



TRABAJO FINAL DE GRADO DE LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Estudio de tafonomía actualista en el gasterópodo
invasor *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) en el
estuario del Río de la Plata**

Diego Antuña

Orientadora: Msc. Fernanda Cabrera

Co-Orientador: Dr. Sergio Martínez

Tribunal: Dr. Ernesto Brugnoli, Dra. Alejandra Rojas,
Msc. Fernanda Cabrera

Departamento de Paleontología, Instituto de Ciencias Geológicas,
Facultad de Ciencias, UdelAR (2019)

ÍNDICE

Resumen.....	Pág. 3
Introducción.....	Pág. 4
Objetivos.....	Pág. 11
Objetivo General	
Objetivos Específicos	
Materiales y Métodos.....	Pág. 12
Resultados.....	Pág. 17
General	
Espira	
Última Vuelta Exterior	
Última Vuelta Interior	
Discusión.....	Pág. 22
Consideraciones finales.....	Pág. 27
Agradecimientos.....	Pág. 28
Bibliografía.....	Pág. 29

Resumen

El presente trabajo se enfoca en el gasterópodo estuarino e invasor *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) desde un punto de vista tafonómico actualista. Dicha especie arribó a las costas de Uruguay en 1999 desde el continente asiático mediante el agua de lastre de los buques. Se analizaron diferentes rasgos tafonómicos en cien conchillas de *Rapana venosa* colectadas sobre la playa de la Isla Gorriti (Maldonado, Uruguay). Los atributos a estudiar fueron fragmentación, coloración, bioerosión, bioincrustación y corrosión para toda la conchilla (general), en la parte interna de la última vuelta (UVI), en la parte externa de la última vuelta (UVE) y en la espira. Todos los rasgos se clasificaron en tres categorías diferentes según el grado de preservación (0, 1 y 2); siendo 0 el de mayor preservación y 2 el de mayor alteración; y siempre utilizando un espécimen control como referente. Se tabularon los datos reflejando un predominio de conchillas muy fragmentadas, con importante pérdida de color en gran parte de la misma, bioerosión más frecuente en el estado intermedio, bioincrustación prácticamente ausente y niveles de corrosión diversos aunque predominando el estado intermedio con ciertas diferencias según las zonas de la conchilla (a nivel general, espira, UVE y UVI). Las frecuencias de los diferentes rasgos tafonómicos se asociaron con las condiciones del ambiente de acumulación de las conchillas sobre la Isla Gorriti, evidenciando un ambiente del tipo playa reflectiva con mucha energía, oleaje constante, presencia de organismos bioerosionadores y bioincrustadores y variaciones en cuanto al tipo de sustrato (arenoso y/o fangoso y/o rocoso). A su vez se relacionaron los rasgos tafonómicos entre sí en cuanto a las frecuencias de cada uno de ellos permitiendo consolidar y asociarlos con dicho ambiente de acumulación. Se determinó que estos procesos biológicos, físicos y químicos del ambiente alteraron la preservación de las conchillas tanto en vida como postmortem desde su momento de introducción a las costas uruguayas, en un período corto de tiempo permitiendo así reducir o eliminar el “time averaging”. Estos resultados reflejan la relevancia y utilidad del gasterópodo invasor *Rapana venosa* como un modelo para la tafonomía actualista siendo el primer trabajo realizado en esta disciplina para este tipo de organismos.

Introducción

Tafonomía y tafonomía actualista

El término “tafonomía” (Efremov, 1940) proviene del griego: “taphos” enterramiento y “nomos” ley. La tafonomía es la ciencia que se especializa en estudiar las diferentes condiciones y procesos que permiten la preservación de los restos fósiles, tales como la descomposición, el sepultamiento, la litificación y la colecta de los mismos (Fernández-López, 1999). La tafonomía estudia todos estos procesos que ocurren en vida y postmortem y que son influenciados por condiciones ambientales biológicas, físicas y químicas como tipo de sustrato, temperatura, precipitación, nivel de oxígeno, bioturbación, entre otros. (Fernández-López, 1999).

Behrensmeier & Kidwell (1985) definen a la tafonomía como “el estudio de los procesos de preservación y cómo éstos afectan la información del registro fósil”.

Observar e interpretar estos procesos proporciona información sobre condiciones paleoecológicas y posibilita la reconstrucción de diferentes paleoambientes, de la composición faunística y de los procesos de sucesión de comunidades (Espinosa & Argaez, 2009); esto permite entender con mayor claridad la biodiversidad del pasado, por lo que la tafonomía trabaja en conjunto con otras disciplinas de la paleontología como la paleoecología, la paleobiogeografía o la icnología. A su vez, esta disciplina presenta diversas utilidades como el poder brindar información acerca de eventos y procesos diagenéticos, o de los ciclos de depositación y erosión sucedidos (Kidwell & Bosence, 1991; Espinosa & Argaez, 2009).

Una de las problemáticas que enfrenta el investigador es poder determinar exactamente la edad de las asociaciones fósiles (Kidwell & Bosence, 1991); esto se debe a diversos factores siendo uno de ellos el “time-averaging” o mezcla temporal (Walker & Bambach 1971), la cual refiere a la mezcla de individuos de diferente edad en un mismo estrato geológico (Kidwell & Bosence, 1991; Kowalewski, 1996).

Puede ocurrir, muy frecuentemente, que en un mismo estrato se encuentren restos de organismos los cuales pertenezcan a diferentes edades e inclusive a organismos que jamás hayan coexistido ocasionando así información errónea ya que se asocian a eventos distantes. La mezcla temporal genera la reducción del poder de resolución en cuanto a las edades de las asociaciones (Fursich & Aberhan, 1990; Wilson, 1988).

La mezcla temporal se debe principalmente a que los procesos de sedimentación son mucho más lentos que los ciclos de vida de cualquier organismo, no permitiendo reflejar la estructura de la comunidad. Esto es producido por la acumulación del sedimento episódico separando estratigráficamente a las faunas sucesivas. Otros factores que pueden generar la mezcla temporal son el retrabajo y/o la bioturbación (Fursich & Aberhan, 1990; Kidwell & Bosence, 1991; Kidwell & Behrensmeier, 1993).

Una de las ramas de la tafonomía es la tafonomía actualista la cual se basa en el principio del actualismo, cuya premisa es “que el presente es la clave del pasado”, por lo que la

investigación se enfoca en especímenes actuales (Espinosa & Arguez, 2009). Este principio plantea que los fenómenos actuantes (biológicos y físicos) han sido semejantes en el pasado y en la actualidad, por lo que sus efectos también son similares. De esta manera se permite generar asociaciones entre organismos y extrapolar resultados de la actualidad a problemas del pasado.

Si bien se ha planteado el estudio de la tafonomía actualista en organismos vertebrados, invertebrados, plantas y estudios arqueológicos, los antecedentes de su aplicación no son muy numerosos. Uno de los grupos de invertebrados más utilizados han sido los moluscos debido a su gran abundancia en el registro paleontológico y por presentar diferentes adaptaciones a ambientes marinos y dulceacuícolas, por lo que permiten inferir a los paleoambientes (Parsons et al., 1991; Best & Kidwell, 2000, Martínez et al., 2019).

Sin embargo, los estudios de tafonomía actualista en especies invasoras son inexistentes por lo que este trabajo abre nuevas puertas a estudios tafonómicos. De esta manera, se podrá relacionar la información obtenida en estos organismos actuales con organismos de morfología similar hallados en el registro fósil.

Se plantea como uno de los objetivos aumentar la información existente entre estudios previos e información reciente, ya que la utilidad de las especies invasoras en este tipo de temática, radica en el conocimiento del momento en el cual se introdujeron en un ambiente y por lo tanto, del lapso de actuación de los procesos tafonómicos.

Registro de *Rapana venosa* en Uruguay

Una invasión biológica es la expansión geográfica de una especie en un ambiente en el cual no se encontraba previamente, de forma que se adapta a éste, reproduciéndose y completando su ciclo de vida de manera exitosa (Penchaszadeh, 2003). Los organismos exóticos que arriban a un nuevo ecosistema seguirán alguna de las siguientes vías: extinguirse, o acondicionarse en una zona sin alterar el ecosistema, o bien convertirse definitivamente en una especie invasora (Crooks & Soule, 1996). Un organismo invasor se caracteriza por tener rápido crecimiento y madurez sexual, alta fecundidad, amplia variabilidad genética, ser un organismo del tipo *eurí* (ser tolerantes a variables ambientales como euritérmico o eurihalino), asociarse a las actividades humanas, entre otros factores (Penchaszadeh, 2003). Estos organismos ocasionan diversas afecciones al nuevo destino, como competir, desplazar e incluso extinguir organismos nativos, alterando el hábitat, redes tróficas, comunidades y actividades humanas (Sinderman, 1986; Carlton, 1999, Muniz et al., 2019).

El objeto de estudio en el cual se basa este trabajo es el gasterópodo invasor *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), el cual pertenece a la familia Muricidae y a la subfamilia Rapaninae (Gray, 1853). Este organismo es una de las tantas especies invasoras que habitan actualmente en el Río de la Plata así como *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1897); *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923); *Corbicula fluminea* (Müller, 1774); entre otros especímenes.

Rapana venosa es originaria del continente asiático, específicamente del Mar de Japón, el Golfo de Bahai, el Mar de China y el Mar Amarillo (Pastorino et al., 2000; Pastorino, 2005).

Si bien existen diferentes mecanismos de introducción para las especies invasoras, se establece para *R. venosa* como hipótesis más aceptada de dispersión, el agua de lastre de los barcos y buques de carga (Pastorino et al., 2000). El problema del agua de lastre es que trae consigo otros elementos, desde sedimentos hasta organismos en fase larvaria o adultos. Se cree que larvas de *R. venosa* se introdujeron desde su hábitat origen y tras varios ciclos de carga y descarga, lograron arribar a nuestra región adaptándose al nuevo ambiente (Green, 2001; Arias-Lafargue, 2014). Su éxito además, se ve ligado a la disponibilidad de una fuente alimenticia, presencia reducida de depredadores y competidores y una reproducción activa durante primavera y verano (Giberto et al., 2011).

