embargo, *B. peregrina* es más grande que *Biomphalaria* n.sp. 1, posee seis o más vueltas redondeadas y con suturas bien definidas, mientras que la nueva especie posee cuatro vueltas, apenas convexas, con suturas poco conspicuas.

La nueva especie se diferencia de *B. tenagophila* en cuanto al tamaño y forma general. *B. tenagophila* es mucho más grande que *Biomphalaria* n.sp. 1 y es levógira, con vueltas elevadas y angulosas, mientras que las de la nueva especie son suaves y redondeadas. El análisis del coeficiente de espiral mostró diferencias significativas entre ambas especies.

***Biomphalaria* n. sp. 2**

Diagnosis: Conchilla pequeña, subcircular, levógira. Cuatro vueltas convexas, suturas visibles. Ornamentación espiral conspicua. En vista umbilical, tres últimas vueltas visbles, presencia de ombligo.

Descripción: Conchilla pequeña, subcircular. Posee cuatro a cuatro y media vueltas convexas, redondeadas, la última bastante mayor que las anteriores; suturas bien marcadas. Presenta una notoria ornamentación espiral, paralela a las suturas, compuesta por delgadas estrías (aproximadamente 3 por mm) presentes en todas las vueltas de la espira. En vista umbilical, las últimas vueltas recubren parcialmente a las anteriores, solo se ven las tres últimas vueltas; hay presencia de ombligo.

Material: 77 ejemplares. FCDP-I 7218, 7228. Lámina 1, figuras 21 a 23.

Ocurrencia geográfica: R25 próximo a Algorta, Río Negro; Piedras Coloradas (Forestal Caja Bancaria), Paysandú.

Comentarios: Los materiales corresponden al género *Biomphalaria*; a este morfotipo no se lo incluyó en los análisis mencionados en el capítulo 4 debido a que sus características propias lo diferenciaban claramente de *B. walteri* y de los otros morfotipos.

Los ejemplares comparten similitudes con la especie *B. walteri* en la forma de la conchilla y tamaño. Se diferencian de esta en la cantidad de vueltas, *B. walteri* tiene cinco vueltas mientras que la especie nueva tiene cuatro. Asimismo en vista umbilical las vueltas son más abiertas siendo visibles las tres últimas vueltas, mientras que en *B. walteri* por lo general solo se ven dos. La principal diferencia es la ornamentación, la nueva especie es notoriamente ornamentada, mientras que *B. walteri* no posee ornamentación.

Respecto a *Biomphalaria* n.sp. 1, esta nueva especie es de mayor tamaño y de espira levógira, mientras que *Biomphalaria* n.sp. 1 es dextrógira y mucho menor en tamaño. También se diferencian en la forma de la espiral, las vueltas de *Biomphalaria* n.sp. 1 en vista apical son algo más relajadas que las de *Biomphalaria* n.sp. 2 y mantienen una relativa distancia similar entre ellas, si

bien la última es mayor y recubre al resto. En vista umbilical *Biomphalaria* n.sp. 2 presenta las tres últimas vueltas, mientras que *Biomphalaria* n.sp. 1 solo las dos últimas vueltas. Al igual que el caso anterior, *Biomphalaria* n.sp. 2 posee ornamentación conspicua mientras que *Biomphalaria* n.sp. 1 carece de esta característica.

Familia PHYSIDAE Fitzinger, 1833

Género *Physa* Draparnaud, 1801

***Physa* sp.**

Physa sp.: Morton & Herbst, 1993

Stenophysa sp.: Martínez *et al.*, 2001

Descripción: Conchilla elongada, ovalada; levógira con tres vueltas convexas, la última ocupa gran parte de la longitud total. Suturas bien definidas, superficie sin ornamentación. Abertura elongada, labio externo recto, delgado, no expandido.

Material: Siete ejemplares. FCDP-I 7214, 7232, 7272; PZ-CTES 5349. Lámina 2, figura 24.

Ocurrencia geográfica: Proximidades del hipódromo de Trinidad, Flores; Proximidades de Algorta, Río Negro; Piedras Coloradas, Paysandú.

Comentarios: Sin duda los materiales corresponden a la familia Physidae Fitzinger, 1833. Los primeros materiales colectados de este género fueron descritos por Morton & Herbst (1993) como *Physa* sp., posteriormente Martínez & Veroslavsky (2004) los incluyen dentro del género *Stenophysa*. Dada la mala preservación de los materiales en general, aún hay dudas respecto al género, se mantiene la denominación de *Physa* por similitudes morfológicas

con ejemplares de este género. Si bien han aparecido nuevos ejemplares, ninguno permite una descripción completa del material como para asignar especie o describir una nueva.

Clado EUPULMONATA

Subclado STYLOMMATOPHORA

Subclado ELASMOGNATHA

Superfamilia SUCCINEOIDEA Beck, 1837

Familia SUCCINEIDAE Beck, 1837

Género *Succinea* Draparnaud, 1801

***Succinea* sp.**

Succinea sp.: Morton & Herbst 1993

Descripción: Conchilla oval-globosa, imperforada; espira reducida a dos vueltas, la última expandida ocupando nueve décimos del largo total de la conchilla. Abertura ovalada, de longitud superior al ancho (Cabrera, 2011).

Material: FCDP-I 2669, 6467, 6468, 7216, 7224, 7233, 7256; PZ-CTES 5337. Lámina 2, figuras 25 y 26.

Ocurrencia geográfica: Piedras Coloradas (Forestal Caja Bancaria), Quebracho, Paysandú; proximidades a Algorta, Paso de los Mellizos, Río Negro; Palmar, Soriano.

Comentarios: Al igual que ocurre con el género *Physa* mencionado anteriormente, la preservación de los materiales no permite asignarles

fehacientemente una especie o describir una nueva. Los materiales descritos tanto en trabajos anteriores (Morton & Herbst, 1993; Cabrera, 2011) y los de este trabajo corresponderían a una única especie del género *Succinea* Draparnaud, 1801. Se han colectado tanto ejemplares adultos como presumiblemente juveniles; no hay diferencias morfológicas entre ellos que indique que puedan ser distintas especies.

Subclado ORTHURETHRA

Superfamilia PUPILLOIDEA Turton, 1831

Familia PUPILLIDAE Turton, 1831

Género *Pupoides* Pfeiffer, 1845

Pupoides n. sp.

Pupoides sp.: Morton & Herbst, 1993

Vertigo sp.: Morton & Herbst, 1993

Pupillidae indet.: Martínez *et al.*, 2001

Diagnosis: Conchilla muy pequeña, subcilíndrica-fusiforme, dextrógira; cinco vueltas ligeramente convexas; ornamentación axial oblicua. Abertura subcircular, labio externo expandido, no presenta lamelas.

Descripción: Se trata de de ejemplares de pequeño tamaño, de 4 mm de largo, conchilla fusiforme, dextrógira con cinco vueltas ligeramente convexas, suturas notorias pero poco profundas; notoria estriación axial, ligeramente oblicua y de forma sigmoidal. Abertura subcircular, sin dentición y labio externo grueso y expandido.

Material: 40 ejemplares. FCDP - I 4662, 4665, 4666, 4679, 6471, 6475, 7219, 7225, 7231, 7242, 7258, 7262, 7264; PZ-CTES 5340. Lámina 2, figuras 27 a 29.

Ocurrencia geográfica: Sauce Solo, Canelones; Palmar, Soriano; proximidades de Algorta, Río Negro; Piedras Coloradas, Quebracho, Paysandú.

Comentarios: Los materiales se corresponden con las características generales de la familia Pupillidae Turton, 1831. Los rasgos particulares de los ejemplares fósiles, ya sea por morfología o por ocurrencia geográfica coinciden con los de tres géneros dentro de esta familia: *Pupoides* Pfeiffer, 1854; *Gastrocopta* Wollaston, 1878 y *Pupilla* Fleming, 1828; el resto de los géneros dentro de Pupillidae quedan descartados por no haber rasgos en común con los de los materiales en cuestión. De estos tres géneros, el último es el que morfológicamente más se asemeja, exceptuando por el diente palatal característico de *Pupilla*. Sin embargo, queda descartado debido a su ocurrencia geográfica, ya que de acuerdo a GBIF.org (<http://www.gbif.org/species/2294040>, visto el 15/01/15) este género está registrado para Europa, Norteamérica, parte de Asia, sur de Australia y existen algunos pocos registros para el este de África; estos dos últimos registros probablemente se deban a actividad humana. El género *Gastrocopta* está registrado para buena parte de Sudamérica, y especialmente se encuentra registrado para Uruguay y Brasil (Scarabino, 2003; Simone, 2006), pero la descripción del mismo no condice con la de los fósiles en cuestión, principalmente en la morfología de la apertura y del labio externo. *Gastrocopta* posee múltiples dientes en la abertura, y el labio externo es replegado en la parte posterior (Wollaston, 1878; Roth, 1999). Por último, el género *Pupoides* tiene amplio registro geográfico, y si bien no se ha descripto para Uruguay, hay varias especies registradas en la región (Argentina, Chile, Perú) incluso a nivel de fósiles (Hylton Scott, 1970; Stuardo & Vargas-Almonacid, 2000; Mächtle *et al.*, 2010). Las características particulares de este género son la conchilla fusiforme a subcónica, estriación axial, espira con cinco a seis vueltas, abertura subredondeada a oval y dientes poco conspicuos o ausentes (Pfeiffer, 1854; Hylton Scott, 1970). Tanto las características propias de los fósiles como la proximidad geográfica los ubicaría dentro de este género.

Superfamilia CLAUSILIOIDEA Gray, 1855

Familia CLAUSILIIDAE Gray, 1855

CLAUSILIIDAE indet.

Descripción: Conchilla pequeña, fusiforme, levógira; suturas bien marcadas, costillas axiales definidas. Abertura subredondeada.

Material: Tres ejemplares. FCDP 4677, 7247. Lámina 2, figura 30.

Ocurrencia geográfica: Sauce Solo, Canelones.

Comentarios: Los materiales colectados están fragmentados, lo que hace difícil su descripción y correcta determinación. Se preserva en uno de ellos solo dos vueltas de la conchilla y posiblemente parte de la abertura sin el labio externo, tampoco hay evidencia de dientes y fosetas. El material se contrastó con la descripción de varias familias, y el hecho de que se trate de dos ejemplares levógiros y el tipo de ornamentación acotó la clasificación a la familia Clausiliidae (Pilsbry, 1949; Zilch, 1954; Weyrauch, 1957; Weyrauch, 1960; Nordsieck, 1985), pero el estado de preservación de los ejemplares no permite una resolución taxonómica mayor. Actualmente en nuestro territorio no hay registros de esta familia en particular (Scarabino, 2003). Se trata de una familia muy difundida en el mundo, encontrándose en Europa central, Norte de África, Cercano Oriente y Japón. En Sudamérica se registran varios géneros en el norte de Perú, Bolivia y en el centro-sur de Brasil. En general habitan zonas de clima árido, templados a subtropicales y tropicales, en zonas rocosas, con escasa vegetación (Solem, 1978; Solem, 1979).

Superfamilia ORTHALICOIDEA Albers, 1860

Familia BULIMULIDAE Tryon, 1867

Género *Bulimulus* Leach, 1814

***Bulimulus klappenbachi* (Parodiz, 1969)**

Bulimulidae indet.: Frenguelli, 1930

Lymnaea klappenbachi Parodiz, 1969

Bulimulus aff. *Bulimulus gorritiensis*: Morton & Herbst, 1993

?*Peronaeus* sp.: Morton & Herbst, 1993

Physa sp.: Alonso-Zarza *et al.*, 2011

Descripción: Conchilla mediana, ovalada, dextrógira; espira alargada, cónica, seis vueltas poco convexas, la última alargada y algo expandida ocupando $2/3$ del largo total; suturas definidas, algo oblicuas; abertura elongada, ovalada, estrecha, no expandida (Parodiz, 1969; Morton & Herbst, 1993; Cabrera, 2011).

Holotipo: CM 103839 (figura 6c,d), 103840.

Material: 288 ejemplares. FCDP-I 2339, 4664, 4670, 6454, 6455, 6459, 6460, 6473, 7211, 7221, 7243, 7244, 7246, 7248, 7251; PZ-CTES 5343, 5342; MPB 004, 035; MNHN 5286. Lámina 3, figuras 31 y 32.

Ocurrencia geográfica: Palmitas, Soriano; Trinidad, Flores; proximidades de Algorta, Río Negro; Piedras Coloradas y Quebracho, Paysandú.

Comentarios: Esta especie fue descrita originalmente como *Lymnaea klappenbachi* por Parodiz (1969). Sin embargo, como han señalado otros autores (Frenguelli, 1930; Morton & Herbst, 1993) los caracteres de estos ejemplares se asemejan a los del género *Bulimulus* Leach, 1814. No se corresponde al género *Lymnaea* Lamarck, 1799, del que difiere en la forma de la espira y de las vueltas. Se realizó la comparación de los ejemplares tipo

descriptos por Parodiz y depositados en el Carnegie Museum, el material asignado por Morton a *Bulimulus* aff. *Bulimulus gorritiensis* y materiales colectados recientemente, y se constató que corresponden a la misma especie (Cabrera, 2011).

La comparación morfológica que se realizó de esta especie con dos morfotipos más previamente descriptos para la Formación Queguay (Frenguelli, 1930; Morton & Herbst, 1993; Cabrera, 2011) dio como resultado la inclusión de uno de los dos morfotipos dentro de esta especie (*Bulimulus* 2, ver capítulo 4) y la creación de una nueva especie dentro del género (ver siguiente descripción). El morfotipo incluido en esta especie es más globoso en general, la espira es más corta, y la última vuelta más ancha que en la descripción original de *B. klappenbachi*. A nivel morfométrico, no hubieron elementos que permitan separar uno de otro como especies diferentes.

Algunos ejemplares de los estudiados en las colecciones de la UNNE y Facultad de Ciencias e ingresados como *B. klappenbachi* corresponden en realidad a la nueva especie (ver capítulo 4).

***Bulimulus* n. sp.**

Bulimulidae indet.: Frenguelli, 1930

Bulimulus aff. *Bulimulus sporadicus*: Morton & Herbst, 1993

Bulimulus sp.: Cabrera, 2011

Diagnosis: Conchilla mediana, elongada, dextrógira; espira alargada, con la penúltima vuelta sobresaliente del resto, última vuelta elongada, poco expandida. Abertura elongada, no expandida.

Descripción: Conchilla mediana, elongada, dextrógira; espira alargada, con cinco vueltas, la penúltima vuelta sobresale abruptamente del resto de la espira, última vuelta poco expandida, ocupa casi la mitad del largo total. Suturas bien definidas, vueltas convexas, especialmente el penúltimo. Abertura oblonga, estrecha, no expandida.

