



Universidad de la República

Facultad de Ciencias



Tesis presentada para optar por el Título de Magíster en Geociencias

APROVECHAMIENTO DE UN EXPERIMENTO NATURAL EN
TAFONOMÍA ACTUALISTA

MARÍA CECILIA GÓMEZ MADURO

Tutor: Dr. Sergio Agustín Martínez Chiappara

Co-tutora: Dra. María Alejandra Rojas Buffet

Montevideo, Uruguay
2020

PAGINA DE CALIFICACIÓN

Estudiante de postgrado: María Cecilia Gómez Maduro

Tutor: Dr. Sergio Martínez

Co-tutora: Dra. Alejandra Rojas

Tribunal examinador: Dr. Ernesto Brugnoli

Dr. Alvar Carranza

Dr. Fernando Erthal

Calificación: _____

Fecha: _____

DEDICATORIA

A mi familia en Venezuela y a mi familia en Uruguay.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a la persona que hizo posible la realización de esta maestría, no solo por su tutoría, sino por haberme dado la oportunidad y confianza de desarrollar esta investigación a pesar de solo haberme conocido unos meses antes. Nunca me alcanzarán las palabras para describir mi agradecimiento y admiración, aprendí mucho sobre temas totalmente nuevos para mí. Además de eso, me ayudó mucho en la adaptación a las costumbres y estilo de vida en Uruguay, tanto yo como mi familia estamos muy agradecidos contigo Dr. Sergio Martínez.

Muchas gracias también a mi co-tutora Dra. Alejandra Rojas, siempre dispuesta a ayudarme en todos los temas que se me dificultaron y muy detallista en cuanto al desarrollo del trabajo, gracias a tus exigencias siempre aprendí más.

A todos los profesores que me impartieron cursos, siempre con la mejor disposición a enseñar, incluso más allá de los temas concernientes a la maestría. Un agradecimiento especial al Dr. Mariano Verde por sus valiosos aportes al reconocimiento de las trazas de bioerosión y bioincrustaciones presentes en las muestras.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII), por el financiamiento de la Maestría, sin ese aporte no hubiese sido posible.

A todos los compañeros de facultad y profesores del Departamento de Paleontología, me hicieron sentir parte de la comunidad desde el principio.

A todo el personal administrativo de PEDECIBA Geociencias y la Facultad de Ciencias, siempre con buena onda y eficiencia, espero que continúe siendo así para los futuros estudiantes.

A los miembros del tribunal Dr. Ernesto Brugnoli, Dr. Alvar Carranza y Dr. Fernando Erthal, con sus aportes y sugerencias se consiguió un trabajo más completo y afinado.

A mi familia y amigos dentro y fuera de Venezuela, aunque lejos, siempre apoyando y pendientes de mí y del progreso de la Maestría.

TABLA DE CONTENIDO

DEDICATORIA.....	iii
AGRADECIMIENTOS.....	iv
INDICE DE FIGURAS.....	ix
INDICE DE TABLAS.....	xiii
RESUMEN.....	xv
1) INTRODUCCIÓN.....	1
1.1) Tafonomía Actualista:.....	1
1.2) Especies de moluscos invasoras seleccionadas:.....	5
1.3) Planteamiento del problema.....	12
2) OBJETIVOS.....	14
2.1) Objetivo general:.....	14
2.2) Objetivos específicos:.....	14
2.3) Hipótesis planteadas:.....	14
3) ÁREA DE ESTUDIO.....	16
3.1) Barrancas de San Pedro (Depto. Colonia):.....	17
3.2) Playa Bella Vista (Depto. Maldonado):.....	18
3.3) Puerto de Punta del Este e Isla Gorriti (Depto. Maldonado):.....	20
3.4) Playa Mansa (Depto. Maldonado):.....	22
4) METODOLOGÍA.....	23
4.1) Trabajo de Campo:.....	23
4.2) Trabajo de laboratorio:.....	24
4.3) Caracterización de los atributos tafonómicos en <i>R. venosa</i> :.....	25
4.3.1) Fragmentación:.....	25
4.3.2) Alteración del color:.....	26