El primer registro de la invasión de este gasterópodo fuera del Océano Pacífico se describe por Drapkin (1963) para el Mar Negro, tomando como vía de entrada el transporte desde el Oriente. Los siguientes registros son descritos por Harding & Mann (1999) como ejemplares de adultos y masas ovígeras en la Bahía de Chesapeake en Estados Unidos, y en ese mismo año se registra la presencia en aguas uruguayas por Scarabino et al., (1999). Posteriormente, se registran especímenes adultos y ovicápsulas en el Río de la Plata (Pastorino, 2005).

En la actualidad sobre la costa uruguaya, *Rapana venosa* colonizó el estuario del Río de la Plata registrándose a lo largo de la costa de Maldonado desde Punta del Este en Uruguay hasta la Bahía de Samborombón en Argentina y extendiéndose en la zona externa del estuario del Río de la Plata hasta 100 km al sur del mismo (Scarabino et al., 1999; Lanfranconi et al., 2009; Carranza et al., 2011). Esta dispersión amenaza a las poblaciones autóctonas de bivalvos como ostras, almejas y mejillones (en especial al mejillón azul *Mytilus edulis platensis* (D'Orbigny, 1846)) y pudo haberse visto favorecida por la numerosa presencia de fuente alimenticia, su gran capacidad adaptativa a variables ambientales así como por los regímenes oceánicos (Guerrero et al., 1997; Harding & Mann, 1999; Giberto et al., 2011; Brugnoli et al., 2013).

Este tipo de ambiente costero y estuarino se caracteriza por presentar fondos fangosos, playas rocosas y zonas arenosas predominantemente en la zona mixohalina y submareal del Río de la Plata en aguas con profundidades que oscilan entre los 0 y 33 m. Las variaciones en cuanto a la temperatura del estuario varían entre 13 y 26°C mientras que los niveles de salinidad oscilan entre 4 y 33 promedialmente (Eu-Yung, 1993; Giberto et al., 2006; Lanfranconi et al., 2009). Estos datos evidencian la amplia tolerancia de *Rapana venosa* a las variaciones en el ambiente.

Características biológicas y descripción morfológica de *Rapana venosa*

Rapana venosa se caracteriza por presentar un rápido crecimiento, elevada fertilidad así como una larva velígera que facilita su dispersión manteniéndose en estado larvario por hasta 80 días. El modo de vida de este organismo varía dependiendo de su etapa y el tipo de sustrato, siendo los juveniles del tipo epifaunal mientras que los adultos mayormente tienen el hábito de enterrarse en el sustrato, es decir son infaunales; aunque se ha registrado hábito epifaunal en adultos en nuestras costas. A su vez, los modos de vida se

verán afectados dependiendo de si el sustrato es del tipo rocoso o arenoso (Mann & Harding, 2000; Pastorino, 2005; Giberto et al., 2006; Carranza et al., 2011). Este gasterópodo es predador de diversos moluscos tales como ostras, mejillones, almejas y ostras (Savini et al., 2002; Savini & Occhipinti-Ambrogi, 2006).

Las conchillas de *Rapana venosa* se caracterizan por presentar un tamaño variado que puede llegar hasta los 160 mm, esta variedad de tamaño responde a diferentes variables como la edad y parámetros ambientales tales como la temperatura y la salinidad (Pastorino, 2005; Hammond, 2014).

Esta conchilla presenta dos grandes regiones: protoconcha y teleoconcha. La protoconcha se encuentra en el ápice del gasterópodo y es lo primero en formarse durante su etapa larvaria, presentando diferencias en cuanto a la textura y a la coloración con respecto a otras regiones de la conchilla. La protoconcha es lisa y generalmente de una coloración blanca y homogénea mientras que la teleoconcha presenta variación en la coloración y estructuras como ornamentación, tubérculos y proyecciones huecas.

El resto de las vueltas de la espira de *R. venosa* conforman la teleoconcha, la cual se caracteriza por ser ancha y presentar forma cuadrangular. La misma se divide en una espira baja y pequeña la cual se conforma por entre 3 a 4 vueltas separadas entre sí por suturas, y la última vuelta en la cual se encuentra la abertura delimitada por el labio interno y el labio externo. Esta abertura representa más de las tres cuartas partes del total de la conchilla y presenta un canal sifonal corto y ancho así como una fasciola sifonal adyacente a este canal y al callo columelar (Kool, 1993).

El labio interno de la abertura presenta costillas internas las cuales disminuyen y desaparecen hacia el interior, mientras que sobre el labio externo se pueden observar estructuras similares a dientes pequeños y alargados denominadas dentículos o crenulaciones (Mann et al., 2004). Las mismas actúan como estructuras de defensa pasiva frente a ataques a la conchilla, siendo un engrosamiento del labio exterior de manera que la conchilla se hace más resistente (Vermeij, 1976; Vermeij, 1977b). A su vez por el interior de la conchilla, como un eje central y por donde se unen las vueltas internamente, se encuentra una columela curva y un callo columelar muy marcado (Valenciennes, 1846) (Fig. 1). También se destaca la presencia

Se destacan la presencia de líneas de crecimiento en el mismo sentido que la ornamentación axial. Estas líneas de crecimiento dependen del crecimiento del caracol por lo que presentan un patrón irregular con diferencias en cuanto a las distancias entre sí y se visualizan a lo largo de toda la conchilla mientras que la ornamentación axial presenta un patrón constante y se presentan sólo sobre la última vuelta externa (Mann et al., 2004).

La ornamentación en las conchillas de *Rapana venosa* se observan de dos maneras, estrías como ornamentación espiral (paralela a las suturas) de coloración amarronada a grisácea en la zona de la espira y en los hombros de la última vuelta externa y cordones a nivel axial (paralelos al eje de enrollamiento) en la mayoría de las conchillas de color blanco a tonos salmón. Esta ornamentación axial no es tan notoria como la ornamentación espiral.

La coloración en vida de *Rapana venosa* varía entre tonos anaranjados a salmón con escasas o nula presencia de bandeamiento en la parte interna y entre tonos beige a amarronados con patrones de bandeo mayormente marcados en la parte externa.

A su vez, presenta una capa externa denominada periostraco, la cual le proporciona protección a la conchilla frente a agentes físicos y químicos (Damiani & Rodríguez, 2005; Camacho, 2007; Iyengar et al., 2008; Zubimendi, 2012; Hammond & Zubimendi, 2013; Hammond, 2014).

Unos de los rasgos que se observan y destacan en el hombro de la última vuelta, y únicamente en la parte externa, es la presencia de grandes tubérculos y proyecciones huecas (Vermeij, 1977a).

La parte interna de las conchillas de *Rapana venosa* se caracteriza por ser lisa.

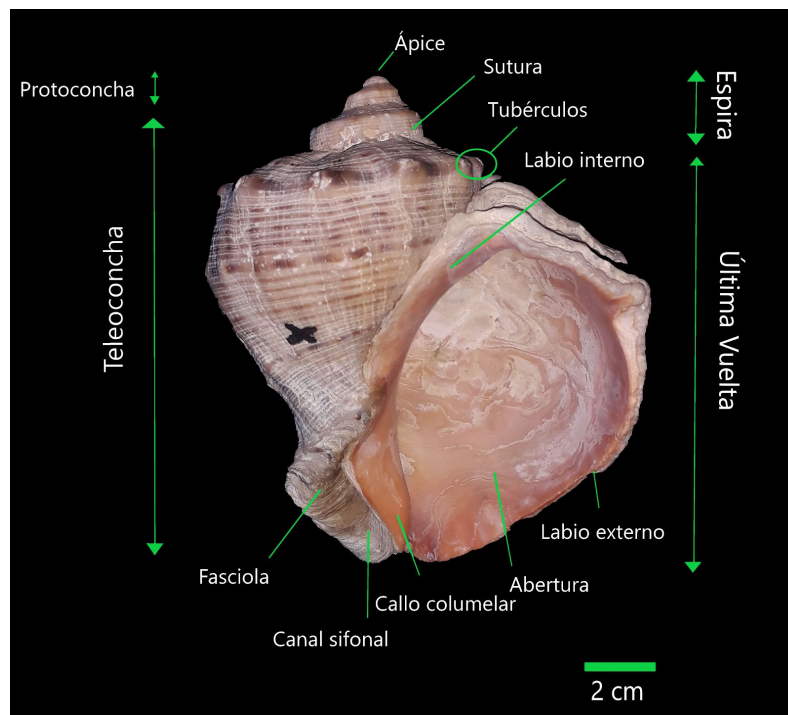


Figura 1: Accidentes morfológicos de *Rapana venosa*.

Fundamento del objeto de estudio

La finalidad de utilizar al gasterópodo *Rapana venosa* como modelo en un estudio tafonómico actualista se debe a que al catalogarse como una especie invasora se encuentra documentado el momento de introducción, establecimiento y colonización en las costas del estuario del Río de la Plata, por lo tanto cualquier hallazgo actual no podría ser previo a dicha fecha (Pastorino et al., 2000). Esto nos permite acotar su rango temporal aproximadamente a 20 años y eliminar o reducir considerablemente el “time averaging”.

Cualidades como esta y el lapso de actuación de los rasgos tafonómicos que se van a analizar (fragmentación, coloración, bioerosión, bioincrustación y corrosión) serán también de gran importancia (Fürsich & Flessa, 1987; Meldahl & Flessa, 1990; Best & Kidwell, 2000; Kidwell et al., 2005; Powell et al., 2011).

Este trabajo de grado es pionero en la disciplina, al utilizar una especie invasora como el gasterópodo *Rapana venosa* como modelo para un estudio de tafonomía actualista.

Caracterización de los rasgos tafonómicos

Los rasgos tafonómicos analizados en las conchillas de *Rapana venosa* son: fragmentación, coloración externa e interna, bioerosión, bioincrustación y corrosión.

a) Fragmentación

Es la rotura de las conchillas por diversos factores ambientales, ejemplo: biológicos, físicos y químicos, como el oleaje o la colisión contra el sustrato (Hammond, 2014).

b) Coloración

El término coloración refiere a las variantes y gradaciones de color existentes tanto en la parte externa como en la parte interna del gasterópodo.

b. 1) Coloración externa

Es la coloración observada en la parte externa de la conchilla, la cual se corresponde con la capa de periostraco que la recubre.

b. 2) Coloración interna

Es la coloración observada en la parte interna de la conchilla, la cual carece de periostraco.

c) Bioerosión

La bioerosión es la destrucción de las partes mineralizadas (esqueletos, conchillas) o de sustratos duros (rocas) por acción de organismos perforadores y/o raspadores. La misma puede ocurrir mientras el organismo se encuentre en vida así como post-mortem durante la fase previa al enterramiento (Fernández-López, 1999; Lorenzo & Verde, 2004).