Material: 148 ejemplares. FCDP-I 6456, 6461, 7213, 7222, PZ-CTES 5341. Lámina 3, figura 33.

Ocurrencia geográfica: Proximidades Algorta, Río Negro; P184, Piedras Coloradas y Quebracho, Paysandú.

Comentarios: De acuerdo al análisis morfométrico realizado en el capítulo 3, este morfotipo corresponde a una nueva especie. Ya había sido descrita por Morton & Herbst (1993) como *Bulimulus* aff. *Bulimulus sporadicus*. Se diferencia de los dos morfotipos de *B. klappenbachi* en la forma general de la conchilla, esta especie es algo más grande que los otros dos morfotipos, asimismo es más elongada y la relación espira-última vuelta es diferente, en *B. klappenbachi* la espira es mucho menor que la última vuelta, mientras que en esta especie la última vuelta llega casi a ser la mitad del tamaño total de la conchilla, asimismo, la última vuelta de *B. klappenbachi* es algo más globosa que el resto, no así en esta especie. El ancho general de la espira es mayor también en esta especie en comparación a la espira de *B. klappenbachi*.

De acuerdo a la afinidad planteada por Morton & Herbst (1993) con *B. sporadicus* y dado que se utilizó esta especie moderna como comparación para realizar los análisis morfométricos del capítulo 4, se puede afirmar fehacientemente que no existe tal afinidad, siendo muy diferentes una especie de otra, tanto en tamaño como en forma general, así como en ocurrencia temporal.

Familia ODONTOSTOMIDAE Pilsbry & Vannatta, 1898

Género *Bahiensis* Jousseau, 1877

***Bahiensis priscus* (Cabrera & Martínez, 2012)**

Diagnosis: Conchilla pequeña, fusiforme, con siete vueltas, abertura oval con un visible diente columelar axial, labio externo grueso y expandido.

Descripción: Conchilla pequeña, fusiforme, dextrógira, siete vueltas poco convexas, espira elongada. Suturas poco profundas pero definidas. Suavemente ornamentado por estrías axiales sigmoidales (3 por mm), líneas de crecimiento poco visibles. Abertura oval, con un único pliegue columelar poco conspicuo; labio externo grueso y expandido, arqueado y con contacto inferior con la base. La última vuelta representa el 42% del largo total de la conchilla.

Holotipo: FCDPI 6474 (lámina 3, figuras 34 y 35). Dimensiones (mm): alto 12,35; ancho máximo 4,45; alto de la última vuelta 5,21; alto de la abertura 3,9; ancho 2,9.

Otros materiales: 58 ejemplares. FCDP-I 6464, 6469, 6470, 7223, 7239, 7252, 7257. Lámina 3, figura 36.

Ocurrencia geográfica: Quebracho, Paysandú; Piedras Coloradas, Paysandú; Sauce Solo, Canelones.

Comentarios: Los rasgos diagnósticos del género *Bahiensis* son la presencia de un diente columelar fuerte, recto, abertura desprovista de dientes o lamelas, 7 a 9 vueltas poco convexas, sin ornamentaciones salvo por estrías axiales correspondientes a las líneas de crecimiento. Los ejemplares de *B. priscus* se asemejan en gran medida a *Bahiensis bahiensis* (Moricand, 1833), especie tipo del género *Bahiensis* Jousseau 1877, en especial la presencia de un único diente columelar, el número de vueltas y la forma de la espira. También es similar a *Bahiensis guarani* (d'Orbigny, 1835). Difiere de la primera en la forma de la abertura, la especie en estudio tiene la abertura redondeada y ocupa el 37% del largo total, mientras que en *B. bahiensis* la abertura es alargada y ocupa más del 40 % del largo total; y difiere de *B. guarani* en la forma de la conchilla, *B. guarani* es más globosa y la abertura oblonga y más grande con respecto a la conchilla (Cabrera & Martínez, 2012).

No se corresponde con especies de los géneros *Cyclodontina* Beck, 1837, *Clessinia* Döring, 1874, *Spixia* Pilsbry y Vanatta, 1898, *Plagiodontes* Döring, 1876 u *Odontostomus* Beck, 1837, dado que todos estos presentan numerosos

dientes en la abertura y en el caso de *Odontostomus* y *Plagiodontes* también difiere en la forma de la espira, que es más globosa en estos dos géneros (Parodiz, 1939; Parodiz, 1942a; Parodiz, 1942b; Parodiz, 1944; Parodiz, 1948; Hylton Scott, 1966; Breure, 1974; Richardson, 1993; Pizá & Cazzaniga, 2003). No se parece a las especies del género *Ventania* Parodiz, 1940 debido a que las especies de dicho género no poseen ningún pliegue en ninguno de los márgenes de la abertura, y la última vuelta representa casi dos tercios de la longitud total de la conchilla, que no es el caso de los ejemplares en estudio (Parodiz 1940).

Superfamilia ACAVOIDEA Pilsbry, 1895

Familia STROPHOCHEILIDAE Spix, 1827

Género *Eoborus* Klappenbach & Olazarri, 1970

***Eoborus charruanus* (Frenguelli, 1930)**

Strophocheilus charruanus Frenguelli, 1930

Eoborus charruanus (Frenguelli, 1930): Klappenbach & Olazarri, 1970

Eoborus charruanus (Frenguelli, 1930): Martínez *et al.*, 1997

Descripción: “Conchilla mediana, oval-oblonga. Espira cónica, algo corta. Ápice romo. Cinco a cinco y media vueltas convexas. Vueltas nepiónicas lisas, el resto de las vueltas con estrías axiales gruesas y subparalelas. Última vuelta algo aplastada en sentido dorso-ventral. Sutura bien marcada, aunque no profunda. Columela lisa, labio externo reflejado. Ombligo grande. Abertura grande ovoide. Callo parietal grande.” (Martínez *et al.*, 1997)

Material: 155 ejemplares. FCDP 2684-2699, 2701-2717, 2719-2721, 4647-4649, 4652, 4680, 4681, 6458, 7068, 7212. Lámina 3, figura 37.

Ocurrencia geográfica: Sauce Solo, Canelones; proximidades Algorta, Río Negro; Quebracho, Paysandú.

Comentarios: La especie es descrita por Frenguelli (1930) como *Strophocheilus charruanus*, posteriormente, Klappenbach & Olazarri (1970) crean el género *Eoborus* para las especies fósiles, diferenciándolas de las especies actuales correspondientes al género *Strophocheilus*, porque los fósiles presentan un ombligo notorio y bien desarrollado a diferencia de las actuales que presentan un ombligo estrecho. Por lo tanto *S. charruanus* pasó a *Eoborus charruanus*. La ocurrencia de la especie ha aumentado en los últimos años, estando hasta 2010 solo descrita para Sauce Solo, hasta que Genise *et al.*, (2010) revelan su presencia en la Asociación *Biomphalaria walteri* (Cuenca Norte, Quebracho). Otros materiales fueron colectados posteriormente también en la misma localidad (Cabrera, 2011). Ahora se agregan ejemplares correspondientes a una localidad cercana a Algorta (RNO2, Río Negro) aumentando el registro geográfico de esta especie.

Otros fósiles de cuerpo

A continuación se describe taxonómicamente el resto de los fósiles de cuerpo de la Formación Queguay. El objetivo es completar los análisis paleoecológicos con esta información debido a que la tesis se basa en el contenido de gasterópodos, y todos los estudios que se hagan estarán enfocados en ellos. Taxonomía de plantas de acuerdo a Taxonomic Hierarchy of COL-China 2012 (eol.org, visitado el 21/01/2015); Ostrácodos de acuerdo a Horne *et al.*, (2002); vertebrados de acuerdo a Benton (2005), las descripciones de las cáscaras de huevo corresponden a Batista (*com. pers.*).

Phylum ARTHROPODA von Siebold, 1848

Subphylum CRUSTACEA Brünnich, 1772

Clase OSTRACODA Latreille, 1802

Subclase PODOCOPA Sars, 1866

OSTRACODA indet.

Descripción: Exoesqueleto calcificado, de pequeño tamaño (400 - 1000 µm), bivalvo; elongado anteroposteriormente, subcilíndrico, parte anterior y posterior redondeadas y de igual tamaño y forma. No presenta ornamentación ni ninguna otra estructura externa. Como las valvas se presentan en todos los casos conjugadas y cementadas, no se han podido estudiar estructuras internas en ningún ejemplar.

Material: FCDP-I 7234, 7273, 7274, 7278, 7279. Lámina 4, figuras 37 a 39.

Ocurrencia geográfica: Proximidades del hipódromo de Trinidad, Flores; Quebracho, Paysandú; Palmar, Soriano.

Phylum CHORDATA Haeckel, 1874

Subphylum VERTEBRATA Lamarck, 1801

Clase REPTILIA Laurenti, 1768

División ARCHOSAURIA Cope, 1869

Superorden DINOSAURIA Owen, 1842

Orden SAURISCHIA Seeley, 1888

Suborden †SAUROPODA Marsh, 1878

Clado †NEOSAUROPODA

Bonaparte, 1986

NEOSAUROPODA indet.

Sphaerovum erbeni (Mones, 1980): Alonso-Zarza *et al.*, 2011

Descripción: Cáscaras de huevo de gran espesor, superior a los 2-3 mm. La ornamentación consta de mamilas redondeadas, que varían en tamaño y abarcan toda la superficie de la cáscara. Sistema de poros canaliculado y entrecruzado. Una sola capa subhorizontal. La mayoría de las muestras se encuentran altamente silicificadas, a excepción de las de los puntos P31 y F11 que se presentan calcetizadas.

Material: FCDP-V 2882-2885, 2888. Lámina 4, figuras 40 y 41.

Ocurrencia geográfica: Palmar, Soriano; Piedras Coloradas y P31 (R. 90), Paysandú; proximidades del hipódromo de Trinidad, Flores.

Suborden THEROPODA Marsh, 1878

THEROPODA indet.

Descripción: Cáscaras de huevo de poco espesor, aprox 1 mm. Ornamentación poco conspicua a ausente; en los casos de presencia de ornamentación se observa en forma de estrías que pueden interconectarse. Presencia de más de una capa subhorizontal.

Material: FCDP-V 2886, 2887.

Ocurrencia geográfica: Palmar, Soriano.

Reino VIRIDIPLANTAE Cavalier-Smith, 1981

División CHAROPHYTA Migula 1897

Clase CHAROPHYCEAE Rabenhorst, 1863

Orden CHARALES Charales Dumortier, 1829

Familia CHARACEAE Rabenhorst, 1863

CHARACEAE indet.

Descripción: Estructuras reproductoras femeninas de characeas (núculas) de entre 300 a 500 µm. Estructuras subcilíndricas ovoides, perforadas en la región apical. Ornamentación compuesta por estrías oblicuas, dispuestas en forma de espiral todo a lo largo de la pared externa.

Material: FCDP-B 20, 27, 40, 45. Lámina 4, figura 42.

Ocurrencia geográfica: Palmar, Soriano; proximidades de Algorta, Río Negro; Quebracho, Paysandú; proximidades del hipódromo de Trinidad, Flores.

División STREPTOPHYTA Jeffrey, 1967

Clado TRACHEOPHYTA Sinnott, 1935

Clado SPERMATOPHYTA Goebel, 1882

Clado ANGIOSPERMAE Lindley, 1830

Clado MAGNOLIOPSIDA Cronquist, 1981

Superorden ROSANAE Takhtajan, 1967

Orden ROSALES Perleb, 1826

Familia CANNABACEAE
Endlicher, 1837

Género *Celtis* Linnaeus,
1758

***Celtis santosi* (Magalhães, 1950)**

Acrocarpus santosi Magalhães, 1950

Celtis santosi (Magalhães, 1950): Beurlen & Sommer, 1954

Descripción: "Endocarpos esférico-ovoides a piriformes, redondeados en la base y puntiagudos en el ápice. Presentan una carena media, de base a ápice. Presenta rugosidades irregulares de elevación variable que forman un reticulado superficial." (Martínez *et al.*, 1997).

Material: FCDP-I 2926, 4650, 4678, 7070, 7071; FCDP-B 25, 28, 34. Lámina 4, figura 43.

Ocurrencia geográfica: Piedras Coloradas, Quebracho, Paysandú; Palmar, Soriano; Sauce Solo, Canelones.

Iconofósiles

Se detallan a continuación los principales iconofósiles descritos para las Calizas del Queguay. Tanto la información parataxonómica como las descripciones son tomadas y adaptadas de Verde (2012); no se mencionan las nuevas especies citadas en esa tesis por no estar publicadas aún (lámina 4, figuras 46 y 47).

Iconofamilia CELLIFORMIDAE Genise, 2000

Iconogénero *Celliforma* Brown, 1934

***Celliforma germanica* Brown, 1935**

Descripción: Celdillas solitarias en forma de clava, donde la zona de la abertura se denota un diámetro notoriamente menor que en la parte baja, formando así un cuello. Se preservan como moldes internos y su superficie es lisa. Carecen de opérculo en espiral.

Procedencia geográfica: Sauce Solo, Canelones.

***Celliforma rosellii* (Genise & Bown, 1994)**

Descripción: Celdillas solitarias con forma de barril. Se preservan como moldes internos y su exterior es liso. Carecen de cuello y opérculo en espiral.

Procedencia geográfica: Sauce Solo, Canelones.

***Celliforma spirifer* Brown, 1934**

Descripción: La forma de las celdillas varía desde formas ovoides a forma de barril a forma de gota o clavada, con un adelgazamiento hacia la zona de la abertura; presencia de un opérculo con diseño en espiral.

Procedencia geográfica: Palmar, Soriano; Caja Bancaria, Paysandú; Estancia La Sota, Paysandú; Quebracho, Paysandú.

Ícnogénero *Rosellichnus* Genise & Bown, 1996

Roselichnus arabicus Genise & Bown, 1996

Descripción: Cluster de celdillas subcilíndricas, con el cuello apenas marcado, arregladas con sus ejes de forma paralela.

Procedencia geográfica: Forestal Caja Bancaria, Paysandú.

ICNOFAMILIA PALLICHNIDAE Genise, 2004

ICNOGÉNERO *Fictovichnus* Johnston *et al.*, 1996

Fictovichnus gobiensis Johnston *et al.*, 1996

Descripción: Cámaras preservadas como moldes internos de superficie lisa. La forma de estas cámaras es variable, desde netamente elipsoidales (con sección circular en todo su recorrido) a simetría bilateral.

Procedencia geográfica: Calizas del Queguay en general.

ICNOGÉNERO *Pallichnus* Retallack, 1984

Pallichnus dakotensis Retallack, 1984

Descripción: Consisten en cámaras esferoidales a piriformes, preservadas como moldes internos. Algunos ejemplares poseen una cicatriz de contorno circular poco elevada por sobre la superficie esférica de la cámara.