4.3.3) Corrasión:.....	28
4.3.4) Bioerosión:	29
4.3.5) Bioincrustación:	31
4.3.6) Estructura conservada:	32
4.3.7) Talla:	33
4.4) Caracterización de los atributos tafonómicos en <i>C. fluminea</i> : ..	34
4.4.1) Fragmentación:	35
4.4.2) Periostraco:	35
4.4.3) Corrasión:.....	36
4.4.4) Bioerosión y Bioincrustación:	36
4.5) Análisis estadísticos:	37
5) RESULTADOS	39
5.1) DISTRIBUCIÓN DE FRECUENCIA DE LOS RASGOS TAFONÓMICOS EN <i>Rapana venosa</i>	40
5.1.1) Isla Gorriti.....	40
5.1.2) Playa Mansa.....	44
5.1.3) Puerto de Punta del Este.....	47
5.1.4) Playa Bella Vista (Casa Verde)	50
5.1.5) Playa Bella Vista (El Mirlo)	53
5.1.6) Comparación de frecuencias de los atributos tafonómicos incluyendo todas las localidades.	56
5.1.7) Análisis de correspondencia.....	59
5.2) TRAZAS DE BIOEROSIÓN Y BIOINCRUSTACIÓN ENCONTRADAS SOBRE LAS CONCHILLAS DE <i>Rapana venosa</i>	60
5.3) DISTRIBUCIÓN DE FRECUENCIA DE LOS RASGOS TAFONÓMICOS EN <i>Corbicula fluminea</i>	63

5.3.1) Umbo:.....	63
5.3.2) Sector o sección Anterior:	66
5.3.3) Sección central:.....	68
5.3.4) Sección Posterior:	69
5.3.5) Sección de la valva más frecuente:.....	71
5.4) COMPARACIÓN ENTRE LAS RÉPLICAS DE <i>Rapana venosa</i>	72
5.4.1) EN CADA LOCALIDAD	72
5.4.2) ENTRE LOCALIDADES	73
5.5) COMPARACIÓN DE CHI ² ENTRE RÉPLICAS DE <i>Corbicula fluminea</i>	80
5.6) TAFOGRAMAS TERNARIOS.....	81
6) DISCUSIÓN.....	86
6.1) <i>Rapana venosa</i>	88
6.1.1) Fragmentación:	88
6.1.2) Alteración del color:.....	95
6.1.3) Corrasión:.....	97
6.1.4) Bioerosión:	99
6.1.5) Bioincrustación:	104
6.1.6) Estructura conservada:	108
6.1.7) Talla:	109
6.2) <i>Corbicula fluminea</i>	113
7) CONCLUSIONES	118
8) ANEXOS.....	121
9) BIBLIOGRAFÍA.....	129

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localidades de muestreo: A) San Pedro; B) Playa Bella Vista (Casa Verde); C) Playa Bella Vista (El Mirlo); D) Playa Mansa; F) Puerto de Punta del Este; G) Isla Gorriti. Tomado de Google Earth (15/9/2019).	16
Figura 2. Barrancas de San Pedro. Zona donde se colectó <i>C. fluminea</i> . Foto tomada por Mariano Verde (2018).	18
Figura 3. Playa Bella Vista (Casa Verde). Foto tomada por Sergio Martínez (2018).	19
Figura 4. Playa Bella Vista (El Mirlo). Foto tomada por Sergio Martínez (2018).	20
Figura 5. Puerto de Punta del Este. Foto tomada por Sergio Martínez (2019).	21
Figura 6. Isla Gorriti. Foto tomada por Sergio Martínez (2019).	21
Figura 7. Playa Mansa. Foto tomada por Sergio Martínez (2019).	22
Figura 8. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de fragmentación en conchillas de <i>R. venosa</i> . Escala: 1cm.	25
Figura 9. Fraccionamiento de una conchilla de <i>R. venosa</i> en 5 partes equivalentes a aproximadamente el 20% de la estructura entera.	26
Figura 10. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de alteración del color en la superficie externa de conchillas de <i>R. venosa</i> . Escala: 1cm.	27
Figura 11. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de alteración del color en la superficie interna de conchillas de <i>R. venosa</i> . Escala: 1cm.	27
Figura 12. Coloración secundaria marrón-rojiza en ejemplares de <i>R. venosa</i> colectados en Playa Mansa. Escala: 1cm.	28
Figura 13. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de corrosión en conchillas de <i>R. venosa</i> . Escala: 1cm.	29
Figura 14. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de bioerosión en la superficie externa de conchillas de <i>R. venosa</i> . Escala: 1cm.	30
Figura 15. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de bioerosión en la superficie interna de conchillas de <i>R. venosa</i> . Escala: 1cm.	30