Se observaron estructuras de bioerosión en todas las regiones de la conchilla y presentando variaciones en cuanto a su tamaño y distribución.

d) Bioincrustación

La bioincrustación es un proceso no destructivo en donde se visualiza la presencia de organismos incrustantes como briozoos, balanos, entre otros; sobre un sustrato duro; en este caso la conchilla del caracol, tanto en la parte externa como dentro del mismo y las cuales pueden generarse post mortem como en vida. La presencia de organismos incrustantes y/o evidencia de sus rastros en la conchilla nos brinda información acerca del tiempo transcurrido post mortem y en vida de exposición del gasterópodo al ambiente y a estos organismos así como características del ambiente de acumulación (salinidad, temperatura, profundidad, energía) (Wahl, 1989).

e) Corrosión

La corrosión es la combinación de dos procesos, un proceso físico, la abrasión y un proceso químico, la disolución o corrosión (Ritter et al., 2013).

Por un lado, la abrasión es el desgaste mecánico de los elementos al colisionar o generar rozamiento con el sustrato u otros restos debido a ser transportados por algún agente de transporte como el agua, el viento o el hielo. Estas colisiones generan rotura de las

estructuras, tubérculos y proyecciones en *Rapana venosa*, modificando la superficie y generando porosidad.

La disolución es un mecanismo de alteración química en el cual se generan modificaciones tanto a nivel composicional como estructural, en donde componentes mineralógicos se disuelven por las condiciones químicas del ambiente (Fernández-López, 1999; Hammond 2014).

Por lo tanto, definimos a la corrosión como el desgaste de estructuras presentes en la conchilla, como líneas de crecimiento, ornamentación, tubérculos, proyecciones o crenulaciones ya sea por abrasión o disolución.

Objetivos

Objetivo general

Identificar y cuantificar los atributos tafonómicos de las conchillas del gasterópodo invasor *Rapana venosa*.

Objetivos específicos

- Analizar si existen variaciones de frecuencia entre los diferentes estados (0, 1, 2) de cada carácter tafonómico (fragmentación, coloración, bioerosión, bioincrustación y corrosión) y en las diferentes zonas de la conchilla (a nivel general, última vuelta externa, última vuelta interna y espira).
- Analizar la correspondencia entre los atributos de las conchilla de *Rapana venosa* con las condiciones ambientales (temperatura, energía del medio, salinidad) y a partir de las frecuencias observadas para los rasgos tafonómicos.
- Inferir posibles productores biológicos y agentes físicos y/o químicos de las alteraciones de dichos rasgos tafonómicos en las conchillas de *Rapana venosa*.
- Elaborar un catálogo de fotos en el cual se visualizarán imágenes de los especímenes analizados y asociadas a una breve descripción del estado al cual se ubicaron (material complementario y anexado en PDF)

Materiales y métodos

Colecta de campo

La zona de estudio, de la cual se analizaron un total de 100 especímenes del gasterópodo *Rapana venosa*, es la Isla Gorriti en la Bahía de Maldonado (Fig. 2) y las cuales se colectaron en invierno de 2016. De esta manera, se buscó reducir todo efecto antrópico posible debido a que dicha área es una zona de intensa actividad turística durante los meses de verano.



Figura 2: Sitio de donde se recolectaron las conchillas de *Rapana venosa*. A: Isla Gorriti (Maldonado). B: Área de muestreo (playa submareal) en la Isla Gorriti (Tomado y modificado de Martínez et al., 2019.)

El muestreo fue sistemático y no selectivo, colectándose todos los especímenes en un área de 15x30 metros desde la línea de marea baja en el foreshore y backshore en la playa sureste de la Isla Gorriti, sin evaluación *a priori* del estado de preservación de los mismos.

Análisis de laboratorio

En el laboratorio se etiquetaron todos los especímenes del 1 al 100 para ordenar la información y facilitar tareas posteriores. A su vez, el material se observó directamente para cada rasgo tafonómico y se clasificaron en tres categorías, según el grado de preservación (0, 1 y 2). El estado 0 correspondió al menor grado de alteración (nulo o casi nulo), 1 un grado intermedio y 2 la mayor alteración presentada (Tabla 1).

Tabla 1: Rasgos tafonómicos y clasificación en sus estados correspondientes.

RASGO TAFONÓMICO	DEFINICIÓN	CUANTIFICACIÓN
Fragmentación	Rotura del esqueleto de las conchillas	0: >80% de la conchilla presente 1: 30-80% de la conchilla presente 2: <30% de la conchilla presente
Coloración externa	Variación de color en la parte externa	0: Tonos beige a marronados con patrones de bandeamiento 1: Tonos marronados a rosáceos con patrones de bandeamiento 2: Tonos blancos a grises sin bandeamiento
Coloración interna	Variación de color en la parte interna	0: Tonos anaranjado a salmón 1: Tonos rosáceos pálidos 2: Tonos blancos a grises
Bioerosión	Destrucción de partes duras por acción de los organismos	0: <30% de la conchilla bioerosionada 1: 30-80% de la conchilla bioerosionada 2: >80% de la conchilla bioerosionada
Bioincrustación	Presencia de rastros y/o organismos incrustantes sobre la conchilla o dentro de la misma	0: Ausencia de rastros y/o presencia de organismos incrustantes 1: Un rastro único de organismo incrustante 2: Más de un rastro de organismo incrustante
Corrosión	Desgaste de las estructuras (ornamentación, tubérculos, proyecciones, líneas de crecimiento, crenulaciones) por factores químicos y/o mecánicos	0: Estructuras intactas 1: Presenta estructuras con un nivel de desgaste poco marcado 2: Estructuras muy desgastadas

Los materiales se analizaron en dos oportunidades, promediando las frecuencias observadas de cada rasgo tafonómico en cada caso y así reducir los errores en el muestreo.

Para todas las observaciones se utilizó un espécimen control como referencia; el mismo se encuentra sin ningún tipo de alteración: conchilla entera que preserve los colores originales (beige marronado en el exterior y salmón en el interior), sin presencia de estructuras de

bioerosión y bioincrustación y con la ornamentación intacta. Este espécimen control fue el estado 0 para todos los rasgos tafonómicos (Fig. 3).

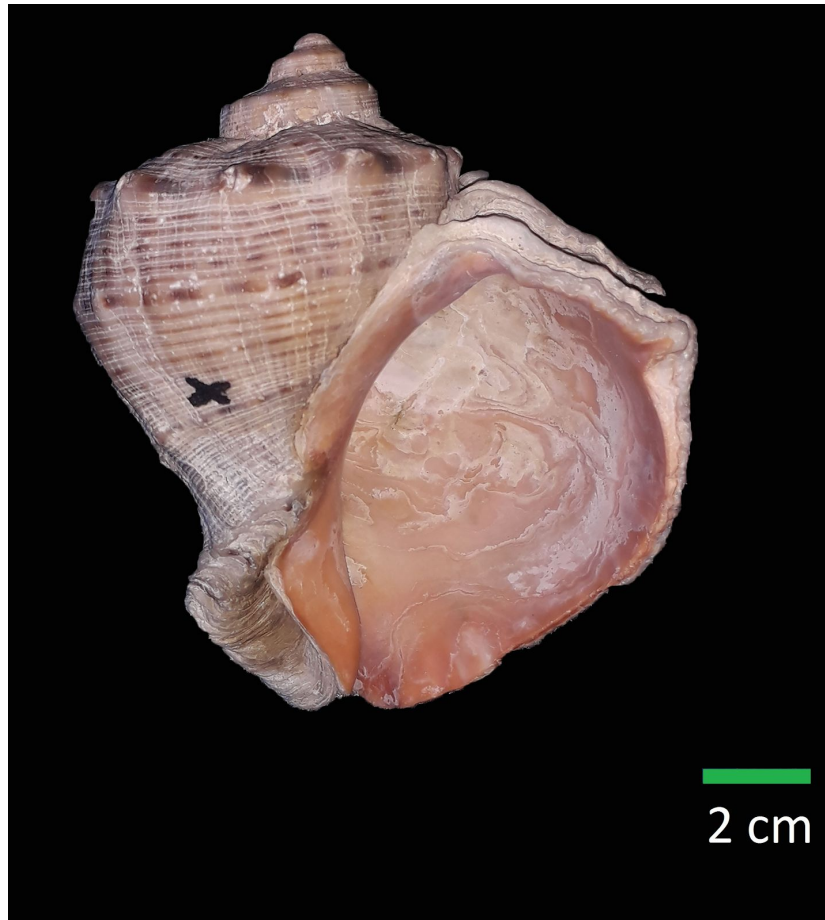


Figura 3: Gasterópodo *Rapana venosa* utilizado como espécimen control (corresponde al estado 0 de fragmentación, coloración, bioerosión, bioincrustación y corrosión).

Se tomaron fotografías de todos los especímenes de manera individual así como otras comparando un estado con otro para apreciar las diferencias entre los mismos y otras abarcando toda la muestra para visualizar diferencias de abundancias.

A partir de las 100 fotos individuales tomadas y correspondientes a los 100 especímenes se realizó un catálogo para así sintetizar y organizar la información de cada uno de ellos. En el mismo se observan las 100 fotografías impresas junto con una breve descripción detallando los estados para cada rasgo tafonómico.

Se evaluaron los siguientes rasgos tafonómicos: fragmentación (Fig. 4A), coloración externa (Fig. 4B) e interna (Fig. 4C), bioerosión (Fig. 4D), corrosión (Fig. 4E y 4F) y bioincrustación (Fig. 5A, 5B y 5C). Exceptuando el rasgo fragmentación, todos los restantes se estudiaron en diferentes puntos de la superficie de la conchilla: última vuelta exterior (UVE), última vuelta interior (UVI) y espira (Martínez et al., 2019).