Procedencia geográfica: Forestal de la Caja Bancaria, Paysandú; Quebracho, Paysandú.

Icnofamilia COPRINISPHAERIDAE Genise, 2004

Icnogénero *Coprinisphaera* Sauer, 1955

***Coprinisphaera murguiai* (Roselli, 1939)**

Descripción: Cámara esférica a subesférica de paredes construidas, que externamente también posee una forma similar. La pared es atravesada por un agujero de emergencia de sección circular y lados paralelos, resultando éste en una forma cilíndrica

Procedencia geográfica: Palmar, Soriano.

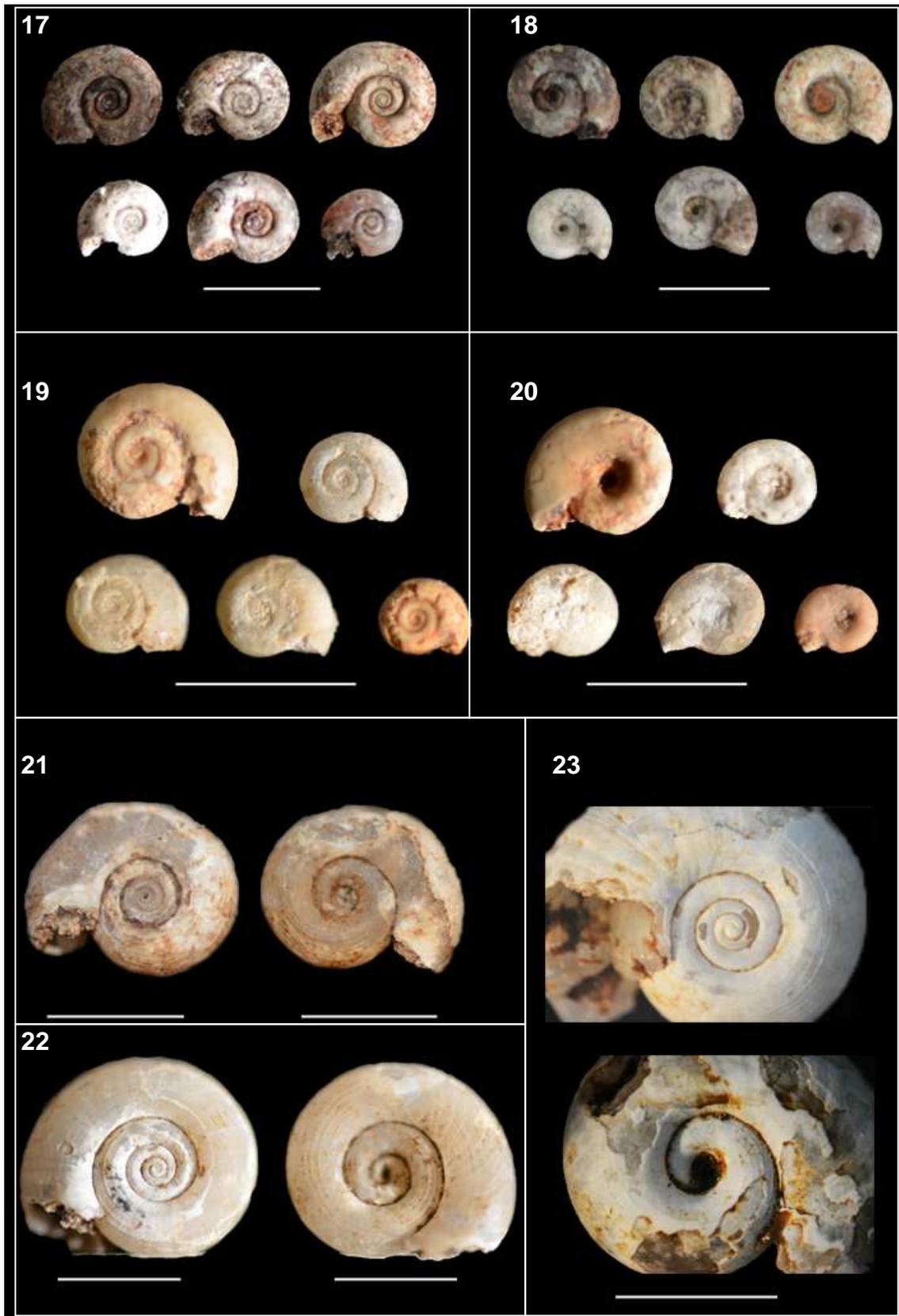


Lámina 1. Figuras 17 y 18, *Biomphalaria walteri* (vista apical y umbilical) FCDP-I 6457, escala 5mm. **Figuras 19 y 20, *Biomphalaria n.sp. 1*** (vista apical y umbilical) FCDP-I 7220, escala 5 mm. **Figuras 21 a 23, *Biomphalaria n.sp. 2***, (vista apical, umbilical y detalle de ornamentación en ambas) FCDP-I 7218, escala 5 mm (21 y 22) y 3 mm (23).

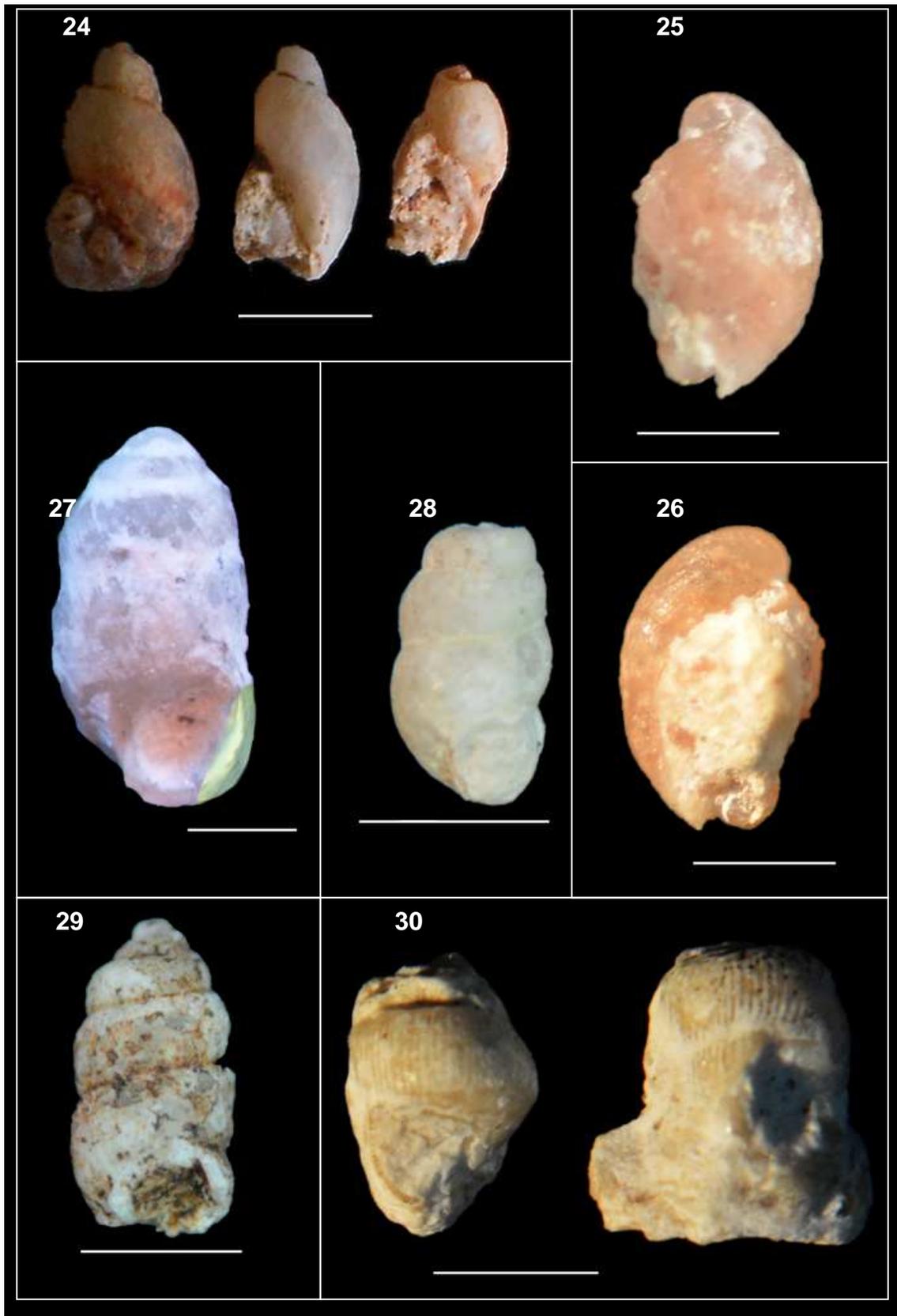


Lámina 2. Figura 24, *Physa* sp. PZ-CTES 5349, escala 2 mm. **Figuras 25 y 26**, *Succinea* sp. FCDP-I 6467, escala 5 mm. **Figuras 27 a 29**, *Pupoides* n.sp. FCDP-I 4662, 6471, 7258, el 27 fue reconstruido digitalmente debido a que la abertura se rompió durante el preparado, escalas 1 mm (27), 2 mm (28 y 29). **Figura 30**, Clausiliidae indet. FCDP-I 4677, escala 2 mm.

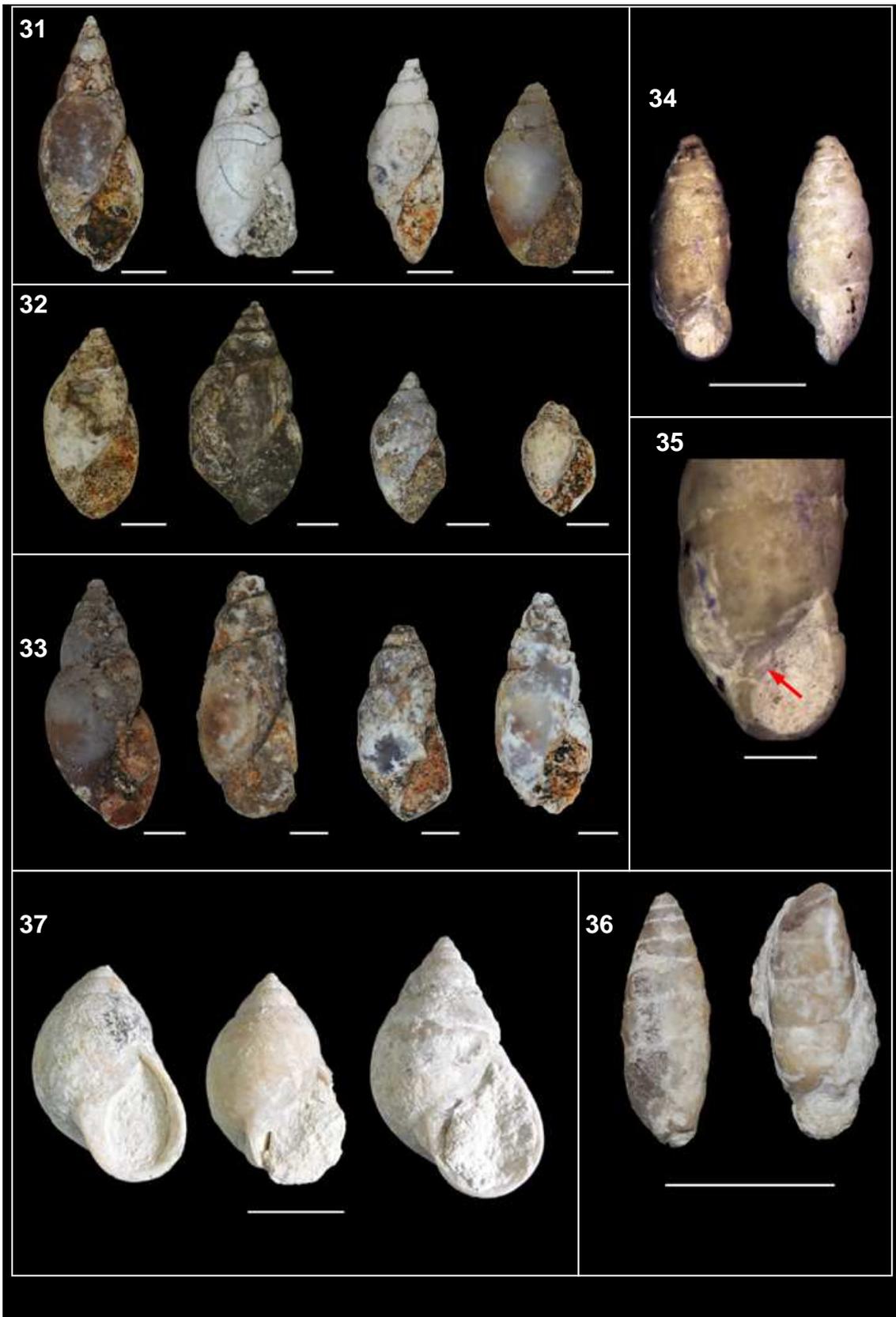


Lámina 3. Figuras 31 y 32, *Bulimulus klappenbachi* morfotipos 1 y 2, FCDP-I 6459, 6455, escala 5 mm. Figura 33, *Bulimulus* n.sp. 1 FCDP-I 6461, escala 5 mm. Figuras 34 y 35, holotipo de *Bahiensis priscus* con detalle del diente columelar, FCDP-I 6474, escalas 5 mm (34) y 2 mm (35). Figura 36, *Bahiensis priscus* FCDP-I 6464, escala 5mm. Figura 37, *Eoborus charruanus* FCDP-I 4649, 4652, 7068, escala 2 cm.