Figura 16. A) Grado 0; B) Grado 1 y B) Grado 2 de bioincrustación en la superficie externa de conchillas de <i>R. venosa</i> . Escala: 1cm.	31
Figura 17. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de bioincrustación en la superficie interna de conchillas de <i>R. venosa</i> . Escala: 1cm.	32
Figura 18. Estructura conservada en las observaciones en conchillas de <i>R. venosa</i> . A) Fragmento sin columela (Grado 0); B) solo columela (Grado 1) y C) fragmento más columela (Grado 2). Escala: 1cm.	33
Figura 19. Tallas consideradas en las en conchillas de <i>R. venosa</i> : A) grande; B) mediano y C) pequeño. Escala: 1cm.....	34
Figura 20. Secciones de las valvas consideradas: 1) umbón, 2) anterior, 3) central, 4) posterior.	35
Figura 21. Ejemplares de <i>C. fluminea</i> con: A) grado 0 de fragmentación, periostraco y corrosión; B) grado 1 de periostraco y corrosión; C) grado 2 de periostraco y corrosión. Escala: 1cm.	36
Figura 22. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en las conchillas de <i>R. venosa</i> en Isla Gorriti 1 (azul) e Isla Gorriti 2 (rojo). Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.	43
Figura 23. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en las conchillas de <i>R. venosa</i> en Playa Mansa. Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.....	46
Figura 24. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en las conchillas de <i>R. venosa</i> en el Puerto de Punta del Este 1 (azul) y Puerto Punta del Este 2 (rojo). Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.	49
Figura 25. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en las conchillas de <i>R. venosa</i> en la Playa Bella Vista (Casa Verde) 1 (azul) y Playa Bella Vista (Casa Verde) 2 (rojo). Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.....	52
Figura 26. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en las conchillas de <i>R. venosa</i> en la Playa Bella Vista (El Mirlo)	

1 (azul) y Playa Bella Vista (El Mirlo) 2 (rojo). Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.	55
Figura 27. Representación en porcentaje de cada grado considerado en cada uno de los atributos tafonómicos considerados para <i>R. venosa</i> por localidad. A) Fragmentación, B) Alteración del color, C) Corrosión, D) Bioerosión, E) Bioincrustación, F) Estructura conservada y G) Talla. Eje x: grado.....	58
Figura 28. Análisis de correspondencia de los atributos tafonómicos considerando todas las localidades de colecta de <i>R. venosa</i>	59
Figura 29. A) Conchilla de <i>R. venosa</i> cubierta de <i>Caulostrepsis</i> , B) <i>Caulostrepsis</i> vista de manera transversal, C) <i>Entobia</i> sobre fragmento de conchilla de <i>R. venosa</i> . Escala: 1cm.	60
Figura 30. A) Conchilla de <i>R. venosa</i> con de trazas de bioerosión indeterminadas, B) Detalle del área demarcada en (A) de las trazas de bioerosión indeterminadas sobre las conchillas de <i>R. venosa</i> . Escala: 1cm.	61
Figura 31. A) Conchilla de <i>R. venosa</i> con <i>Centrichnus</i> , B) Detalle del área demarcada en (A) de <i>Centrichnus</i> sobre la conchilla de <i>R. venosa</i> . Escala: 1cm.	61
Figura 32. A) Conchilla de <i>R. venosa</i> con incrustación de tubo de poliqueto serpúlido, B) Detalle del área demarcada en (A) del tubo de poliqueto sobre la conchilla de <i>R. venosa</i> . Escala: 1cm.	62
Figura 33. A) Conchilla de <i>R. venosa</i> con incrustaciones briozoarios y ostra (señalada con flecha), B) Detalle de las incrustaciones de briozoarios sobre la conchilla de <i>R. venosa</i> . Escala (A): 1cm, escala (B): 1mm.....	62
Figura 34. A) Conchilla de <i>R. venosa</i> con incrustaciones de briozoarios y balanos, B) Detalle de las incrustaciones de briozoarios y balanos sobre la conchilla de <i>R. venosa</i> . Escala (A): 1cm, escala (B): 1mm.....	63
Figura 35. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en la sección umbonal de las valvas de <i>C. fluminea</i> en la	