Dependiendo del rasgo a estudiar y del tamaño de los mismos, los especímenes se observaron a ojo desnudo o mediante el uso de una lupa.

Cabe mencionar que solo se estudiaron aquellos ejemplares mayores a 20 mm.

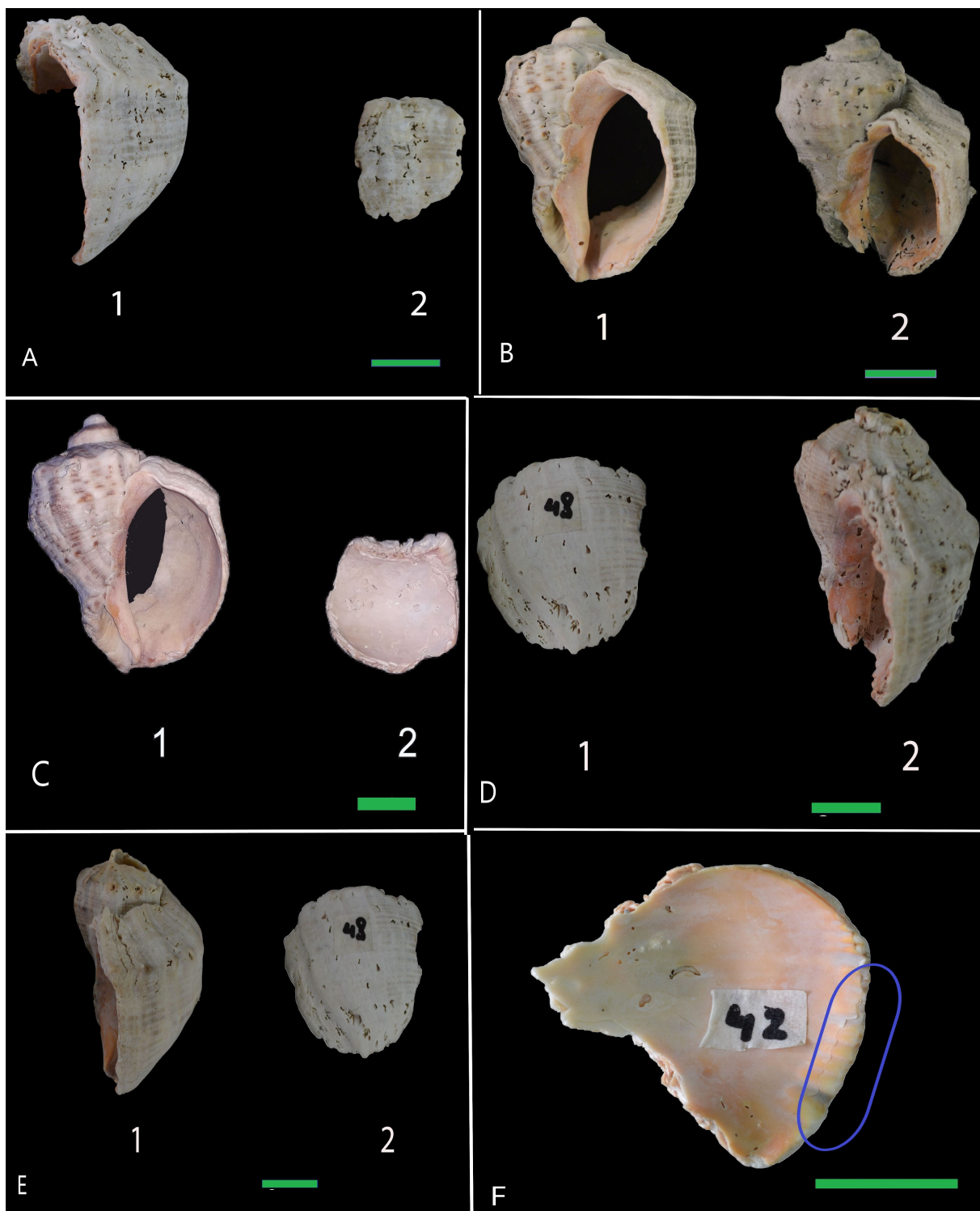


Figura 4. A: Estados 1 y 2 de fragmentación. B: Estados 1 y 2 de coloración externa. C: Estados 1 y 2 de coloración interna. D: Estados 1 y 2 de bioerosión. E: Estados 1 y 2 de corrosión. F: Crenulaciones (señalado en azul) sobre la última vuelta interna (Escala: 2 cm).

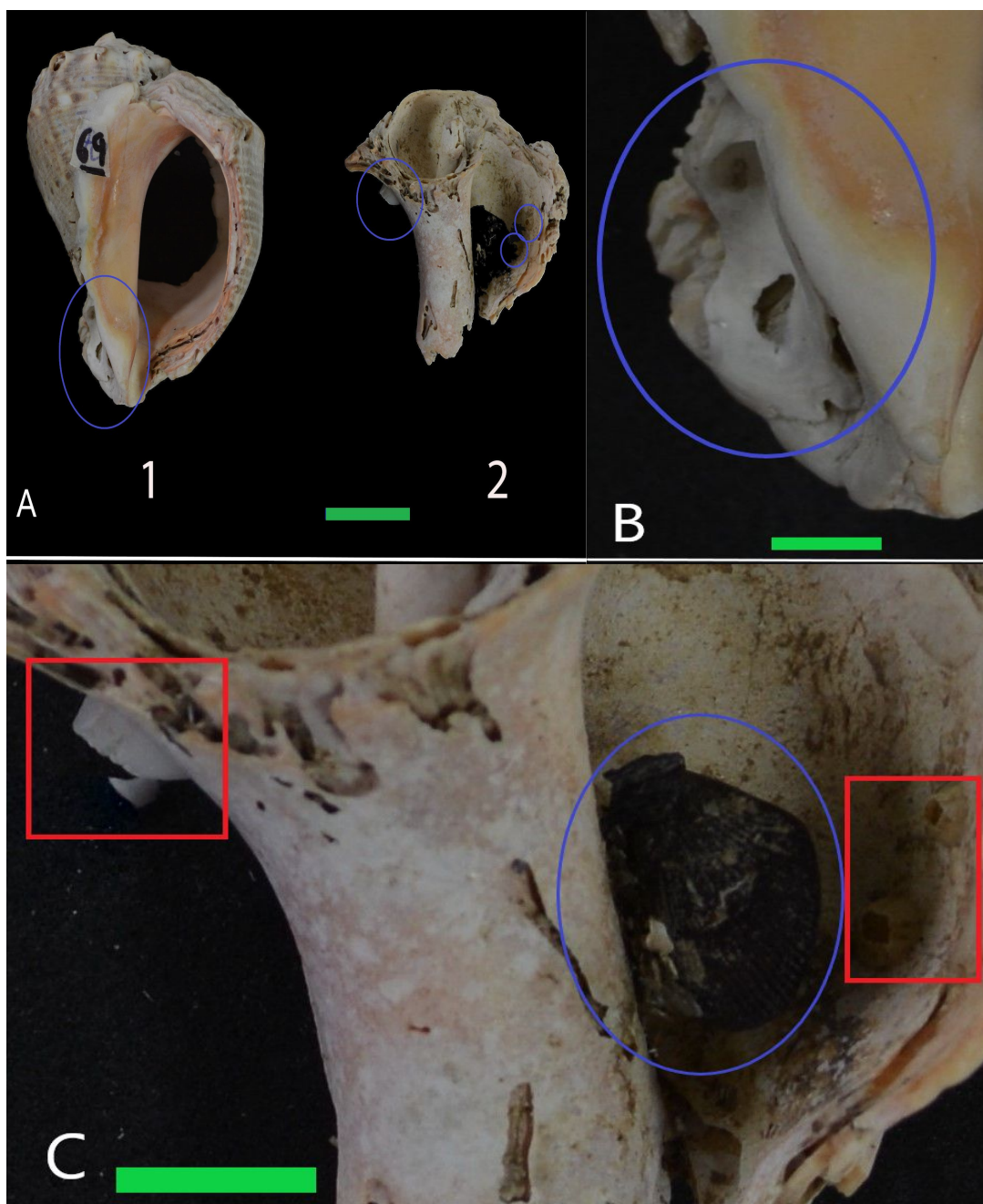


Figura 5: A: Estados 1 y 2 de bioincrustación. B: Organismo incrustante señalado en el estado 1 de la bioincrustación. C: Mejillón y balanos (señalados en azul y rojo respectivamente) en el estado 2 de la bioincrustación (Escala: 2 cm).

Análisis de datos

Posterior a las observaciones en el laboratorio se analizaron las mismas teniendo en cuenta el número total de especímenes y de los diferentes rasgos tafonómicos así como en porcentajes, utilizando como base los trabajos de Cladera et al. (2004) y Corona et al. (2012). Los mismos presentan diferencias en cuanto al objeto de estudio pero similitudes en cuanto a los procedimientos y análisis de datos realizados.

Resultados

Tras las observaciones en el laboratorio se anotaron los datos en una tabla donde se describe el carácter tafonómico, el número de especímenes para ese carácter en cada rasgo y el total de especímenes (Tabla 2).

Los totales de cada rasgo tafonómico presentan diferencias debido a que no todo rasgo fue apreciado en todas las regiones de la conchilla. Únicamente 10 de los especímenes presentaron la espira; en 92 de los especímenes se encontraba presente la última vuelta externa y la última vuelta interna pero sólo en 57 de estos 92 se evidenciaron la presencia de crenulaciones, por lo que el total para última vuelta interna corrosión es de 57 ya que es el único criterio a evaluar en dicha región.

Tabla 2: Número de especímenes de cada carácter sobre el total en cada caso en el lado izquierdo y porcentaje de especímenes para cada carácter en el lado derecho. Se señala en negrita la mayor abundancia de especímenes para cada estado.