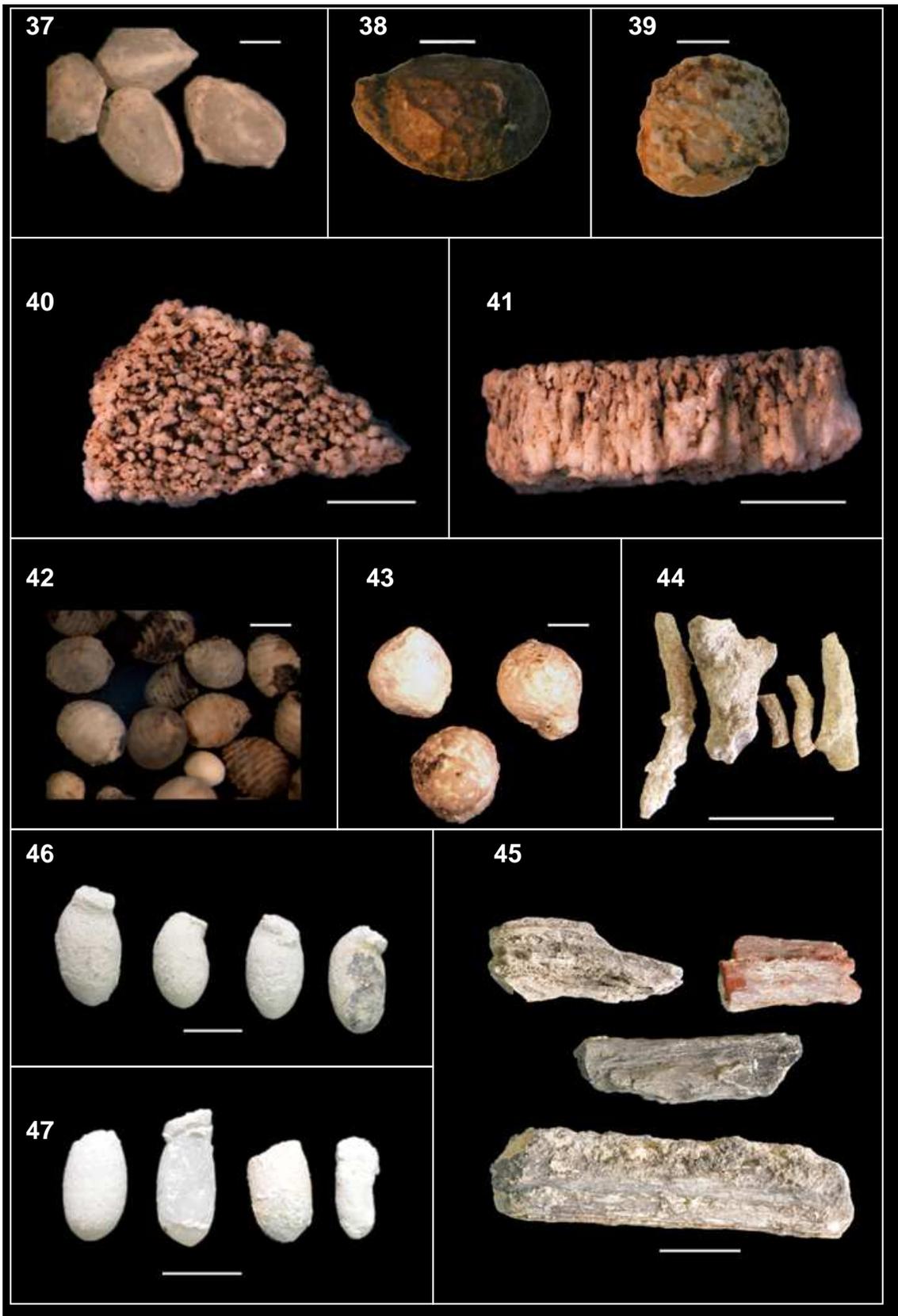


Lámina 4. Figuras 37 a 39, Ostracoda indet. FCDP-I 7279, 7274, 7273, escala 500 μm (fig. 37) y 1 mm (38 y 39). **Figuras 40 y 41,** vista superior y lateral de fragmento de cáscara de huevo de Neosauropoda calcetizada, FCDP-V 2884, escala 5mm. **Figura 42,** núculas de charáceas FCDP-B 45, escala 500 μm . **Figura 43,** endocarpos de *Celtis santosi* FCDP-B 25, escala 2mm. **Figura 44,** rizolitos, escala 5 cm. **Figura 45,** madera FCDP-B 38, escala 5 cm. **Figuras 46 y 47,** nidos y cámaras pupales de insectos, escala 1 cm.

Paleoecología de las Calizas del Queguay

Diversidad*Abundancia*

Con los datos obtenidos a partir del recuento de materiales fósiles provenientes tanto de nuevas colectas como de las diferentes colecciones visitadas, se realizaron varios análisis de abundancia y diversidad de los gasterópodos fósiles. Cabe destacar que estos análisis no tienen como objetivo interpretar las diferentes asociaciones fósiles como comunidades y/o poblaciones de las diferentes especies. Dada la preservación de los fósiles en los diferentes afloramientos y su distribución en la roca, no hay una referencia estratigráfica que pueda asegurar contemporaneidad a escala ecológica entre los diferentes ejemplares. Por lo tanto estos análisis tienen como objetivo comparar la diversidad de los diferentes yacimientos en cuanto al ensamble fosilífero exclusivamente (sesgado por la preservación y el *time averaging*).

Tabla 5. Cantidad de ejemplares de gasterópodos estudiados por localidad.

	F11	P06	P12	RN02	S12	SS01
<i>Biomphalaria walteri</i>	23	313	387	307	760	0
<i>Biomphalaria n.sp. 1</i>	4	114	78	141	66	0
<i>Biomphalaria n.sp. 2</i>	0	1	0	76	0	0
<i>Physa sp.</i>	1	3	0	1	2	0
<i>Succinea sp.</i>	0	12	4	3	1	0
?Clausiliidae	0	0	0	0	0	3
<i>Pupoides sp.</i>	0	17	10	3	1	9
<i>Bulimulus klappenbachi</i>	3	25	153	107	0	0
<i>Bulimulus n.sp.</i>	0	23	121	4	0	0
<i>Bahiensis priscus</i>	0	2	55	0	0	1
<i>Eoborus charruanus</i>	0	0	5	2	0	148

Para estos análisis se seleccionaron aquellas áreas con mayor contenido fosilífero (con al menos dos taxa de gasterópodos) y/o aquellas en las que los

esfuerzos de colecta fueron sistemáticos. Se descartaron las áreas con poca ocurrencia fosilífera y aquellas en las que los esfuerzos de colecta fueron notoriamente sesgados (se colectaba preferentemente un tipo de fósil sin registrar otros). Las localidades elegidas entonces para estos análisis fueron F11, PO6, P12, RNO2, S12 y SSO1 (ver tabla 2). Se realizó a partir de los gasterópodos de estas localidades la tabla 5.

La abundancia y diversidad de cada localidad se compararon utilizando los índices: Dominancia, Simpson, Shannon-Wiener y equidad. Los índices fueron elegidos debido a que son simples tanto de aplicar como de interpretar.

La Dominancia se calculó de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$D = \sum(n_i/n)^2$$

Dónde n_i es el número de individuos de una especie y n el número total de individuos de todas las especies (esta denominación se mantiene para los índices siguientes). La dominancia va de 0 (igual número de taxa en una localidad) a 1 (un único taxon por localidad).

El índice de Simpson es $1 - D$, siendo la relación inversa (y más intuitiva) dónde 0 representa una localidad dominada por un taxón, mientras que 1 indica que todos los taxa estan igualmente representados en la localidad (Harper, 1999; Hammer & Harper, 2006).

El índice de Shannon-Wiener se calcula según la expresión:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

Donde $p_i = n_i / n$ siendo n_i el número de individuos en una especie y n el número total de individuos de todas las especies. Este número indica la dificultad de predecir la especie del siguiente individuo colectado. El valor más bajo posible para H' es el que se obtiene para el caso de que en una localidad haya un único taxón, en ese caso $H' = 0$. El máximo valor es $H'_{max} = \ln S$ (siendo S la riqueza específica). Esto implica que el índice de Shannon-Wiener depende no solo de la abundancia relativa, sino también del número de taxa. La equidad (J) se calcula a partir de la diversidad de Shannon, dividida por el logaritmo del

número de taxa (S). Esto mide la igualdad en que los individuos están divididos entre los taxa presentes, dando un valor entre 0 y 1 donde 1 es la máxima equidad posible (Harper, 1999; Hammer & Harper, 2006).

Resultados

Los resultados de los índices están indicados en la tabla 6. De acuerdo al índice de Simpson, la localidad con mayor diversidad sería P12 (Quebracho, Paysandú) con $1-D = 0,7018$, seguida de las localidades RNO2 (ruta 25 proximidades de Algorta, Río Negro) $1-D = 0,6832$, PO6 (Piedras Coloradas, Paysandú) $1-D = 0,5672$ y F11 (proximidades del hipódromo de Trinidad, Flores) $1-D = 0,4225$; mientras que la que menos diversidad presenta es SSO1 (Sauce Solo, Canelones) $1-D = 0,1515$ precedida por S12 (Palmar, Soriano) $1-D = 0,1552$.

Respecto al índice de Shannon-Wiener, considerando el rango de valores entre $H'_{min} = 0$ y $H'_{max} = \ln S = 1,59$, P12 nuevamente se ubica como la localidad con mayor diversidad $H' = 1,47$, seguido por el RNO2 $H' = 1,346$ y PO6 $H' = 1,188$. En este índice, la localidad con menor diversidad sería S12 $H' = 0,3127$, precedida por SSO1 $H' = 0,3444$; F11 quedó en el medio con $H' = 0,8225$.

En cuanto a la equidad (J), P12 presenta la mayor equidad ($J = 0,7069$) junto con RNO2 ($J = 0,6125$), siguen las localidades F11 y PO6 con $J = 0,5933$ y $0,5406$ respectivamente, por último las localidades SSO1 con $J = 0,2484$ y S12 con $J = 0,1943$.

Tabla 6. Resultados de los índices realizados a partir de la tabla 5. Recuento de número de taxa e individuos para cada localidad. Índices: Dominancia (D), Simpson (1-D), Shannon (H) y Equidad (J).

	F11	P06	P12	RNO2	S12	SSO1
Taxa S	4	9	8	9	5	4
Individuos	31	510	813	644	830	161
Dominancia D	0,5775	0,4328	0,2982	0,3168	0,8448	0,8485
Simpson 1-D	0,4225	0,5672	0,7018	0,6832	0,1552	0,1515
Shannon H	0,8225	1,188	1,47	1,346	0,3127	0,3444
Equidad J	0,5933	0,5406	0,7069	0,6125	0,1943	0,2484

Discusión

La localidad P12 es la que, en todos los índices presenta siempre la mayor diversidad, si bien no es la localidad con más taxa ($S = 8$), sí es en la que están mejor representados la mayoría de ellos, lo que queda reflejado en el valor de equidad $J = 0,7069$. RNo2 es la localidad con mayor riqueza ($S = 9$) junto con P06 pero están sobrerrepresentadas en ambas localidades las especies del género *Biomphalaria* respecto al resto de las especies. En el caso de las localidades F11 y S12, la primera es la que presenta menor número de taxa ($S = 4$) pero al estar relativamente bien representados, presenta un valor de equidad alto mientras que lo opuesto ocurre en S12 que presenta 5 taxa, pero al estar completamente sesgada la abundancia a la especie *Biomphalaria walteri*, los valores de equidad y diversidad son los más bajos del conjunto. La localidad SSO1 se comporta similar a S12, presenta un sesgo importante a la especie *Eoborus charruanus* por lo que tanto la diversidad como la equidad se encuentran entre los valores más bajos.

Relación entre los yacimientos

A partir de las tablas 2 y 5 se generó una de presencia-ausencia (tabla 7). Con esta tabla se realizó el análisis de las localidades F11, P06, P12, RNo2, S12 y SSO1 en cuanto a la similitud de los contenidos fosilíferos. Se comparó tanto la ocurrencia de todos los fósiles, como la similitud basada únicamente en el contenido de gasterópodos. En el caso de los icnofósiles, se contaron globalmente como un único taxón, al igual que los ostrácodos, principalmente porque el objetivo principal de la tesis es comparar los yacimientos desde el punto de vista de los gasterópodos.

Se generaron clusters con *bootstrap* = 999 a partir de dos índices de similitud, Jaccard y Raup-Crick elegidos porque parten de distintos supuestos cada uno (ver más adelante).

Tabla 7. Tabla de presencia-ausencia de todos los fósiles de la Formación Queguay en las localidades más diversas.

	F11	P06	P12	RN02	S12	SS01
<i>Biomphalaria walteri</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Biomphalaria n.sp. 1</i>	1	1	1	1	1	0
<i>Biomphalaria n.sp. 2</i>	0	1	0	1	0	0
<i>Physa sp.</i>	1	1	0	1	1	0
<i>Succinea sp.</i>	0	1	1	1	1	0
Clausiliidae indet.	0	0	0	0	0	1
<i>Pupoides sp.</i>	0	1	1	1	1	1
<i>Bulimulus klappenbachi</i>	1	1	1	1	0	0
<i>Bulimulus n.sp.</i>	0	1	1	0	0	0
<i>Bahiensis priscus</i>	0	1	1	0	0	1
<i>Eoborus charruanus</i>	0	0	1	1	0	1
Ostracoda	1	1	1	0	1	0
Cáscara de huevo de Neosauropoda	1	1	0	0	0	0
Núculas de charáceas	1	1	1	1	1	0
Endocarpos de <i>Celtis santosi</i>	0	1	1	0	1	1
Rizolitos	1	1	1	1	1	1
Madera	0	1	0	1	0	0
Nidos y cámaras pupales	0	1	1	1	1	1

Índice de similitud de Jaccard

El índice de similitud de Jaccard (Jaccard, 1902; 1912) es uno de los índices de similitud más simples, el cual mide a partir de una tabla de presencia-ausencia (por lo que no toma en cuenta la abundancia) la similitud entre dos conjuntos de datos finitos y se define como el tamaño de la intersección dividido el tamaño de la unión de estos conjuntos de datos. No toma en cuenta las ausencias.

El cluster realizado con el índice de Jaccard para todos los fósiles de la tabla 7, dio como resultado un coeficiente de correlación cofenética de 0,905, indicando una distorsión aceptable respecto a la matriz (fig. 48). En este cluster, SS01 se separa del resto de los afloramientos con una similitud de ~0,28. Del grupo F11, S12, P06, P12 y RN02, F11 se separa primero con una similitud de ~0,45 respecto al resto. RN02 y S12 poseen una similitud de ~0,6 y las dos localidades de Paysandú (P06 y P12) quedan juntas con una similitud de 0,7. Los valores de *bootstrap* para todos los nodos ronda el 50% de sustentabilidad, salvo para el nodo que contiene a todo el litoral que es de ~75% y el nodo que separa a S12 (~25%).

Para el cluster realizado únicamente con los gasterópodos ($ccc=0,9205$), SSO1 nuevamente queda separado de los yacimientos del litoral con una similitud de $\sim 0,18$ (muy disímil). Luego, el litoral no presenta casi diferencias con el cluster realizado con todos los fósiles (fig. 49). Todos los nodos tienen un sustentos por *bootstrap* próximo al 50%.