localidad de San Pedro en ambas réplicas. Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.	65
Figura 36. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en la sección anterior de las valvas de <i>C. fluminea</i> en la localidad de San Pedro en ambas réplicas. Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.....	67
Figura 37. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en la sección central de las valvas de <i>C. fluminea</i> en la localidad de San Pedro en ambas réplicas. Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.....	69
Figura 38. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en la sección posterior de las valvas de <i>C. fluminea</i> en la localidad de San Pedro en ambas réplicas. Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.	71
Figura 39. Secciones de las valvas presentes en la primera y segunda muestra de <i>C. fluminea</i> colectadas en la localidad de San Pedro. Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: sección de la valva.....	72
Figura 40. Dendrograma de asociaciones entre localidades donde se colectaron muestras de <i>R. venosa</i> , considerando los atributos tafonómicos más representativos en cada una. (M) El Mirlo, (CV) Casa Verde, (PM) Playa Mansa, (PE) Puerto de Punta del Este e (IG) Isla Gorriti.(Distancia: Índice de Manhattan). CCC: 0,6879.....	76
Figura 41. Tafograma ternario mostrando la variación de los atributos tafonómicos considerados en las conchillas de <i>R. venosa</i> entre todas las localidades y réplicas.....	82

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Frecuencia absoluta y relativa (entre paréntesis) de la evaluación de los atributos afonómicos considerando las dos réplicas por localidad, en las conchillas de <i>R. venosa</i>	121
Tabla 2. Frecuencia absoluta y relativa (entre paréntesis) de la evaluación de los atributos tafonómicos sobre las valvas de <i>C. fluminea</i>	122
Tabla 3. Valores de X^2 y P obtenidos en la prueba de Chi^2 de la comparación entre réplicas de las localidades de Isla Gorriti, Puerto del Este, Casa Verde y el Mirlo.....	123
Tabla 4. Valores de X^2 y P obtenidos en la prueba de Chi^2 para los atributos tafonómicos de <i>R. venosa</i> comparados entre las localidades muestreadas.	123
Tabla 5. Valores de X^2 y P obtenidos en la prueba de Chi^2 para los atributos tafonómicos evaluados todas las secciones de las valvas <i>C. fluminea</i> colectadas en la localidad de San Pedro 1 y San Pedro 2.....	127
Tabla 6. Cuadro comparativo de los atributos tafonómicos de <i>R. venosa</i> más representativos asociados a las características de cada tipo de ambiente considerado.....	128

RESUMEN

Los moluscos *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) y *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) son invasores en el estuario del Río de la Plata y el establecimiento de las primeras poblaciones hace aproximadamente 20 y 35 años, respectivamente, se encuentra bien documentado. Tomando ventaja de la introducción accidental de estos, se consiguió restringir el *time averaging* para el estudio de los procesos y patrones tafonómicos considerados, a un tiempo máximo de décadas. Para el caso del gasterópodo *R. venosa*, se realizaron muestreos en grupos de playas que difieren principalmente en la constitución del sustrato y la energía del oleaje, con el fin de comparar los rasgos tafonómicos que se generan en distintos ambientes. No se consideró lo mismo para *C. fluminea* por la apreciación de la poca variabilidad de los rasgos tafonómicos. Sin embargo, para todas las muestras se tomaron réplicas en el tiempo. Las comparaciones fueron testeadas a través de una prueba de Chi², se realizaron tafogramas ternarios y análisis de agrupamiento para visualizar el arreglo de las muestras según los atributos considerados. Lo obtenido con las muestras de *R. venosa* mostró que las playas con tendencia a ser intermedias-reflectivas y con presencia de sustratos duros rocosos presentaron similitudes en la intensa corrosión y bioerosión, así como predominio de ejemplares fragmentados y de tallas grandes. Las playas con características intermedias-disipativas, de cantos rodados y sedimento