Carácter Tafonómico	0	1	2	N	0 (%)	1 (%)	2 (%)
Fragmentación	30	23	47	/100	30	23	47
Coloración	22	39	39	/100	22	39	39
Bioerosión	22	49	29	/100	22	49	29
Bioincrustación	78	16	6	/100	78	16	6
Corrosión	25	36	39	/100	25	36	39
Espira - Coloración	4	2	4	/10	40	20	40
Espira - Bioerosión	2	4	4	/10	20	40	40
Espira - Bioincrustación	9	1	0	/10	90	10	0
Espira - Corrosión	2	6	2	/10	20	60	20
Última Vuelta Exterior - Coloración	24	36	32	/92	26,08	39,13	34,78
Última Vuelta Exterior - Bioerosión	20	43	29	/92	21,73	46,74	31,52
Última Vuelta Exterior - Bioincrustación	79	10	3	/92	85,86	10,86	3,26
Última Vuelta Exterior - Corrosión	18	43	31	/92	19,56	46,74	33,69
Última Vuelta Interior - Coloración	31	27	34	/92	33,69	29,34	36,95

Última Vuelta Interior - Bioerosión	34	24	34	/92	36,96	26,09	36,96
Última Vuelta Interior - Bioincrustación	90	1	1	/92	97,82	1,09	1,09
Última Vuelta Interior - Corrosión	19	19	19	/57	33,33	33,33	33,33

Se generó un catálogo con las 100 conchillas junto con una breve descripción de los estados en cada rasgo tafonómico (material anexo en PDF).

General

A) Fragmentación (Fig. 6)

La fragmentación se analizó a nivel general de la conchilla, y se observó que la mayor abundancia de especímenes se ubicaron en el estado 2 con un 47% que se corresponde con el estado de mayor fragmentación; luego le siguió el estado 0 con un 30% y finalmente un 23% para el estado 1. Es decir que únicamente el 30% de las conchillas totales se encuentran en buen estado mientras que el restante 70% presenta desde conchillas algo fragmentadas (estado 1) a pequeños fragmentos que representan una ínfima porción de la conchilla total (estado 2).

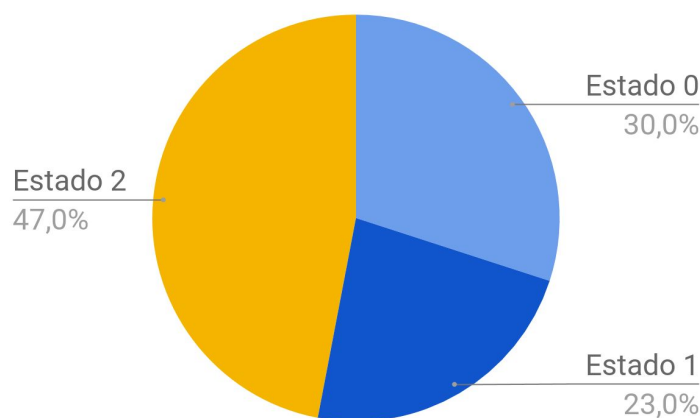


Figura 6: Gráfico de porcentaje de fragmentación para toda la muestra.

Por zonas de la conchilla

B) Coloración (Fig. 7)

General: los estados más abundantes fueron el 1 y el 2, ambos con 39% que se corresponden a un color grisáceo y blanco respectivamente y en menor abundancia se dió el estado 0 con un 22%.

Espira: los datos de coloración fueron iguales para los estados extremos, 0 y 2 con un 40% seguidos del estado intermedio (1) con un 20% del total.

Última Vuelta Exterior (UVE): el estado intermedio (1) es el más abundante con un 39,13%, seguido del estado 2 con 34,78% y el 0 con 26,08%;

Última Vuelta Interior (UVI): la mayor abundancia se refleja en el estado 2 con un 36,95% seguido del estado 0 con 33,69% y el estado 1 con 29,34%.

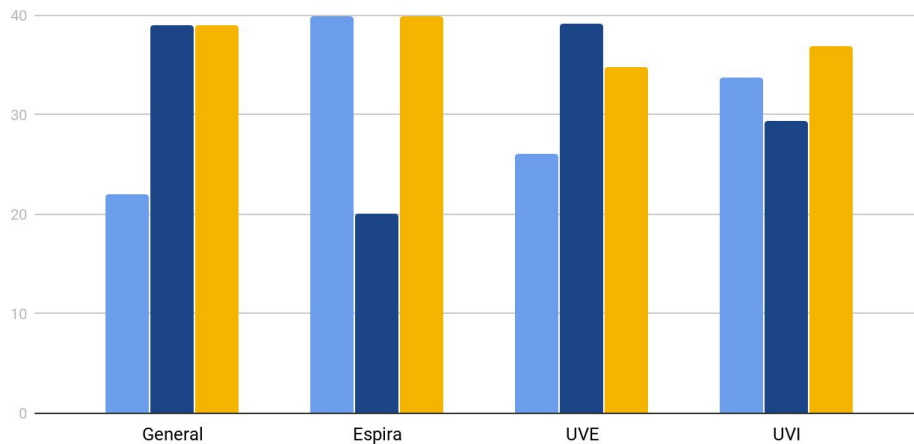


Figura 7: Coloración para toda la conchilla (general), en la espira, la última vuelta exterior (UVE) y la última vuelta interior (UVI), con los estados 0 (celeste), 1 (azul) y 2 (amarillo).

C) Bioerosión (Fig. 8)

General: la bioerosión para toda la conchilla presentó dominancia del estado intermedio con casi el 50% de la muestra seguido del estado 2 (29%) y el estado 0 (22%).

Espira: se observó que la predominancia de bioerosión se registra en los estados 1 y 2, en donde ambos representan un 40% de la muestra y mientras que la ausencia de la misma (estado 0) representó únicamente un 20%.

Última Vuelta Exterior (UVE): el estado con mayor proporción fue el intermedio (1) con un 46,74% seguido de los estados 2 y 0 con 31,52% y 21,731% respectivamente.

Última Vuelta Interior (UVI): los estados extremos (0 y 2) fueron los que predominaron con 36,96% y el de menor proporción fue el estado intermedio (1) con 26,09%.

Se identificaron como productores biológicos de bioerosión en las conchillas observadas a poliquetos (gusanos perforadores) pertenecientes al icnogénero *Caulostrepsis* (Clarks, 1908) predominantemente y se corresponden con estructuras de domichnia (Lorenzo & Verde, 2004; Charó et al. 2017).

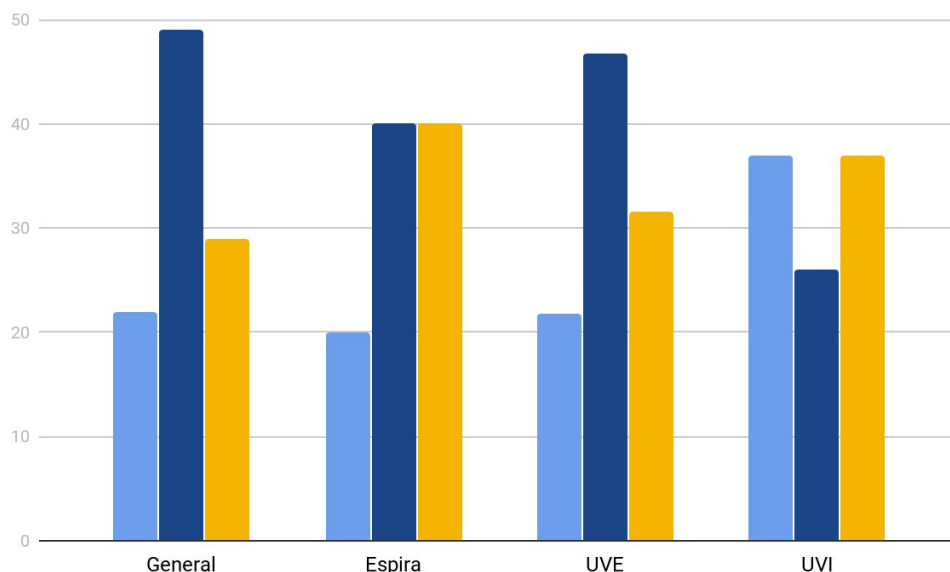


Figura 8: Bioerosión para toda la conchilla (general), en la espira, la última vuelta exterior (UVE) y la última vuelta interior (UVI), con los estados 0 (celeste), 1 (azul) y 2 (amarillo).

D) Bioincrustación (Fig. 9)

General: el estado 0 fue el más representado en todos los casos. A nivel general el estado 0 presentó un 78%, seguidos del estado 1 con 16% y 6% para el estado 2.

Espira: el estado 0 asciende hasta un 90% y con una única conchilla con un organismo incrustante en la espira lo que se traduce en un 10% para el estado 1 y un 0% para el estado 2.

Última Vuelta Exterior (UVE): el estado 0 presenta un 85,86% mientras que los estados 1 y 2 se corresponden con un 10,86% y un 3,26% respectivamente.

Última Vuelta Interior (UVI): debido a que únicamente dos conchillas presentaron rastros y/o presencia de organismos incrustantes a la altura de la última vuelta interior, las proporciones entre estados son aún más distantes; ya que más del 97% se englobó en el estado 0 y los estados 1 y 2 presentaron un 1,09% cada uno y con un espécimen en cada caso.

Se hallaron como organismos incrustantes especialmente balanos (como el cirripedio *Balanus vetustus* (Darwin, 1854)) así como mejillones y briozoarios sobre la conchilla de *Rapana venosa*.

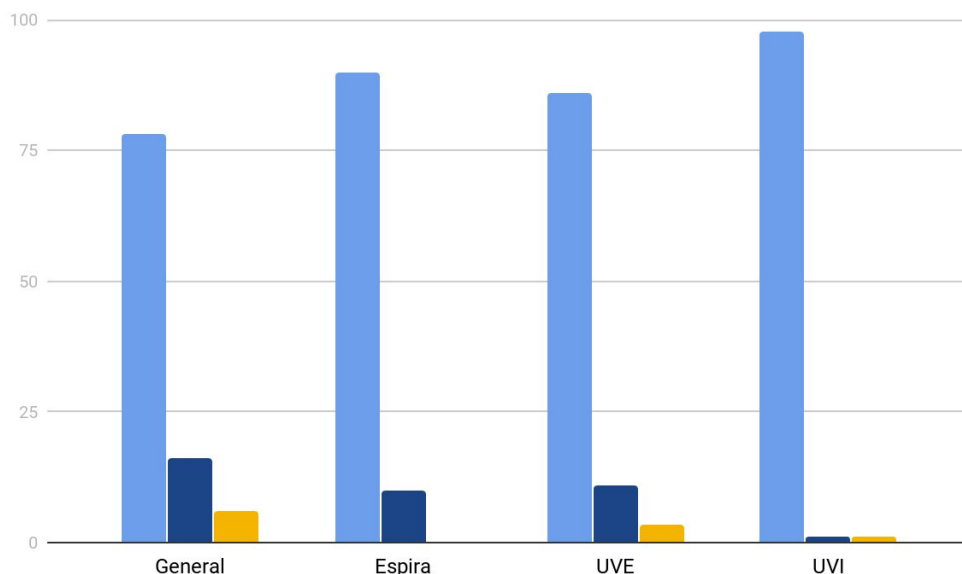


Figura 9: Bioincrustación para toda la conchilla (General), en la espira, la última vuelta exterior (UVE) y la última vuelta interior (UVI), con los estados 0 (celeste), 1 (azul) y 2 (amarillo).