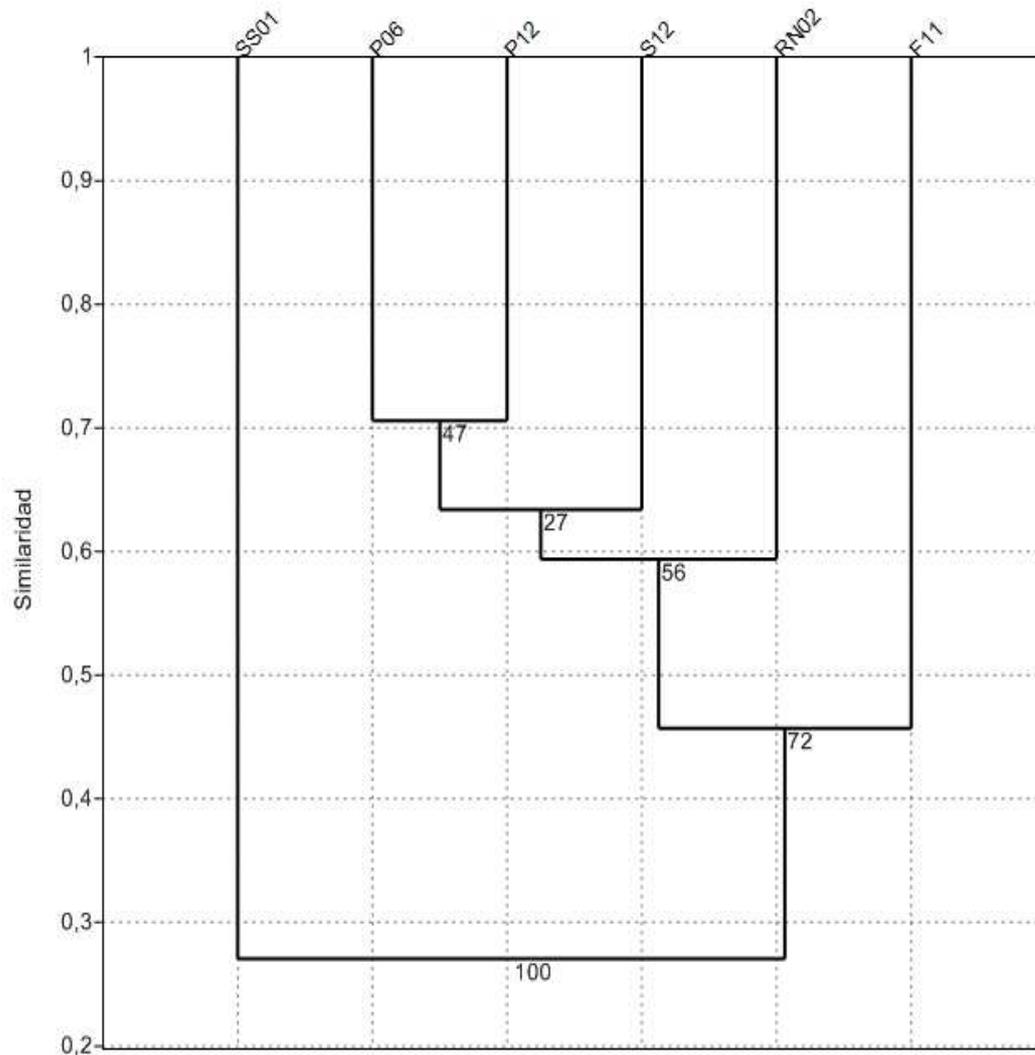


Figura 48. Índice de similaridad de Jaccard realizado para todos los fósiles de las localidades. *Bootstrap* = 999.

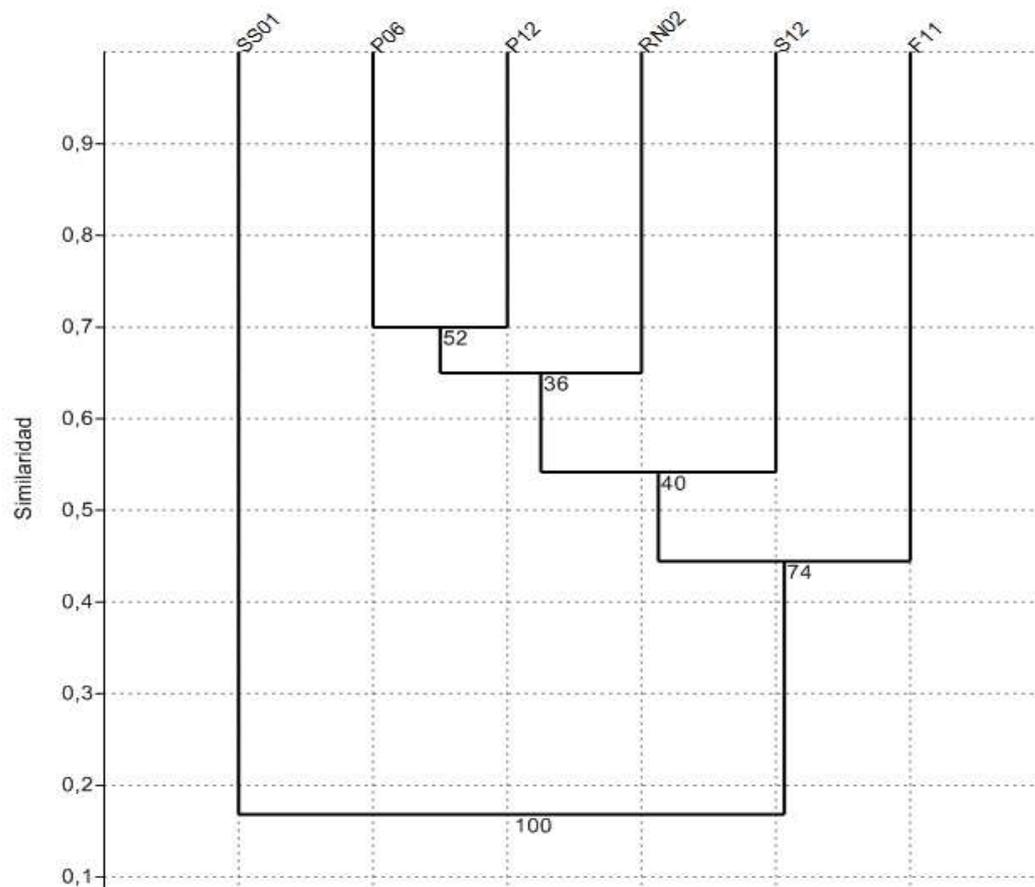


Figura 49. Índice de similitud de Jaccard realizado para los gasterópodos de las localidades. *Bootstrap* = 999.

Índice de similitud de Raup-Crick

El índice de similitud de Raup-Crick se aplica al igual que el anterior únicamente en datos de presencia-ausencia, todo número positivo es considerado como *presencia*. Éste índice usa el test de aleatorización aproximado o test de Montecarlo (también llamado remuestreo de Montecarlo) el cual se basa en remuestrear dentro de un conjunto de datos, de modo de obtener una muestra aleatoria mayor a la original, que permite estimar un p-valor teórico más preciso. En el caso del índice de Raup-Crick, se compara el número observado de especies que ocurren en ambas asociaciones con la distribución de las coocurrencias de 200 replicaciones aleatorias (Raup & Crick,

1979; Hammer & Harper, 2006). Este índice se basa en el supuesto de que todas las asociaciones tuvieron un mismo esfuerzo de muestreo y no hay sesgos de ningún tipo.

El cluster realizado con este índice para todos los fósiles (fig. 50) dio como resultado al SS01 separado del litoral con una similitud de $\sim 0,26$; con similitud de $\sim 0,56$ se separa RN02 de dos grupos, el primero conformado por P06 y F11 con similitud $\sim 0,75$ y el segundo conformado por S12 y P12 con similitud 0,9. Los valores de *bootstrap* son bajos, en el entorno del 25%. El coeficiente de correlación cofenética es de 0,7409, indicando una distorsión relativamente importante respecto a la matriz.

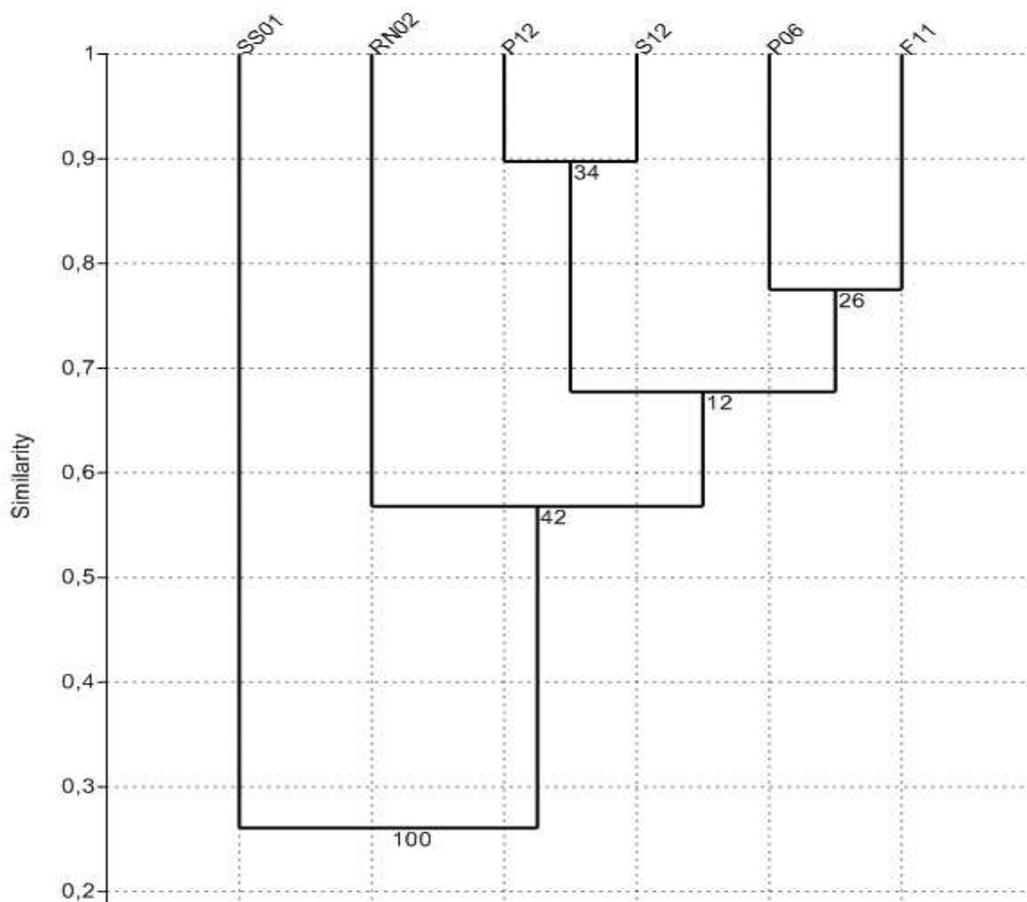


Figura 50. Índice de similitud de Raup-Crick realizado para todos los fósiles de las localidades. *Bootstrap* = 999.

El cluster realizado solo para los gasterópodos (fig. 51) separa a SS01 del resto de las localidades con una similitud de 0,15 (muy disímil). El otro grupo comprende a todas las localidades del litoral, P12 queda separada del resto con una similitud de ~0,5; sigue P06 con una similitud de 0,7 respecto de las otras tres localidades; F11 se separa de RN02-S12 con una similitud de ~0,87 y este último par tiene una similitud de 0,9 (muy similares). Los *bootstrap* para todos los nodos rondan el 50% de sustentación. El coeficiente de correlación cofenética es 0,9512 (muy bueno).

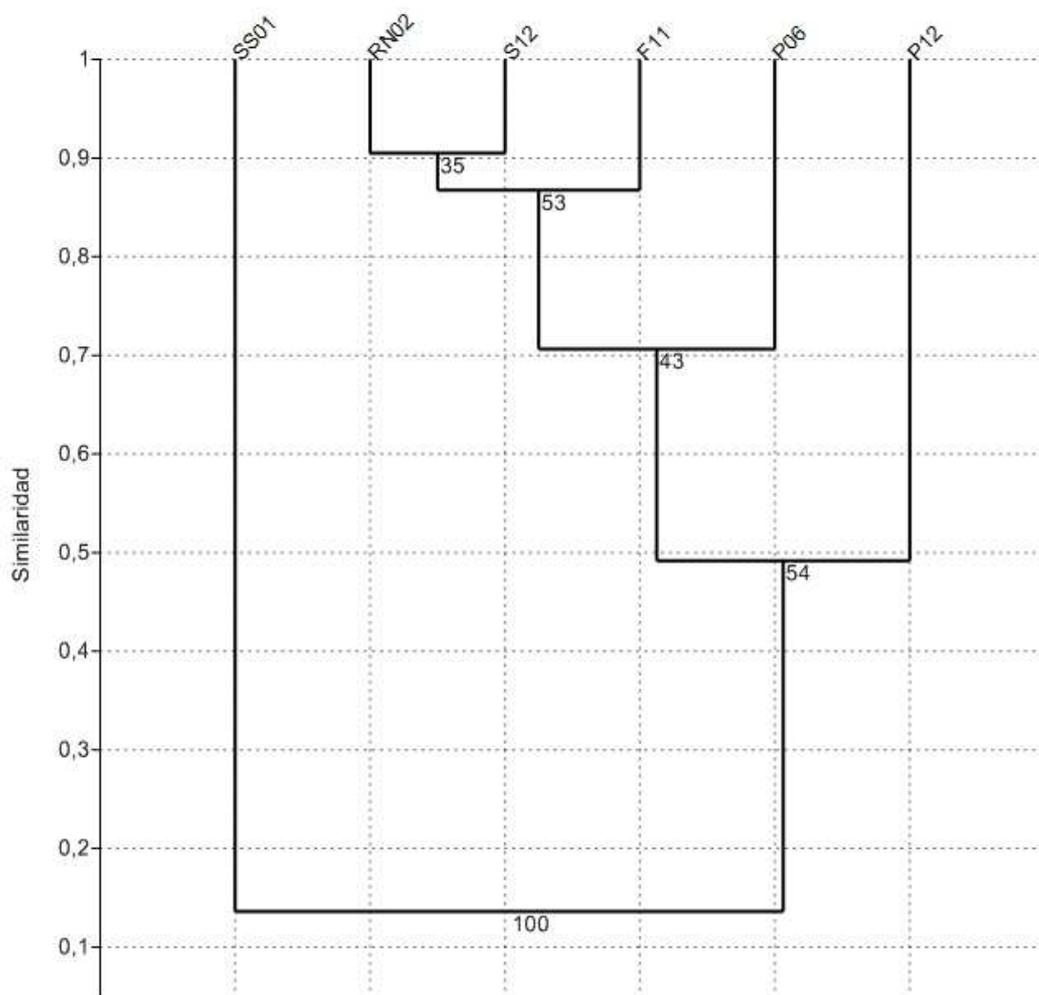


Figura 51. Índice de similitud de Raup-Crick realizado para los gasterópodos de las localidades. *Bootstrap* = 999.