tenaz, se asemejaron en la escasa bioerosión y bioincrustación, con la mayoría de las conchas más enteras. Por otro lado, se evidenciaron diferencias significativas en todos los atributos tafonómicos entre las playas de ambientes diferentes en el sentido antes mencionado. Para el caso de *C. fluminea* se observó mayor desgaste de la región umbonal, atribuido a la mayor exposición a los agentes corrosivos. En cuanto a las réplicas, se obtuvo que la mayoría de los rasgos tafonómicos que caracterizaron cada entorno se mantuvieron. Gracias al conocimiento del *time averaging* máximo de solo 20 y 35 años, se lograron caracterizar las alteraciones tafonómicas en condiciones naturales generadas en este tiempo, las cuales, podrían ser comparables a las de asociaciones fósiles de contextos ambientales similares.

Palabras clave: Tafonomía Actualista, *Rapana venosa*, *Corbicula fluminea*, Río de la Plata, especies exóticas invasoras, time averaging.

1) INTRODUCCIÓN

1.1) Tafonomía Actualista:

Efremov (1940) nombró y definió la Tafonomía como “el estudio de la transición de los restos animales de la biósfera a la litósfera”, reconociendo una rama del conocimiento paleontológico con identidad propia, que pretende explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil. Uno de sus principales objetivos es explicar y cuantificar la influencia del ambiente en las modificaciones de los restos, ya que como menciona Fernández-López (2000), la preservación es el resultado de las sucesivas modificaciones ocurridas por alteración tafonómica.

La Tafonomía tiene un valor fundamental en los análisis paleoecológicos (Fürsich y Oschmann, 1993; Kowalewski y Flessa, 1994; Kidwell, 2015). Los estudios tafonómicos brindan herramientas para reconstruir la composición faunística, paleoambiental y los procesos de sucesión de comunidades, además de contribuir a entender la información que brinda el registro fósil para poder aplicarlos a temas paleobiológicos y paleoecológicos (Erthal *et al.*, 2016). Los conocimientos tafonómicos también son relevantes para estudiar los restos y señales de las entidades biológicas actuales, dentro del sistema conceptual que la escuela alemana denominó a principios del siglo pasado "Actuopaleontología" ("Aktuopalaeontologie") bajo la dirección de Rudolf Richter (Richter, 1928).

Teniendo en cuenta que uno de los principios paleontológicos es el del actualismo, el cual toma como premisa que el presente es la clave del pasado, gran cantidad de información tafonómica proviene de observaciones o experimentos con material subfósil o reciente. Este conocimiento se aplica en la comprensión de los yacimientos fósiles, con el fin de realizar interpretaciones sobre los procesos que permitieron la preservación de los restos orgánicos e inferir cuáles fueron las condiciones ecológicas, ambientales y sedimentológicas que determinaron su formación.

En este planteamiento, la Tafonomía Actualista ha abordado temas de investigación que incluyen tanto a vertebrados como invertebrados, entre los que se pueden mencionar: necrólisis y preservación de tejidos blandos (Allison, 1988; Briggs y Kear, 1994), bioestratinomía (LaBarbera, 1977; Behrensmeyer, 1978), diagénesis (Flessa *et al.*, 1992; Allison y Pye, 1994), tafonomía comparativa y tafofacies (Meldahl y Flessa, 1990; Best y Kidwell, 2000a,b), fidelidad ecológica, temporal y sesgos preservacionales (Schopf, 1978; Kidwell, 2001), *time averaging* (Flessa *et al.*, 1993; Carroll *et al.*, 2003), entre otros.