E) Corrosión (Fig. 10)

General: los estados más representativos de la muestra fueron el estado 2 con 39% y el estado 1 con 36% seguido del estado 0 con 25%.

Espira: la corrosión en la espira se reflejó en un predominio para el estado intermedio con el 60% de la muestra, seguidos del estado 2 y 0 con el 20% cada uno de ellos.

Última Vuelta Exterior (UVE): el estado intermedio fue el más predominante con un 46,74%, luego el estado 2 con 33,69% y el estado 0 un 19,56%.

Última Vuelta Interior (UVI): en este caso, los porcentajes fueron exactamente los mismos para los 3 estados, es decir con una proporción del 33,33%.

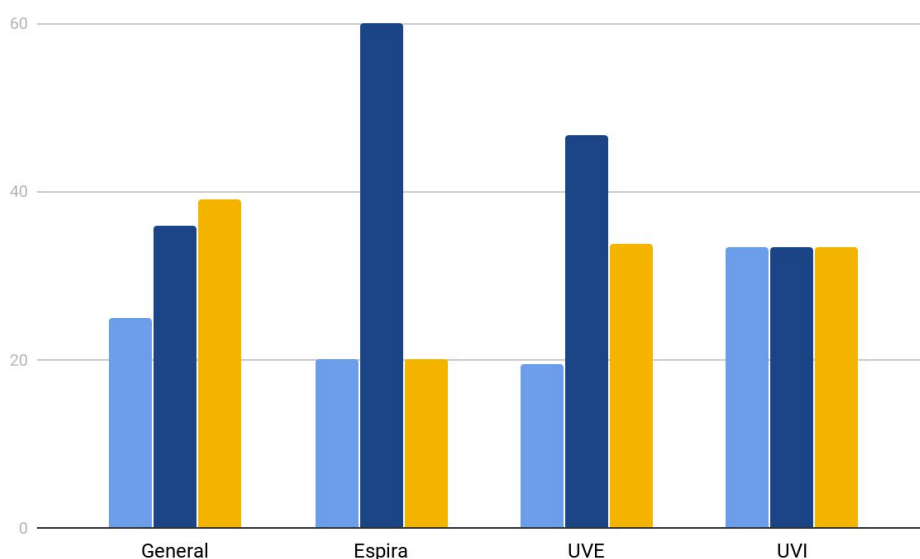


Figura 10: Corrosión para toda la conchilla (general), en la espira, la última vuelta exterior (UVE) y la última vuelta interior (UVI), con los estados 0 (celeste), 1 (azul) y 2 (amarilla).

Discusión

Fragmentación

La conchilla de este gasterópodo se caracteriza por un importante grosor, lo cual y en conjunto con los datos observados, implican que se requiere de un ambiente con mucha energía para poder romperlas, esta fragmentación pudo haberse generado por colisiones con las rocas del ambiente y con el sustrato, desplazamientos por el agua, oleaje, organismos bioturbadores, entre otros (Fernández-López, 1999; Zuschin et al., 2003).

Debemos recordar que los muestreos fueron realizados en invierno y en un sector no concurrido, por lo que si bien es imposible anular el factor antrópico, sí se lo ha podido reducir considerablemente permitiendo que las causas de la fragmentación en las conchillas sean exclusivamente ambientales.

Coloración

Coloración Externa

Si bien existen leves diferencias entre qué estado predomina según la región del gasterópodo, podemos visualizar que en general el estado 2 fue el estado más representativo. Se registra una tendencia a la pérdida del color hasta el punto de presentarse en tonos blancuzcos a grises.

Este predominio del estado 2 se debe a diversos factores como los componentes físicos y químicos del ambiente los cuales desgastan a la capa del periostraco y por ende a la coloración de la conchilla de la parte externa de *Rapana venosa*. Estas variables ambientales generan desecamiento y fractura del periostraco (Fernández-López, 1999; Hammond, 2014).

Coloración Interna

La ausencia del periostraco en el lado interno de la conchilla presenta una relación con la preservación del color; al no encontrarse, la coloración de la parte interna es más propensa a factores ambientales tanto físicos como químicos con respecto a la parte externa. Esto se manifiesta en un predominio del estado 2 frente a los estados restantes.

La abundancia de especímenes en el estado 2 de la fragmentación se puede vincular con la abundancia en el estado 2 de la coloración. Esto se debe a que los fragmentos se encuentran más expuestos a los factores físicos y químicos del ambiente que afectan a ambos rasgos, así como la parte interna que se encuentra más expuesta al ambiente y la cual a su vez no presenta el periostraco.

Bioerosión

En el caso de la bioerosión la diferencia entre las regiones de la conchilla es más notoria. Podemos observar que a nivel general, en la región de la espira y la última vuelta externa, la mayor frecuencia se encuentra en el estado intermedio, luego el estado 2 y muy por debajo el estado 0; inclusive si consideramos el criterio presencia/ausencia, la presencia de marcas en la conchilla supera el 75% del total.

Un sustrato de tipo rocoso podría asociarse a un aumento de las estructuras de bioerosión. La superficie de las conchillas de *Rapana venosa* no se encuentra tan consolidada como el tipo de roca en el ambiente de acumulación, por lo que las conchillas serían más susceptibles a ser bioerosionadas por un cierto grupo de organismos que no se restringen a un único tipo de sustrato.

Sin embargo, podemos distinguir una diferencia en el caso de la última vuelta interna ya que si bien la presencia de bioerosión (la sumatoria de los estados 1 y 2) no supera a la ausencia de la misma (estado 0), las abundancias de los estados extremos es la misma, de casi un 40% de la muestra.

Esta diferencia de un bajo predominio de fragmentos bioerosionados en la última vuelta interna frente a una mayor abundancia de bioerosión en los niveles restantes podría explicarse de diferentes maneras:

1. Los procesos de bioerosión podrían comenzar mientras éste aún se encuentre en vida extendiéndose más allá de la muerte. De esta manera, los organismos bioerosionadores como poliquetos perforadores no tendrían acceso al interior de la conchilla.
2. Una vez el gasterópodo perece, las conchillas se rellenan por sedimento, por lo que también se encontraría bloqueado el acceso postmortem de los organismos y aumentando la probabilidad de bioerosionar la parte externa.
3. La superficie disponible en la parte externa es superior con respecto a la superficie disponible en la parte interna, por lo que es más probable bioerosionar el área externa. Inclusive si la conchilla se encuentre rodando constantemente por las corrientes, es la parte externa la que está más en contacto directo con el ambiente. Esta explicación se aplicaría únicamente para especímenes enteros o levemente fragmentados.

Podemos observar que existe una estrecha relación entre la fragmentación y la bioerosión. Un aumento de especímenes muy bioerosionados condiciona a que los mismos se encuentren más susceptibles a roturas frente a todo tipo de colisiones, aumentando la frecuencia del estado 2 de la fragmentación (Hutchings, 2010).

La traza observada del poliqueto perforador *Caulostrepsis* en las conchillas de *Rapana venosa* no determinaría características acerca de un ambiente particular (Lorenzo & Verde, 2004).

Bioincrustación

Se observó que el estado 0 fue el predominante tanto para toda la conchilla (general) como en las diferentes regiones, espira, última vuelta exterior (UVE) y última vuelta interior (UVI). Se encontraron pocas conchillas con presencia y/o evidencia de organismos incrustantes, lo cual se puede reflejar en diferentes situaciones hipotéticas en cuanto al ambiente:

- A. Se establece un ambiente del tipo playa reflectiva: con mucha energía y gran participación del oleaje en la costa, de manera que no permitiría que un gran número de organismos incrustantes (balanos, briozoos, entre otros) puedan adherirse y mantenerse fijos a la conchilla.
- B. La existencia de fluctuaciones en los niveles de energía en donde la conchilla es sepultada y liberada del sustrato arenoso según estas variaciones. Estas alteraciones no sólo afectan la morfología de la conchilla, sino también no permitirían la adhesión de un número importante de organismos (Martínez et al., 2019)
- C. Otra explicación podría deberse a que el organismo presenta un modo de vida infaunal en sustratos arenosos (Pastorino, 2005), lo cual eventualmente sería un impedimento para el acceso de organismos incrustantes.
- D. Se podrían generarse las situaciones anteriores en el mismo ambiente, un organismo en vida como infaunal y un ambiente de tipo playa reflectiva con oscilaciones en los niveles de energía.

Otra observación a partir de los datos, es una leve pero marcada preferencia de los organismos incrustantes a adherirse a regiones externas frente a la parte interna.

Esto podría vincularse a que el acceso a la parte interna se encuentre limitado por el propio organismo mientras esté en vida y por sedimento relleno la conchilla post-mortem.

La abundancia de conchillas fragmentadas y bioerosionadas se refleja en los bajos niveles de bioincrustación. Los organismos incrustantes no podrán adherirse a éstos especímenes por la falta de superficie disponible o por que la misma se encuentra muy alterada por el ambiente.

Corrosión

A nivel general, de la espira y en la última vuelta exterior existen leves diferencias en cuanto a que estado presenta la mayor abundancia de fragmentos pero aun así se observa un predominio de los estados 1 y 2. Esto refleja una muy pobre preservación de las estructuras como líneas de crecimiento, ornamentación y tubérculos. Estos resultados se corresponden con un ambiente de mucha energía en el cual el oleaje generaría que las conchillas colisionen entre sí o con el sustrato rocoso reflejándose en la destrucción de estructuras de relieves como los tubérculos. A su vez, factores ambientales físicos y químicos como la temperatura o la salinidad podrían alterar estructuras como las líneas de crecimiento (Fernández-López, 1999). Estas modificaciones generadas por el ambiente podrían afectar al organismo en vida como a la conchilla postmortem.