Discusión

Para todos los clusters SSO1 queda como grupo externo a las localidades del litoral. Esto es congruente debido a que todas las asociaciones del litoral poseen elementos dulceacuícolas de los que la asociación del sur carece. En el resto de las asociaciones, mayormente F11 y S12, hay una notoria mayoría de elementos dulceacuícolas, principalmente dadas por la presencia de las especies del género *Biomphalaria*, pero en varias hay ocurrencia de los mismos fósiles que aparecen en SSO1: *Eoborus charruanus*, *Bahiensis priscus*, *Pupoides* sp.

Comparando todos los clusters, se observa un intercambio en las relaciones de similitud entre las localidades del litoral, siendo pocos los casos donde la misma localidad repite la misma posición respecto a las otras. Las relaciones de similitud entre todas, varían según el índice y los fósiles considerados. Lo anterior, más los altos valores de similitud en algunos de los casos (que superan el 0,5), indica que las diferencias entre las asociaciones de las distintas localidades es relativamente baja, y por eso resultan intercambiables según el índice considerado. Los bajos valores de *bootstrap* de los nodos corroboran esta idea.

Ambiente

Varios de los taxa presentes en la Formación Queguay poseen características que permiten inferir variables ambientales. Si bien estas características no son determinantes, permiten hacer una reconstrucción aproximada del ambiente en cuanto a temperatura, humedad y estacionalidad.

Temperatura

En la literatura, de acuerdo a la conformación rocosa de la Formación Queguay, ya se ha establecido un clima cálido para el momento de la génesis de las calizas (Veroslavsky *et al.*, 1997a; 1997b; Veroslavsky & de Santa Ana, 2004; Martínez & Veroslavsky, 2004; Tófalo & Morrás, 2009; Tófalo & Pazos, 2009). La presencia del género *Bahiensis* en esta formación corrobora un ambiente cálido, tropical a subtropical, de acuerdo a la distribución actual de las especies de este género (fig. 52). Estas especies no están presentes en esta región hoy en día, y presentan una distribución que abarca parte de Brasil, Paraguay y noreste de Argentina, donde presentan una distribución principalmente asociada a selvas húmedas costeras, selvas lluviosas, y otros entornos de alta humedad y temperatura. Actualmente este tipo de biomas no están presentes en nuestro territorio (Martínez *et al.*, 2001; Martínez & Veroslavsky, 2004; Cabrera & Martínez, 2012).

Arendt (2015) realizó un estudio acerca de la relación tamaño-temperatura en varias especies actuales del género *Physa*. El autor concluye que en todas las especies, salvo una excepción, las poblaciones de *Physa* adquieren un tamaño mayor en ambientes fríos (~8-6 mm), mientras que en ambientes cálidos las especies de este género poseen tamaño pequeño (<5 mm). Los ejemplares de *Physa* de la Formación Queguay (si bien no son muy abundantes como para ser un dato concluyente), están dentro del rango de pequeño tamaño (hasta 4 mm de largo) por lo que serían un indicador más de ambientes con alta temperatura.



Figura 52. Mapa que representa los registros de la distribución de las especies actuales del género *Bahiensis*, con énfasis en *Bahiensis guarani*. Tomado y modificado de Cabrera & Martínez, 2012.

Humedad y estacionalidad

El género *Biomphalaria* posee características que son indicadoras de parámetros ambientales. Si bien la mayoría de estas características fueron estudiadas fundamentalmente en tres especies del género (*Biomphalaria peregrina*, *B. tenagophila* y *B. glabrata*), pueden generalizarse algunas de ellas: habitan en general en ambientes lénticos, someros, de muy baja energía (charcos temporales, bañados, lagos someros), con alta proporción de vegetación subacuática y soportan largos períodos de desecación, lo que les permite recolonizar áreas una vez que las condiciones del ambiente vuelven a ser benignas (Cridland, 1967; Pieri *et al.*, 1980; Olazarri, 1981a; 1981b; Bonetto *et al.*, 1982; Vianey-Liaud & Lancastre, 1986; Ohlweiler & Kawano, 2001; Ohlweiler & Kawano, 2002; De Francesco, 2010; Hassan *et al.*, 2011).

De muy similares características es el género *Physa*, el cual también tiene cierta tolerancia a la desecación, principalmente sus huevos (Wood *et al.*, 2011), pero es más característico por su tolerancia a ambientes estresantes, por contaminación incluso cuando ésta presenta variabilidad (Taylor, 2003; Albrecht *et al.*, 2009).

La conjunción de estos dos géneros de gasterópodos dulceacuícolas en las calizas, indicaría un paleoambiente léntico, principalmente palustre, de baja energía. La presencia de vegetación subacuática asociada a *Biomphalaria* queda confirmada por la presencia de núculas de charáceas, las cuales ocurren en la mayoría de las localidades.

La ocurrencia de asociaciones de nidos de abejas simples como *Celliforma* isp. y cámaras pupales como *Fictovichnus* isp. asociados a los elementos dulceacuícolas, es indicador de períodos de aridez, dado que es el ambiente necesario para la supervivencia de este tipo de nido, y el indicado por la icnofacies de *Celliforma* (Genise *et al.*, 2010; Alonso-Zarza *et al.*, 2011). La capacidad de *Biomphalaria* y *Physa* de tolerar largos períodos de desecación es congruente entonces con estos períodos de aridez. Actualmente ambos géneros habitan desde entornos muy húmedos a entornos áridos a semi-áridos (De

Francesco, 2010; Arendt, 2015), consecuencia de su gran adaptación y capacidad de colonización.

Respecto a los gasterópodos terrestres, la familia Bulimulidae posee una distribución extendida, tanto tropical como subtropical, encontrándose en diferentes ambientes. Está presente en toda Sudamérica, siendo su registro más austral Patagonia (Argentina) (Parodiz, 1944; Correa-Sandoval *et al.*, 2007; Pérez *et al.*, 2008; Cabrera, 2011). Asimismo, los Strophocheilidae actuales ocurren en toda Sudamérica (Simone, 2006), en todos los ambientes, por lo que ni el género *Bulimulus* ni la especie *Eoborus charruanus* serían informativos desde el punto de vista paleoambiental.

La familia Clausiliidae posee actualmente una distribución extendida, encontrándose en todos los continentes. En nuestro territorio actualmente no hay representantes (Scarabino, 2003). En general habitan en zonas áridas y rocosas con escasa vegetación (Solem, 1978; Solem, 1979). De un ambiente similar son en su mayoría los representantes de la familia Pupillidae, si bien varias especies habitan otros ambientes que incluyen zonas húmedas con abundante vegetación (Simone, 2006).

Discusión general

Los nuevos muestreos realizados para este trabajo, aportaron nuevas especies para la Formación Queguay, y especies ya descritas que fueron registradas para nuevas localidades. Por ejemplo, *Bahiensis priscus*, descrita originalmente con única ocurrencia en la localidad P12 (Quebracho, Paysandú), ha ampliado su distribución incluyendo las localidades PO6 (Piedras Coloradas, Paysandú) y SS01 (Sauce Solo, Canelones). La presencia de *Pupoides* sp. y *Eoborus charruanus* tanto en el litoral como en el sur, así como los endocarpos de *Celtis santosi* y los icnofósiles, agregan evidencia para correlacionar ambas asociaciones y considerarlas como una sola. La gran diferencia que mantienen es la ausencia de elementos dulceacuícolas en el sur [si bien Frenguelli (1930)

describe la presencia de núcúlas de charáceas para esa localidad, no fueron encontradas en los muestreos de este trabajo por lo que no se incluyeron en la tabla 7]. Sin embargo, por el contenido terrestre no hay diferencias entre esta asociación y el litoral.

En este trabajo se evidencia la contemporaneidad de los yacimientos, dado el contenido fosilífero de las localidades. Las mismas especies fósiles de gasterópodos se repiten en los diferentes yacimientos, por lo que no hay evidencias para pensar que estas se generaron en edades diferentes como plantearon otros autores (Lambert, 1939; 1940; Sprechman *et al.*, 1981; Alonso-Zarza *et al.*, 2011), sino que todas las localidades serían penecontemporáneas como ya habían sugerido otros autores (Bossi, 1966; Veroslavsky *et al.*, 1997a; 1997b; Veroslavsky & de Santa Ana, 2004; Martínez & Veroslavsky, 2004; Goso & Perea, 2004).

La presencia de cáscaras de huevo de Neosauropoda en varias localidades de calizas, confirma lo ya planteado por otros autores respecto a la edad Cretácico Superior de las calizas (Preciozzi *et al.*, 1985; Alonso-Zarza *et al.*, 2011).

En cuanto al ambiente, las calizas se habrían generado al menos en dos tipos de ambientes principales alternantes en el litoral: uno compuesto por cuerpos de agua lénticos, someros, de baja energía, con presencia de vegetación subacuática, propensos a la desecación temporal indicados por la presencia de gasterópodos dulceacuícolas típicos de este tipo de ambiente, asociados a Icnofacies de *Celliforma* que indican períodos de aridez. El otro ambiente sería estas facies de aridez, las cuales están mejor representadas en los yacimientos del departamento de Canelones, donde hay una gran ocurrencia de elementos terrestres. La fauna de gasterópodos terrestres de todo el conjunto, es indicativa de un clima tropical a sub tropical, consistente con el clima durante el Cretácico tardío (Goso & Perea, 2004).

Conclusiones

El esfuerzo de colecta realizado permitió identificar nuevas áreas de la Formación Queguay con presencia de fósiles, algunas de ellas con poca ocurrencia, pero en algún caso áreas potenciales para próximas colectas (F11). Esto también ayudó a realizar un mapeo de afloramientos con ocurrencia de calizas del Queguay.

Las nuevas colectas proveyeron de más y mejores materiales con los que realizar análisis taxonómicos y paleoecológicos. Esto incluye nuevas especies como *Biomphalaria* sp. 2. Especies descritas originalmente para una sola localidad ahora están registradas para varias, como es el caso de *Bahiensis priscus*. Entonces, los diferentes departamentos, aumentaron por un lado el registro de especies fósiles en las distintas localidades, y por otro permitieron correlacionar mejor los diferentes yacimientos entre sí.

Los análisis morfométricos propuestos (varianza de la espiral logarítmica y morfometría geométrica) para los dos taxa que presentaban morfotipos que no habían podido ser descritos con precisión, permitieron describir dos nuevas especies, *Biomphalaria* n.sp. 1 y *Bulimulus* n.sp. Asimismo, la varianza de la espiral logarítmica demostró ser una herramienta pasible de ser aplicada como un carácter más a la hora de diferenciar gasterópodos planoespirales.

Además, de acuerdo a los métodos morfológicos tradicionales se describieron otras dos nuevas especies: *Biomphalaria* n.sp. 2 y *Pupoides* n.sp. lo que aumenta la biodiversidad de la Formación Queguay.

Fueron relacionadas todas las localidades con mayor ocurrencia de fósiles, las cuales resultaron ser similares en cuanto a su contenido fosilífero. La similitud de las asociaciones encontradas permite aseverar que las Calizas del Queguay son penecontemporáneas.

Los fósiles indican ambientes palustres, de baja energía, con episodios de desecación, y ambientes semi-áridos con árboles arbustivos bajos (*Celtis santosi*). El clima era tropical a subtropical con variación en los niveles de humedad.

Bibliografía

- Adams, D.C.; Rohlf, F.J.; Slice, D.E. 2004. Geometric Morphometrics: Ten years of progress following the 'Revolution'. *Italian Journal of Zoology*, **71**:5-16.
- Albrecht, C.; Kroll, O.; Terrazas, E.M.; Wilke, T. 2009. Invasion of ancient Lake Titicaca by the globally invasive *Physa acuta* (Gastropoda: Pulmonata: Hygrophila). *Biological Invasions*, **11**:1821-1826.
- Alonso-Zarza, A.M.; Genise, J.F.; Verde, M. 2011. Sedimentology, diagenesis and ichnology of Cretaceous and Palaeogene calcretes and palustrine carbonates from Uruguay. *Sedimentary Geology*, **236**: 45-61.
- Arendt, J. 2015. Why get big in the cold? Size–fecundity relationships explain the temperature-size rule in a pulmonate snail (*Physa*). *Journal of Evolutionary Biology*, doi: 10.1111/jeb.12554.
- Beck, H. 1837. *Index Molluscorum praestis aevi Musei principis augustissimi Christiani Frederici*. Copenhagen. **54**, 88.
- Benton, M.J. 2005. *Vertebrate Palaeontology* (3rd ed.). Oxford: Blackwell Science Ltd. ISBN 0-632-05637-1.
- Bergqvist, P. L.; Mansur, K; Rodrigues, M.A.; Rodrigues-Francisco, B.H.; Perez, R.; Beltrão, M.C. 2009. Bacia São José de Itaboraí, RJ. Berço dos mamíferos no Brasil. En: Winge, M.; Schobbenhaus, C.; Souza, C. R. G.; Fernandes, A. C. S.; Queiroz, E. T.; Berbert-Born, M.; Campos, D. A. (Eds.). *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil. Brasília:DNPM/CPRM – Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP)*, 2008. Publicado na internet em 25 abr. 2008. Disponible en: <<http://www.unb.br/ig/sigep/sitio123/sitio123.pdf>>
- Beurlen, K.; Sommer, F.W. 1954. *Restos vegetais fósseis e tectónica da Bacia calcárea de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro*. DNPM/DGM. 27 p. Boletim, 149.
- Blackith, R., Reyment, R. A. 1971. *Multivariate morphometrics*. Academic Press, New York.

- Bonetto, A.A., Bechara, J.A., Tassara, M.P. 1982. Los moluscos de la familia Planorbidae en el área del Río Paraná medio. *Physis*, Secc. B, **41**(100): 1-6.
- Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bookstein, F. L. 1998. A hundred years of morphometrics. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **44**: 7-59.
- Bossi, J. 1966. *Geología del Uruguay. Segunda edición*. Colección Ciencias 2. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo. 411 p.
- Bossi, J.; Ferrando, L.; Fernandez, A.; Elizalde, G.; Morales, H.; Ledesma, J.; Carballo, E.; Medina, E.; Ford, I.; Montaña, J. 1975. *Carta geológica del Uruguay, a escala 1:1.000.000*. Dirección de Suelos y Fertilizantes, Montevideo. 32 p.
- Bossi, J.; Navarro, R. 1991. *Geología del Uruguay*. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo. 966 p.
- Bouchet, P.; Rocroi, J.P. 2005. Classification and Nomenclator of Gastropod Families. *Malacologia*, **47**(1-2): 397 pp.
- Breure, A.S.H. 1974. Catalogue of bulimulidae (Gastropoda, Euthyneura). II. Odontostominae. *Basteria*, **38**(5-6): 109-127.
- Breure, A.S.H., Groenenberg, D.S.J., Schilthuizen, M. 2010. New insights in the phylogenetic relations within the Orthalicoidea (Gastropoda, Stylommatophora) based on 28S sequence data. *Basteria*, **74** (1-3): 25-31.
- Breure, A.S.H.; Romero, P.E. 2012. Support and surprises: molecular phylogeny of the land snail superfamily Orthalicoidea using a three-locus gene analysis with a divergence time analysis and ancestral area reconstruction (Gastropoda: Stylommatophora). *Archive für Molluskenkunde*, **141**(1): 1-20.

- Brito, I.M. 1967. Gastrópodos Continentais do Paleoceno do Estado do Rio de Janeiro. *Boletim Geologia - Instituto Geociências, Universidad Federal do Rio de Janeiro*, **1**: 9-27.
- Bumpus, H. C. 1898. The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow *Passer domesticus*. *Biological Lectures, Marine Biological Laboratory, Woods Hole*, **11**: 209-226.
- Cabrera, F. 2011. *Biodiversidad en el Paleoceno continental de Uruguay (Calizas del Queguay)*. Tesina de grado. Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo.
- Cabrera, F.; Martínez, S. 2012. The oldest Odontostomidae (Mollusca: Gastropoda): *Bahiensis priscus* n. sp. (Paleocene, Uruguay). *Paläontologische zeitschrift*, **86**: 451-456.
- Caldeira, R.L.; Vidigal, T.H.D.A.; Simpson, A.J.G.; Carvalho, O.S. 2001. Genetic variability in brazilian populations of *Biomphalaria straminea* complex detected by simple sequence repeat anchored polymerase chain reaction amplification. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **96**(4): 535-544
- Carvalho, O. S., R. L. Caldeira, A. J. G. Simpson & T. H. D. A. Vidigal. 2001. Genetic variability and molecular identification of Brazilian *Biomphalaria* species (Mollusca: Planorbidae). *Parasitology*, **123**:197-209. doi:10.1017/S0031182001008058.
- Correa-Sandoval, A.; Strenth, N.E.; Salazar, M.C.R. 2007. Zoogeografía de los gastrópodos terrestres del sur de Nuevo León, México. *Acta Zoológica Mexicana*, **23**(2): 143-162
- Cowie, J.W.; Ziegler, W.; Boucot, A.J.; Bassett, M.G.; Remane, J. 1986. Guidelines and Statutes of the International Commission on Stratigraphy (ICS). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **83**: 1-14.
- Cridland, C.C. 1967. Resistance of *Bulinus (Physopsis) globosus*, *Bulinus (Ph.) africanus*, *Biomphalaria pfeifferi* and *Lymnaea natalensis* to experimental desiccation. *Bulletin of the World Health Organization*, **36**(3): 507-513.

- Daners, G.; Guerstein, R. 2004. Dinoflagelados del Maastrichtiense - Paleógeno en la Formación Gaviotín, Cuenca de Punta del Este. En: Veroslavsky, G.; Ubilla, M.; Martínez, S. (eds.) *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales - Cenozoico*. 37-62. DIRAC - Facultad de Ciencias, Montevideo.
- De Francesco, C.G. 2010. Moluscos y paleoambientes del centro-oeste de Argentina durante el Cuaternario. En: Zárata, M.; Gil, A.; Neme, G. (comps.) *Condiciones paleoambientales y ocupaciones humanas durante la transición Pleistoceno-Holoceno y Holoceno de Mendoza. Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología*. Pp. 151.
- DeJong, R.J.; Morgan, J.A.T.; Paraense, W.L.; Pointier, J-P.; Amarista, M.; Ayeh-Kumi, P.F.K.; Babiker, A.; Barbosa, C.S.; Brémond, P.; Canese, A.P.; Souza, C.P. De; Dominguez, C.; File, S.; Gutierrez, A.; Incani, R.N.; Kawano, T.; Kazibwe, F.; Kpikpi, J.; Lwambo N.J.S.; Mimpfoundi, R.; Njiokou, F.; Poda, J.N.; Sene, M.; Velásquez, L.E.; Yong, M.; Adema, C. M.; Hofkin, B.V.; Mkoji, G.M. & Loker, E.S. 2001. Evolutionary relationships and biogeography of *Biomphalaria* (Gastropoda: Planorbidae) with implications regarding its role as host of the human blood fluke, *Schistosoma mansoni*. *Molecular Biology and Evolution*, **18**: 2225–2239.
- Delsaerdt, A. 2010. *Land snails on the Solomon Islands*, Vol. 1 PLacostylidae: 1-132. Ancona (L'Informatore Piceno).
- de Santa Ana, H.; Veroslavsky, G.; Gonzalez, S. 1993. Geología de los sedimentos cretácicos de las cuencas del Uruguay. *Acta Geológica Leopoldensia*, **40**: 140-143.
- Döring, A. 1874. Molluscorum terrestrium et fluviatilium faunae argentinae enumeratio systematica. *Periódico Zoológico*, **1**: 113–120.
- Döring, A. 1875. Apuntes sobre la Fauna de Moluscos de la República Argentina (segunda parte). *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias Exactas de la Universidad de Córdoba*, **1**: 432–460.

- d'Orbigny. 1835. Synopsis terrestrium et fluviatilium molluscorum, in suo per American meridionalem itinere. *Magasin de zoologie*, Classe V: 1-44.
- Ferreira, C.S.; Coelho, A.C.D.S. 1971. Novos Gastrópodes Pulmonados da Bacia Calcária de São José de Itaboraí, RJ, Brasil. *Geocronologia. Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **43**: 463-471.
- Ferreira, C.S. & Coelho, A.C.D.S. 1989. Novo Gastrópode fóssil da Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Endodontidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **84**(IV): 193-195.
- Figueiras, A.; Broggi, J. 1969. Estado actual de nuestros conocimientos sobre los moluscos fósiles del Uruguay. Parte III (Continuación). *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, **2**(16/17): 333-352.
- Fisher, R. A. 1935. The logic of inductive inference. *Journal of the Royal Statistical Society*, **98**: 39-82.
- Fleming, J. 1828. *Exhibiting the descriptive characters and systematical arrangement of the genera and species of quadrupeds, birds, reptiles, fishes, mollusca, and radiata of the united kingdom; including the indigenous, extirpated, and extinct kinds, together with periodical and occasional visitants*. Bell & Bradfute, Edinburgh
- Frenguelli, J. 1930. Apuntes de Geología Uruguaya. *Instituto de Geología y Perforaciones*. Boletín N° 11.
- Global Biodiversity Information Facility. www.GBIF.org. GBIF.org (<http://www.gbif.org/species/2294040>, visto el 15/01/15).
- Genise, J.F.; Melchor, R.N.; Bellosi, E.S.; Verde, M. 2010. *Invertebrate and Vertebrate Trace Fossils from Continental Carbonates*. Developments in Sedimentology, Volume 61. Elsevier B.V. Chap. 7
- Goso, H.; Bossi, J. 1966. El Cenozoico. En: Bossi, J. 1966. *Geología del Uruguay. Segunda edición*. Colección Ciencias 2. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo. pp. 259-301.

- Goso, C. 1999. *Análise estratigráfica do Grupo Paysandú (Cretáceo) na Bacia do Litoral Uruguaí*. Tese de Doutorado IGCE-UNESP. Rio Claro. pp. 184.
- Goso, C.; Perea, D. 2004. El Cretácico post-basáltico de la Cuenca Litoral. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M., Martínez S. (Eds.): *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales - Mesozoico*: 141-168. DIRAC-Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. 2006. *Paleontological Data Analysis*. Blackwell Publishing.
- Harper, D.A.T. 1999. *Numerical Palaeobiology: Computer-Based Modelling and Analysis of Fossils and Their Distributions*. Wiley Inc.
- Hassan, G.S.; De Francesco, C.G.; Peretti, V. 2011. Distribution of diatoms and mollusks in shallow lakes from the semiarid Pampa region, Argentina: Their relative paleoenvironmental significance. *Journal of Arid Environments*, **78**: 65-72.
- Hausdorf, B. 2006. The systematic position of *Scolodonta* Döring, 1875 and Scolodontidae H. B. Baker, 1925 (Gastropoda: Pulmonata). *Zoologischer Anzeiger*, **245**: 161–165.
- Herbert, D.G. 2007. Revision of the genus *Prestonella* (Mollusca: Gastropoda: Orthalicoidea: Bulimulidae s.l.): a distinctive component of the African land snail fauna. *African Invertebrates*, **48**: 1-9.
- Horne, D.J.; Cohen, A.; Martens, K. 2002. Taxonomy, Morphology and Biology of Quaternary and Living Ostracoda. En: Holmes, J.A; Chivas, A.R. (Eds), *The Ostracoda: Applications in Quaternary Research*, AGU Geophysical Monograph **131**, 5–36.
- Hotelling, H. 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Educational Psychology*. **24**: 417-441, 498-520.

- Hylton Scott, M.I. 1966. Nueva *Cyclodontina* y revaloración del subgénero *Clessinia* Doering, 1874. (Gastr. Pulm.). *Neotropica*, **12**(37): 30-35.
- Hylton Scott, M.I. 1970. El género *Pupoides* en Argentina (Pulmonata, Stylommatophora, Pupillidae). *Neotrópica*, **16**(50): 89-90.
- Jaccard, P. 1902. Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et des Jura. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, **37**: 547-579.
- Jaccard, P. 1912. The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytologist*, **11**: 37-50.
- Jarne, P.; Pointier, J.P.; David, P. 2011. Biosystematics of *Biomphalaria* spp. with an Emphasis on *Biomphalaria glabrata*. In: *Biomphalaria* Snails and Larval Trematodes. (Rafael Toledo & Bernard Fried, eds.) pp 1-32. Springer.
- Johnston, M.R.; Tabachnick, R.E.; Bookstein, F.L. 1991. Landmark-based morphometrics of spiral accretionary growth. *Paleobiology*, **17**(1): 19-36.
- Jones, G. 1956. Memoria explicativa y mapa geológico de de la región oriental del Departamento de Canelones. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay*. **34**: 1-193.
- Jousseaume, F. P. 1877. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 11^o année – 2^o volume, pp. 311.
- Jungers, W.L.; Falsetti, A.B.; Wall, C.E. 1995. Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. *Yearbook of Physical Anthropology*, **38**:137-161.
- Klappenbach, M.A. 1958. Una nueva especie de *Cyclodontina* en Uruguay (Gastr. Pulm.). *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*. **81**(4): 1-4.
- Klappenbach, M.A.; Olazarri, J. 1970. Notas sobre Strophocheilidae (Moll. Gastr.) II. *Eoborus*, nuevo género para especies fósiles de esta familia sudamericana. *Archiv für Molluskenkunde*, **100**: 179-182.

- Lambert, R. 1939. Memoria explicativa del mapa geológico de los terrenos sedimentarios y las rocas efusivas del Departamento de Durazno. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay*. **25**: 1-37.
- Lambert, R. 1940. Memoria explicativa de un mapa geológico de reconocimiento del Departamento de Paysandú y los alrededores de Salto. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay*. **27**: 1-41.
- Luz, E.; Silva, S.M.; Caralho, A.P. De.; Castro, N. 1998. Atualização da sistemática e distribuição dos planorbídeos (Gastropoda, Pulmonata) no estado do Paraná (Brasil). *Acta Biológica Paranaense*, **27**: 39-55.
- Mächtle B.; Unkel, I.; Eitel, B.; Kromer, B.; Schiegl, S. 2010. Molluscs as evidence for a late Pleistocene and early Holocene humid period in the southern coastal desert of Peru (14.5°S). *Quaternary Research*, **73**: 39-47
- Magalhães, J. 1950. Sobre a ocorrência de *Acrocarpus santosi* sp. nov. no Eocénio inferior de Sao José de Itaboraí (Estado do Rio de Janeiro). *Revista Científica*, **1**: 1.
- Manly, B.F.J. 1994. *Multivariate statistical methods*. Chapman & Hall, London.
- Marcus, L.F. 1990. *Traditional morphometrics*. In *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*. (Rohlf, F.J., and F.L. Bookstein, eds.). Pp. 77-122. Special Publication Number 2. University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor.
- Marshall, L.G. 1985. Geochronology and Land-Mammal biochronology of the transamerican faunal interchange. En: Steli, F.G.; Webb, S.D. (eds.), *The great American biotic interchange*. Plenum Press, New York, pp. 49-85
- Martínez, S; Veroslavsky, G.; Verde, M.; de Santa Ana, H. 1996. Asociaciones fosilíferas paleógenas en paleosuelos calcáreos del centro-sur y litoral oeste del Uruguay. *Actas del Congreso sobre el Paleógeno de América del Sur*, La Pampa, 1996. AGA. p.15.

- Martínez, S.; Veroslavsky, G.; Verde, M. 1997. Primer registro del Paleoceno en el Uruguay: Paleosuelos calcáreos fosilíferos en la Cuenca de Santa Lucía. *Revista Brasileira de Geociências*, **27**(3): 295-302.
- Martínez, S., Veroslavsky, G., Verde, M. 2001. Paleoecología de los paleosuelos calcáreos fosilíferos ("Calizas del Queguay" Paleoceno) de las regiones sur y litoral oeste del Uruguay. *11º Congreso Latinoamericano y 3er Uruguayo de Geología, Actas CD-Rom*: Trabajo 219.
- Martínez, S.; Veroslavsky, G. 2004. Registros continentales del Terciario Temprano. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M., Martínez S. (Eds.): *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales - Cenozoico*: 63-82. DIRAC-Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.
- Moricand, M.E.S. 1833. Note sur quelques espèces nouvelles de Coquilles terrestres. *Memoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève*. **IV** – 1ere partie. pp. 537.
- Morton, L.S.; Herbst, R. 1993. Gastrópodos del Cretácico (Formación Mercedes) del Uruguay. *Ameghiniana*, **30**: 445-452.
- Neubert, E.; Chérel-Mora, C.; Bouchet, P. 2009. Polytypy, clines and fragmentation: The bulimus of New Caledonia revisited (Pulmonata, Orthalicoida, Placostylidae). En: Grandcolas, P. (ed.), *Zoologia Neocaledonica* 7. Biodiversity studies in New Caledonia. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **198**: 37-131.
- Nordsieck, H. 1985. The system of the Stylommatophora (Gastropoda), with special regard to the systematic position of the Clausiliidae, I. *Archiv für Molluskenkunde*, **116**(1/3).
- Ohlweiler, F.P.; Kawano, T. 2001. Effects of the Desiccation on *Biomphalaria tenagophila* (Orbigny, 1835) (Mollusca) Infected by *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **96**(5): 737-749.
- Ohlweiler, F.P.; Kawano, T. 2002. *Biomphalaria tenagophila* (Orbigny, 1835) (MOLLUSCA): adaptation to desiccation and susceptibility to infection with

- Schistosoma mansoni* Sambon, 1907. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, **44**(4): 191-201.
- Olazarri, J. 1981a. *Biomphalaria tenagophila* (d'Orbigny) 1835 (Moll. Gastr.) en la zona de Salto Grande. I. Ambientes de cría. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, **5**(40): 321-345.
- Olazarri, J. 1981b. *Biomphalaria tenagophila* (d'Orbigny) 1835 (Moll. Gastr.) en la zona de Salto Grande. II. Factores abióticos que afectan sus poblaciones. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, **5**(41): 391-417.
- Paraense, W.L. 1975. Estado atual da sistemática dos planorbídeos brasileiros. *Arquivos do Museu Nacional*, **55**: 05-128.
- Paraense, W.L. 1981. *Biomphalaria occidentalis* sp. n. from South America (Mollusca Basommatophora pulmonata). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **76**:199-211.
- Paraense, W.L. 1984. *Biomphalaria tenagophila guaibensis* ssp. n. from Southern Brazil and Uruguay (Pulmonata: Planorbidae). I. Morphology. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **79**: 465-469.
- Paraense, W.L. 1988. *Biomphalaria kuhniiana* (Clessin, 1883), planorbid mollusc from South America. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **83**: 1-12.
- Paraense, W.L.; Deslandes, N. 1959. The renal ridge as a reliable character for separating *Taphius glabratus* from *T. tenagophilus*. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, **8**:456-472.
- Park P.J.; Aguirre, W.E.; Spikes, D.A.; Miyazaki, J.M. 2013. Landmark-based geometric morphometrics: what fish shapes can tell us about fish evolution. *Tested Studies for Laboratory Teaching. Proceedings of the Association for Biology Laboratory Education*, **34**: 361-371.
- Parodiz, J.J. 1939. Revisión de “*Plagiodontes*” y “*Scalarinella*” (Odontostominae). *Physis*, **XVII**: 712-734.