Un caso excepcional podría verse en la última vuelta interior, ya que las proporciones en cada estado son las mismas, de un 33,33%. En principio, debemos recordar que el único criterio para evaluar la corrosión en esta región es la presencia y preservación de las crenulaciones, las cuales no se encontraron en todos los fragmentos. Esta homogeneidad en los estados podría asociarse a que estamos hablando de la parte interna, por lo que la

accesibilidad de agentes externos se encuentra siempre más limitada, con respecto a la parte externa, ya sea por sedimento rellenado o por el propio organismo en vida.

La abundancia de conchillas fragmentadas y bioerosionadas genera alteración en las estructuras de las misma, como la ornamentación y especialmente en tubérculos y proyecciones, por lo que aumentan los estados 1 y 2 de la corrosión. También la alta tasa de fragmentación se asocia con que se haya encontrado un bajo número de conchillas con última vuelta interna y por lo tanto un baja presencia de crenulaciones.

Relación entre los rasgos tafonómicos

Se pudo determinar la relación existente entre los diferentes rasgos tafonómicos y la incidencia de cada uno sobre el otro (Fig. 11).

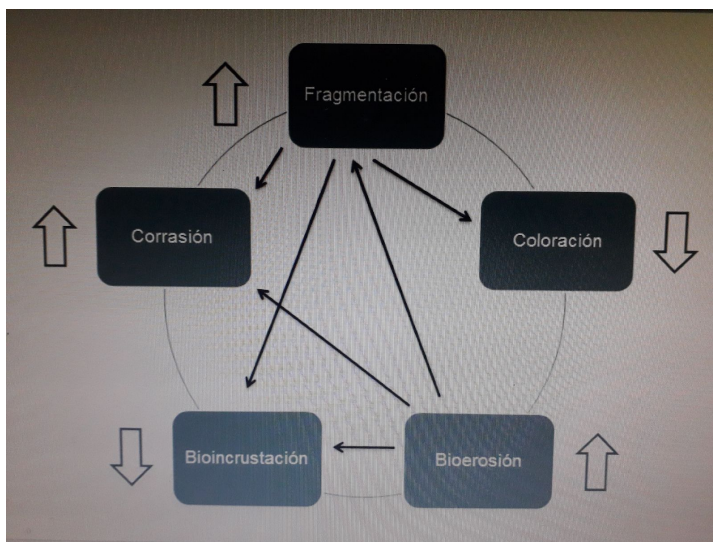


Fig. 11: Relación observada entre los rasgos tafonómicos analizados (fragmentación, coloración, bioerosión, bioincrustación y corrosión). Se representa con flechas hacia arriba si se da un aumento de ese rasgo en el ambiente o con flechas hacia abajo si el rasgo disminuye. A su vez, las flechas representan qué rasgo incide de mayor medida en otro.

Ambiente de acumulación de las conchillas

Rapana venosa se registró entre la línea de costa y la zona submareal sobre la Isla Gorriti, por lo que se encuentra más susceptible al oleaje constante. Estas condiciones son propias de una playa del tipo reflectiva ya que el agua arriba a la costa con mayor fuerza generando la rotura de las conchillas (Short & Wright, 1983; McArdle & McLachlan, 1991).

Se esperaría que las frecuencias de los rasgos tafonómicos observados sobre las conchillas de *Rapana venosa* fueran diferentes si el ambiente cambiara. La fragmentación y la pérdida de color no serían abundantes en playas disipativas, en donde la pendiente es menor y el oleaje no juega un rol significativo. Estos cambios en el tipo de ambiente (nivel de energía, granulometría) se vincularía con la presencia de otro tipo de organismos, por lo que eventualmente podrían generarse variaciones en las abundancias de organismos bioerosionadores y bioincrustadores.

En base a lo observado y analizado, podemos confirmar que el gasterópodo invasor *Rapana venosa* actúa como un buen modelo de tafonomía actualista, no sólo por tener documentado su momento de introducción, reduciendo o eliminando el “time averaging” por completo, sino también por ser propenso y afectado por las condiciones biológicas, físicas y químicas del ambiente en un corto período de tiempo en condiciones postmortem.

Consideraciones finales

- La mayoría de las conchillas se encontraron muy fragmentadas, corrasionadas, con ausencia de coloración en las partes externas e internas, con una considerable presencia de bioerosión y escasos rastros de presencia de organismos incrustantes.
- Existe una relación entre los rasgos tafonómicos observados con el ambiente encontrado en la Isla Gorriti, caracterizado por presentar alta energía debido al oleaje y un sustrato entre fondos arenosos y rocosos.
- Considerado el ambiente asociado y observado a partir de los rasgos tafonómicos obtenidos y el lapso transcurrido desde la acumulación de las conchillas de *Rapana venosa*, podemos constatar que las alteraciones tafonómicas se pueden producir en muy poco tiempo posterior a la muerte del animal, extrapolarlo dichos resultados a estudios tafonómicos sobre yacimientos fósiles. Por lo que, se evidencia la utilidad del gasterópodo invasor *R. venosa* como parte de un modelo tafonómico actualista.

Agradecimientos

Este trabajo final de grado tomó su buen tiempo, por lo que la lista de personas a agradecer se corresponde con el tiempo invertido.

Agradezco en primer lugar a mis padres Walter y Rosario por apoyarme de manera incondicional desde el primer día que comencé esta Licenciatura así como al resto de mi familia (primos, tíos, abuela, etc.) por sus preguntas constantes pero interesadas de cómo era mi rendimiento y en qué situación de la carrera me encontraba.

A los amigos que vinieron de antes y a todos los que conocí en esta larga carrera estudiantil, que sería imposible nombrarlos a todos pero que igual lo quiero hacer, Nati, Sari, Giane, Ernest, Juan, Flo, Sofi N, Sofi S, Sofi A, Lucia An, Lucia Ac, Lucia M, Mauro, Andy, Alexander, Vivi, Belu, Dani, Alfredo, Fio, Ceci, Maru, Juan..y muchos más, que siempre espero haber tenido un tiempo para tomar un mate, reír con ellos, almorzar, estudiar, salir y muchas locuras más.

A mis compañeros de trabajo de este último año, que me acompañaron en un año tan particular con muchísimo trabajo electoral y que aún así insistieron en la fiesta de recibimiento.

A mis profesores tanto del área de Paleontología como Ecología - Oceanografía, con los cuales aprendí, trabajé, tuve clases y pasé grandes momentos desde salidas de campo, cursos y hasta risas en un almuerzo; en especial al Dr. Mariano Verde por sus aportes y tiempo suministrado en cuanto a aspectos de la icnología de la especie.

Y a mis tutores e integrantes del tribunal Msc. Fernanda Cabrera, Dr. Sergio Martínez, Dra. Alejandra Rojas y Dr. Ernesto Brugnoli por sus rápidas pero educativas correcciones y disposición a dudas y consultas que reconozco todo es para mejorar y avanzar en esta carrera.

Gracias a todos.

Bibliografía

Árias-Lafargue, T. (2014). Alternativa de solución a la contaminación marina por agua de lastre. Facultad de Ingeniería Química, Universidad de Oriente, Santiago de Cuba. Vol. 34, no 2.

Behrensmeyer, A. K. & Kidwell, S. M. (1985). Taphonomy's contributions to paleobiology. *In: Paleobiology*, 11(1), pp: 105-119.

Best, M. M. R. & Kidwell, S. M. (2000). Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. I. Environmental variation in shell condition. *In: Paleobiology* 26, pp: 80-102.

Brugnoli, E.; Gilberto, D. A.; Lanfranconi, A.; Schiariti, A.; Aguilera, F.; Bremec, C. S.; Barrero G. & Muniz, P. (2013). El gasterópodo invasor *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) y sus posibles efectos en el ecosistema costero fluvial del Río de la Plata. *En: Problemática de los ambientes costeros*. Editado por: Goso, C. DIRAC - Facultad de Ciencias.

Camacho, H. (2007). Los Invertebrados fósiles. *In: Mollusca*. Editado por: Camacho, H. & Longobucco, M. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, pp: 293-322.

Carlton, J. T. (1999). Molluscan invasions in marine and estuarine communities. *En: Malacología* 41(2), pp: 439-454.

Carranza, A.; Estrades, A.; Scarabino, F. & Segura, A. (2011). Loggerhead turtles *Caretta caretta* (Linnaeus) preying on the invading gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes) in the Río de la Plata Estuary. *In: Marine Ecology* 32, pp: 142-147.

Charó, M. P.; Cavallotto J. L. & Aceñolaza, G. (2017). Macrobioerosion and Microbioerosion in Marine Molluscan Shells from Holocene and Modern Beaches (39°-40° S, South of Buenos Aires Province, Argentina). *En: Acta Geologica SINICA, Vol. 91, núm 4*; pp: 1215-1230.

Cladera, G.; Ruigomez, E.; Ortiz Jaureguizar, E.; Bond, M. & López, G. (2004). Tafonomía de la Gran Hondonada (Formación Sarmiento, edad-mamífero mustersense, Eoceno Medio, Chubut, Argentina). *En: Ameghiniana (Revista Asociación Paleontológica Argentina* 41(3)).

Corona, A.; Perea, D.; Toriño, P. & Goso, C. (2012). Taphonomy, sedimentology and chronology of a fossiliferous outcrop from the continental Pleistocene of Uruguay. *En: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, Vol. 29, núm 2*; pp: 514-525.

Crooks J. A. & Soulé M. E. (1996). Lag times in population explosions of invasive species: causes and implications. *In: Conference on alien species*. Trondheim, Norwegian, Proceedings of the Norway/UN, pp: 39-46.

Damiani, A. C. & Rodríguez, G. A. (2005). Determinación de un patrón de fractura intencional en gasterópodos marinos (Golfo de San Matías, Provincia de Río Negro). *En: Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XXX*. Buenos Aires.

Drapkin, E. (1963). Effect of *Rapana bezoar* Linné (Mollusca, Muricidae) on the Black Sea fauna. *Doklady Akademii Nauk SRR*, 151, pp: 700-703.