- Parodiz, J.J. 1940. *Ventania*, nuevo subgénero de *Odontostomus*. *Notas del Museo de la Plata, V, Zoología*, **42**: 227–234.
- Parodiz, J.J. 1942a. Los Odontostóminos de la Argentina. (Primera parte). *Physis*, **XIX**: 191–218.
- Parodiz, J.J. 1942b. Los Odontostóminos de la Argentina. (Segunda parte). *Physis*, **19**: 319–343.
- Parodiz, J.J. 1944. Contribuciones al conocimiento de los Moluscos terrestres sudamericanos, II. *Comunicaciones zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, **11(I)**: 1–9.
- Parodiz, J.J. 1948. Contribuciones al conocimiento de los Moluscos terrestres sudamericanos, VI. *Comunicaciones zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, **46(II)**: 1–22.
- Parodiz, J.J. 1969. *The Tertiary non-marine mollusca of South America*. Annals of Carnegie Museum, **40**. Pittsburgh.
- Paula Couto, C. 1949. Novas observações sobre a paleontologia e geologia do depósito calcáreo de São José de Itaboraí. *Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas preliminares e estudos*, **49**: 1-14.
- Paula Couto, C. 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Marsupialia: Polydolopidae and Borhyaenidae. *American Museum Novitates*, **1559**: 1–27.
- Pearson, K. 1895. Note on regression and inheritance in the case of two parents. *Proceedings of the Royal Society of London*, **58**: 240-242.
- Pearson, K. 1901. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *Philosophical Magazine Series 6*, **2**: 559-572.

- Pérez, A.M.; Sotelo, M.; Arana, I.; López, A. 2008. Diversidad de moluscos gasterópodos terrestres en la región del Pacífico de Nicaragua y sus preferencias de hábitat. *International Journal of Tropical Biology*, **56**(1): 317-332.
- Pfeiffer, L. 1854. Zur Mollusken Fauna der Insel Cuba. *Malakozoologischen Blätter*, **1**: 192.
- Pieri, O.S.; Raymundo, J.S.; Jurberg, P. 1980. Estudos sobre o comportamento dos planorbideos. II. Enterramento de *Biomphalaria glabrata* como meio de proteção contra a dessecação. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **75**: 83-88.
- Pilsbry, H.A.; Vanatta, E.G. 1898. Materials toward a natural classification of the cylindrelloid. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **50**: 264-286.
- Pilsbry, H.A. 1902. Manual of Conchology. Structural and systematic. Second series: Pulmonata. *Conchological section of Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **14**: 26-47.
- Pilsbry, H.A. 1949. Peruvian land Mollusks of the genus *Nenia* (Clausiliidae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **101**: 215-232.
- Pizá, J.; Cazzaniga, N.J. 2003. Redescription, shell variability and geographic distribution of *Plagiodontes dentatus* (Wood, 1828) (Gastropoda: Orthalicidae: Odontostominae) from Uruguay and Argentina. *Zootaxa*, **154**: 1-23.
- Preciozzi, F.; Spoturno, J.; Heinsen, W.; Rossi, P. 1985. *Carta geológica del Uruguay (1:500.000)*. Dirección Nacional de Minería y Geología (DINAMIGE), Montevideo. pp. 90.
- Preston, H.B. 1910. Additions to the non-Marine Molluscan Fauna of British and German East Africa and Lake Albert Edward. *The Annals and Magazine Of Natural History. Eighth Series*. **35**:526-536.
- Raup, D.M. 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of Paleontology*, **40**:1178- 1190.

- Raup, D.; Crick, R.E. 1979. Measurement of faunal similarity in paleontology. *Journal of Paleontology*, **53**: 1213 - 1227.
- Remane, J.; Bassett, M.G.; Cowie, J.W.; Gohrbandt, K.H.; Lane, H.R.; Michelsen, O.; Naiwen, W. 1996. Revised guidelines for the establishment of global chronostratigraphic standards by the International Commission on Stratigraphy (ICS). *Episodes*, **19**(3): 77-81.
- Rencher, A.C. 2002. *Methods of multivariate analysis*, 2nd ed. John Wiley & Sons, Inc.
- Reyment, R. A. 1991. *Multidimensional paleobiology*. Pergamon Press, New York.
- Richardson, C.L. 1993. Bulimulacea: catalog of species. Amphibulimidae, Anadromidae, Grangerellidae, Odontostomidae, Orthalicidae. *Tryonia*, **27**: 21–61.
- Rodrigues, V.M.dC; Da Fonseca, V.M.M. 2007. O Estado da Arte da Taxonomia dos Gastrópodes (Pulmonata) do Paleoceno da Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. *Anuário do Instituto de Geociências* **30**: 253.
- Rohlf, F.J.; Marcus, L.F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**:129-132.
- Roth, B. 1999. A new species of *Gastrocopta* (Gastropoda: Pulmonata: Pupillidae) from the Deep River Formation, Late Oligocene or Early Miocene, Montana. *The Veliger*, **42**(3): 286-288.
- Salvador, R.B.; Simone, L.R.L. 2013. Taxonomic revision of the fossil pulmonate mollusks of Itaboraí Basin (Paleocene), Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*, **53**(2): 5-46.
- Samadi, S.; Roumegoux, A.; Barges, M.D.; Mas-Coma, S.; Yong, M. & Pointier, J.-P. 2000. Morphological studies of lymnaeid snails from the human fascioliasis endemic zone of Bolivia. *Journal of Molluscan Studies*, **66**: 31–44.

- Scarabino, F. 2003. Lista sistemática de los Gastrópoda terrestres vivientes de Uruguay. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, noviembre, **8**: 203-214.
- Serra, N. 1945. Memoria explicativa del mapa geológico del Departamento de Soriano. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay*, **32**: 1-42.
- Simone, L.R.L. 2006. *Land and Freshwater Molluscs of Brazil*. Museu de Zoologia Universidade de São Paulo. São Paulo, Brazil.
- Sokal, R.R.; Rohlf, F.J. 1998. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Company, New York.
- Solem, A. 1978. Classification of the land mollusca. Pulmonates. Volume 2A. En: V. Fretter & J. Peake (eds.) *Systematics evolution and ecology*. Academic Press.
- Solem, A. 1979. *Biogeographic Significance of Land Snails, Paleozoic to Recent*. Oregon State University Press. Oregon.
- Spatz, L.; Vidigal, T.H.D.A.; Caldeira, R.L.; Dias Neto, E.; Cappa, S.M.G.; Carvalho, O.S. 1999. Study of *Biomphalaria tenagophila*, *B. t. guaibensis* and *B. occidentalis* by polymerase chain reaction amplification and restriction enzyme digestion of the ribosomal RNA gene intergenic spacer. *Journal of Molluscan Studies*, **65**: 143-149.
- Sprechmann, P.; Bossi, J.; Da Silva, M. 1981. Cuencas del Jurásico y Cretácico del Uruguay. En: Volkheimer, W.; Mussachio, E.A. (eds.). *Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur*. Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico, Buenos Aires. v. 1, p. 239-270.
- Stanisic, J.; Solem, A. 1998. Superfamily Bulimuloidea and family Bulimulidae. En: Beesley, P.L.; Ross, G.J.B.; Wells, A. (eds.), *Mollusca the Southern synthesis, part B, Fauna of Australia*, **5**: 1093-1096.
- Stuardo, J.R.; Vargas-Almonacid, P. 2000. Moluscos terrestres de Chile. Sinonimia y problemas relacionados: 1. Familias Veronicellidae, Pipillidae Y Achatinellidae (GASTROPODA: PULMONATA). *Gayana*, **64**(2) ISSN 07176538.

- Sundberg, P. 1989. Shape and size-constrained principal component analysis. *Systematic Zoology*, **38**:166-168.
- Taylor, D.W. 2003. Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophiila); biogeography, classification, morphology. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, **51**(1): 1-287.
- Thompson, D.W. 1917. *On growth and form*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tófaló, O.R. 1986. Depósitos clásticos y carbonáticos del Cretácico Superior, Formación Puerto Yerúa, Entre Ríos. *Actas 1º Reunión Argentina de Sedimentología*, Actas: 201-204, La Plata.
- Tófaló, O.R.; Pazos, P.J.; Sánchez Bettucci, L.; de Santa Ana, H.; Alonso, S. 2001. Caracterización Micromorfológica de Calcretes “Calizas del Queguay”, departamento Paysandú, Uruguay. *Actas Edición electrónica, Nº 177. XI Congreso Latinoamericano de Geología y III Congreso Uruguayo de Geología*.
- Tófaló, O.R.; Morrás, H.J.M. 2009. Evidencias paleoclimáticas en duricostras, paleosuelos y sedimentitas silicoclásticas, del Cenozoico de Uruguay. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **65**(4): 674-686.
- Tófaló, O.R.; Pazos, P.J. 2009. Paleoclimatic implications (Late Cretaceous - Paleogene) from micromorphology of calcretes, palustrine limestones and silcretes, southern Paraná Basin, Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*. Doi: 10.1016/j.jsames.2009.09.002.
- Turton, W. 1831. *A manual of the land and fresh-water shells of the British Islands: arranged according to the more modern systems of classification; and described from perfect specimens in the author's cabinet: with coloured plates of every species*. Printed for Longman, Rees, Orme, Brown, and Green, London.
- Varignon, P. 1731. *Elemens de mathematique de Monsieur Varignon, des académies royales des sciences de France, d'Angleterre, & de Prusse, professeur de mathématique au Collège de Mazarin, & lecteur du roy en philosophie au Collège Royal*. Chez Pierre-Michel Brunet, fils, Paris.

- Verde, M. 2012. *Iconología de la Formación Asencio y las "Calizas Del Queguay"*. Tesis de doctorado. PEDECIBA Biología, 204 pp. Universidad de la República, Montevideo.
- Veroslavsky, G.; Martínez, S. 1996. Registros no depositacionales del Paleoceno – Eoceno del Uruguay: Nuevo enfoque para viejos problemas. *Série Geociências. Revista Universidade Guarulhos*, **1**(3): 32-41.
- Veroslavsky, G.; de Santa Ana, H.; Goso, C.; Gonzalez, S. 1997a. Calcretas y silcretas de la región Oeste del Uruguay (Queguay), Cuenca de Paraná (Cretácico Superior - Terciario inferior). *Geociências*, **16**(1): 205-224.
- Veroslavsky, G.; Martínez, S.; de Santa Ana, H. 1997b. Calcretas de aguas subterráneas y pedogénicas: génesis de los depósitos carbonáticos de la Cuenca de Santa Lucía, sur del Uruguay (Cretácico Superior?-Paleógeno). *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología*, **4**(1): 25-35.
- Veroslavsky, G.; de Santa Ana, H. 2004. Calizas del Queguay: génesis potencial y económico. En: Veroslavsky, G.; Ubilla, M.; Martínez, S. (eds.) *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales - Cenozoico*. 269-296. DIRAC - Facultad de Ciencias, Montevideo.
- Vianey-Liaud, M.; Lancastre, F. 1986. Weight loss and survival of *Biomphalaria glabrata* deprived of water. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **81**: 221-224.
- Vidigal, T.H.D.A.; Caldeira, R.L.; Simpson, A.J.G.; Carvalho, O.S. 2000. Further studies on the molecular systematics of *Biomphalaria* snails from Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **95**: 57-66.
- Vidigal, T.H.D.A.; Spatz, L.; Kissinger, J.C.; Redondo, R.A.F.; Pires, E.C.R.; Simpson, A.J.G.; Carvalho, O.S. 2004. Analysis of the first and second internal transcribed spacer sequences of the ribosomal DNA in *Biomphalaria tenagophila* complex (Mollusca: Planorbidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **99**: 153-158.
- Walther, K. 1930. Sedimentos pelíticos y clastopelíticos del Cretácico superior y Terciarios uruguayos. *Instituto Geología y perforaciones*, **13**: 1-142.

- Weyrauch, W.K. 1957. Sieben neue Clausiliiden aus Peru. *Archiv für Molluskenkunde*, **86**(1/3): 1–28.
- Weyrauch, W.K., 1960. Siebzehn neue Landschnecken aus Peru. *Archiv für Molluskenkunde*, **89**(4/6): 117–132.
- Wilcox, D.; Dove, B.; McDavid, D.; Greer, D. 2002. *Image Tool for Windows, v. 3*. The University of Texas Health Science Center in San Antonio. <http://ddsdx.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>
- Wollaston, T.V. 1878. *Testacea atlantica or the land and freshwater shells of the Azores, Madeiras, Salvages, Canaries, Cape Verdes, and Saint Helena*. L. Reeve & Co., London.
- Wood, A.M.; Haro, C.R.; Haro, R.J.; Sandland, G.J. 2011. Effects of desiccation on two life stages of an invasive snail and its native cohabitant. *Hydrobiologia*, **675**:167–174.
- Wright, V.P.; Tucker, M.E. 1991. Calcretes: An introduction. En: Wright, V.P. and Tucker, M.E. (Eds.), *Calcretes*. International Association of Sedimentologists, Reprint Series: 1-22. Oxford.
- Zilch, A. 1954. Landschnecken aus Peru, 2. *Archiv für Molluskenkunde*, **83**(1/3): 65–79.