Efremov, I. A. (1940). Taphonomy: a new branch of paleontology. *In: Pan American Geologist* 74, pp: 81-93.

Espinosa, C. G. & Argáez, R. G. (2009). La tafonomía, una ciencia nueva que estudia el pasado geológico. *En: Ciencias* 96. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, pp: 16-23.

Eu-Yung, C. (1993). Reproductive ecology of the purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, depositions of egg capsules and hatchings of larvae *In: The Korean Journal of Malacology*, 9(2), pp: 1-15.

Fernández-López, S. (1999). Tafonomía y fosilización. *En: Tratado de Paleontología, tomo I*. Editado por: Meléndez, B. (1998). Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, pp: 51-107, 438-441.

Fursich, F. T. & Aberhan, M. (1990). Significance of time-averaging for paleocommunity analysis. *In: Lethaia, Vol. 23*, pp: 143-152.

Fürsich, F. T. & Flessa, K. W. (1987). Taphonomy of tidal flat molluscs in the Northern Gulf of California: paleoenvironmental analysis despite the perils of preservation. *In: Palaios* 2, pp: 543-559.

Giberto, D. A.; Bremec, C. S.; Schejter, L.; Schiariti, A.; Mianzan, H. & Acha, E. M. (2006). The invasive rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846): Status and potential ecological impacts in the Rio de la Plata Estuary, Argentina-Uruguay. *In: Journal of the Shellfish Research, Vol. 25, No. 3*.

Giberto D. A.; Schiariti A. & Bremec C. S. (2011). Diet and daily consumption rates of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) from the Río de la Plata (Argentina-Uruguay). *In: Journal of Shellfish Research, Vol. 30(2)*, pp: 349-358.

Green, R. A. (2001). Morphological Variation of Three Populations of the Veined Rapa Whelk, *Rapana venosa*, an Invasive Predatory Gastropod Species.

Guerrero, R. A.; Acha, E. M.; Framiñan, M. B. & Lasta, C. A. (1997). Physical oceanography of the Rio de la Plata estuary, Argentina. *In: Continental Shelf Research* 17, pp: 727-742.

Hammond, H. & Zubimendi, M. A. (2013). Estudio de la composición de sitios concheros en la Costa Norte de Santa Cruz (Patagonia Argentina). *En: Tendencias teórico metodológicas y casos de estudio en la arqueología de la Patagonia*. Editado por: Zangrando, A. F.; Barberena, R.; Gil, A.; Neme, G.; Giardina, M.; Luna, L.; Otaola, C.; Paulides, S.; Salgán, L. & Tívoli, A. Sociedad Argentina de Antropología, Museo de Historia Natural San Rafael e INAPL, pp: 405-415.

Hammond, H. (2014). Taphonomic analysis of archaeomalacological assemblages: shell middens on the northern coast of Santa Cruz (Patagonia, Argentina). *En: Intersecciones en Antropología*. National University of La Plata.

Harding, J. M. & Mann, R. (1999). Observations on the biology of the veined rapa whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay. *In: Journal of Shellfish Research, 18 (1)*, pp: 9-17.

Hutchings, P. (2010). Role of polychaetes in bierosion of coral substrates. *In: Current Developments in Bioerosion*. Edited by: Wisshak, M. & Tapanila, L. The Australian Museum, Sydney, Australia,.

- Iyengar, E. V.; Sitvarin, M. I. & Cataldo, M. (2008). Function of the flexible periostracal haris in *Trichotropis cancellata* (Mollusca, Gastropoda):
- Kidwell, S. M. & Behrensmeier, A. K. (1993). Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblage. *In: Short Courses in Paleontology* 6, 302 pp.
- Kidwell, S. M. & Bosence D. W. J. (1991). Taphonomy and Time-Averaging of Marine Shelly Faunas. *In: Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record, Volume 9 of Topics in Geobiology*. Department of Geophysical Sciences, University of Chicago, pp: 115-209.
- Kidwell, S. M.; Best, M. M. R. & Kaufman, D. S, (2005). Taphonomic trade-offs in tropical marine death assemblages: differential time-averaging, shell loss, and probable bias in siliciclastic vs. carbonate facies. *In: Geology* 33, pp: 729-732.
- Kool, S. P. (1993). The Systematic position of the Genus *Nucella* (Prosobranchia: Muricidae: Ocenebrinae). *In: The Nautilus* 107(2), pp: 43-57.
- Kowalewski, M. (1996). Time-Averaging, Overcompleteness, and the Geological Record. Department of Geosciences, University of Arizona, Tucson.
- Lanfranconi, A.; Hutton, M.; Brugnoli, E. & Muñiz, P. (2009). New record of the alien mollusc *Rapana venosa* (Valenciennes 1846) in the Uruguayan coastal zone of Rio de la Plata. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 4(2), pp: 216-221.
- Lorenzo, N. & Verde, M. (2004). Estructuras de Bioerosión en Moluscos Marinos de la Formación Villa Soriano (Pleistoceno Tardío - Holoceno) de Uruguay. *En: Revista Brasileira de Paleontologia* 7(3), pp: 319-328.
- Mann, R. & Harding, J. M. (2000). Invasion of the North American Atlantic coast by a large predatory Asian Mollusc. *In: Biological Invasions* (2), pp: 7-22.
- Mann, R.; Occhipinti, A. & Harding, J. M. (2004). Alien Species Alert: *Rapana venosa* (veined whalk).
- Martínez, S.; Rojas, A.; Cabrera, F. & Antuña, D. (2019). Chapter 4: Alien species, a natural experiment in Actualistic Taphonomy. Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay. *In: Actualistic Taphonomy in South America*. Editado por: Martínez, S.; Rojas, A. & Cabrera. Topics in Geology Vol. 48, pp: 61-68.
- McArdle, S. B. & McLachlan, A. (1991). Dynamics of the swash zone and effluent line on sandy beaches. *In: Marine Ecology progress series Vol. 76* (1), pp: 91-99.
- Meldahl, K. H. & Flessa, K. W. (1990). Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a recent intertidal/shallow shelf environment. *In: Lethaia Vol. 23*, pp: 43-60.
- Muniz, P.; Góngora, N.; Sánchez, M.; Lago, V.; Antuña, D.; Correa, P.; Chiesta, E. & Brugnoli, E. (2019). *Rapana venosa* (Muricidae, Rapaninae): un invasor “exitoso” en el estuario del Río de la Plata. *En: Especies Invasoras del Uruguay*. Editado por: Brazeiro, et al.

Parsons-Hubbard, K.M.; Brett, C.E. & Walker, S.E. (1991). Taphonomic process and biases in modern marine environments: An actualistic perspective on fossil assemblage preservation. *In: Donovan, S.K. (ed). The Processes of Fossilization. London, Belhaven press, pp: 22-65.*

Pastorino, G.; Penchaszadeh, P.; Schejter, L. & Bremec, C. (2000). *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca: Muricidae): A new gastropod in south atlantic waters. *In: Journal of Shellfish Research, Vol. 19, No 2, pp: 897-899.*

Pastorino, G. (2005). El caracol *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) en aguas sudamericanas. *En: Invasores: invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina aledaña.* Editado por: Penchaszadeh, P. E., Eudeba, Universidad de Buenos Aires, pp: 215-249.

Penchaszadeh, P. E. (2003). Subproyecto: Especies animales bentónicas introducidas, actual o potencialmente invasoras en el sistema del Río de la Plata y región costera, oceánica aledaña del Uruguay y de la Argentina. Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires.

Powell, E. N.; Staff, G. M.; Callender, W. R.; Ashton-Alcox, K. A.; Brett, C. E.; Parsons-Hubbard, K. M.; Walker, S. E. & Raymond, A. (2011). The influence of molluscan taxon on taphofacies development over a broad range of environments of preservation: the SSETI experience. *In: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Vol. 312, pp: 233-264.*

Ritter, M. N.; Erthal, F. & Coimbra, J. C. (2013). Taphonomic signatures in molluscan fossil assemblages from the Holocene lagoon system in the northern part of the coastal plain, Rio Grande do Sul State, Brazil. *In: Quaternary International, Vol. 305, pp: 5-14.*

Savini, D.; Harding, J. M. & Mann, R. (2002). Rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) Predation rates on hard clams *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758). *In: Journal of Shellfish Research, Vol. 20, No. 2, pp: 777-779.*

Savini, D. & Occhipinti-Ambrogi, A. (2006). Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea. *In: Helgoland Marine Research, Vol. 60, pp: 153-159.*

Scarabino, F.; Menafra R. & Etchegaray P. (1999). Presence of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) in the Río de la Plata. *En: Sociedad Zoológica Uruguay, pp: 11-40.*

Short, A. D. & Wright, L. D. (1983). Physical variability of sandy beaches. *In: Sandy beaches as ecosystem, pp: 133-144.*

Sinderman, C. J. (1986). Strategies for reducing risks from introductions of aquatic organisms. *In: A philosophical perspective, Fisheries, 11(2), pp: 10-15.*

Vermeij, G. J. (1976). Interoceanic differences in vulnerability of shelled prey to crab predation. *In: Nature, Vol. 260 (5547), pp: 135.*

Vermeij, G. J. (1977a). Patterns in crab claw size: the geography of crushing. *In: Syst. Zool. 26, pp: 138 – 151.*

Vermeij, G. J. (1977b). The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. *In: Paleobiology, Vol. 3, pp: 245-258.*

Wahl, M. (1989). Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *In: Marine Ecology Progress Series, Vol. 58*, pp: 175-189.

Walker, K. R. & Bambach, R. K. (1971). The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments: time-averaged communities. *In: Geological Society of America Annual Meeting Program with Abstracts, Vol. 3*.

Wilson, M. V. H. (1988). Taphonomic processes: Information loss and information gain. *In: Geosc. Canada, Vol. 15*, pp: 131-148.

Zubimendi, M. A. (2012). Explorando la variabilidad del registro arqueomalacológico en la Costa Norte de Santa Cruz, Patagonia Argentina. *En: Intersecciones en Antropología 13*, pp: 359-375.

Zuschin, M.; Stachowitsch, M. & Stanton Jr. R. J. (2003). Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. *In: Earth-Science Reviews 63*, pp: 33-82.