En cuanto a los invertebrados, se destacan los trabajos realizados sobre valvas de moluscos, dada su abundancia en comunidades actuales y en las del pasado, así como por su potencial de preservación (e.g. Parsons y Brett, 1991; Powell *et al.*, 1992; Best y Kidwell, 2000 a, b), características que permiten incorporar análisis cuantitativos (e.g. Cutler y Flessa, 1995;

Cai *et al.*, 2006; Best *et al.*, 2007; Best, 2008; De Francesco y Hassan, 2009; Tomašových y Zuschin, 2009; Hassan *et al.*, 2012; Tietze y De Francesco, 2014). Entre los factores relacionados con la preservación, se pueden mencionar la constitución química de las partes mineralizadas (aragonita, calcita) y aspectos relacionados con modos de vida y alimentación (epifaunal, infaunal, comensal, carnívoro) (Ritter y Erthal, 2016).

Los moluscos han sido empleados en los estudios tafonómicos debido a que pueden permanecer más tiempo expuestos a procesos ambientales, por eso poseen sensibilidad a las señales tafonómicas (Davies *et al.*, 1989). Sin embargo, en un contexto general, los procesos tafonómicos en moluscos de asociaciones marinas costeras no se manifiestan de manera lineal a la variación de los principales aspectos sedimentarios y oceanográficos; por lo que, la Tafonomía Actualista intenta comprender y cuantificar de qué manera los procesos que introducen sesgos en las asociaciones modernas afectan la información del registro fósil (Erthal y Ritter, 2017).

No solo las características intrínsecas de las especies influyen en cómo se preservan, también debe considerarse el medio donde se encuentran. De esta manera, el proceso inicial de formación del registro fósil ocurre en la Zona Tafonómicamente Activa (TAZ por sus siglas en inglés y utilizada de ahora en adelante) (Davies *et al.*, 1989; Olszewski, 1999). Ritter y Erthal (2016) sostienen que la TAZ tiene diferentes características dependiendo

del ambiente sedimentario. En ambientes marinos, por ejemplo, su límite inferior corresponde aproximadamente a la profundidad de la bioturbación (Kidwell y Bosence, 1991). Por otro lado, en entornos estuarinos, como es el caso del estuario del Río de la Plata, se pueden producir cambios geoquímicos resultantes de la entrada mixta de agua salina y agua dulce (Ritter y Erthal, 2011; Ritter *et al.*, 2013), y en ocasiones puede alcanzar los 25 cm (Cristini y De Francesco, 2012).

Los procesos tafonómicos implican que se pierdan muchos elementos biogénicos y el componente bioclástico restante esté sujeto a una variedad de procesos destructivos, conllevando la pérdida de restos esqueléticos, o en un sentido más amplio, la pérdida de algún tipo de información de la asociación muerta original (e.g. Kidwell y Bosence, 1991; Flessa, 1993; Meldahl *et al.*, 1997; Kosnik *et al.*, 2009).

Un aspecto que impide tener una secuencia temporal afinada de los procesos tafonómicos observados como producto final en el registro fósiles es el llamado promedio temporal o *time averaging*, que extiende a centurias o milenios el marco cronológico de las asociaciones muertas estudiadas (*death assemblages*). El *time averaging* es la mezcla de individuos o ensambles de distinta edad, e influye sobre la resolución temporal y espacial y de los ensambles fósiles. Se puede determinar mediante estimaciones directas (por ejemplo, a través de dataciones numéricas) y varios indicadores indirectos. En relación a esto, una de las consideraciones primordiales de la presente investigación es la reducción

del *time averaging* a décadas; es por ello que se seleccionaron dos especies de moluscos invasoras en Uruguay, *Rapana venosa*, la cual fue reportada por primera vez para costas uruguayas hace 21 años por Scarabino *et al.*, (1999) y *Cobicula fluminea*, cuyas primeras poblaciones en aguas uruguayas fueron documentadas por Olazarri (1986), hace aproximadamente 35 años. De esta manera, se cuenta con un claro tiempo máximo de inicio para los procesos y patrones tafonómicos a ser estudiados.

1.2) Especies de moluscos invasoras seleccionadas:

***Rapana venosa* (Valenciennes, 1846):** Es un gasterópodo marino nativo del este asiático donde es usado como recurso alimenticio (Hasegawa, 1996). Harding y Mann (1999) citan como lugares precisos de origen el Mar del Japón, el Mar Amarillo, el Mar de China y el Golfo de Bohai. Según descripciones de Pastorino (2003), basadas en especímenes colectados en el área de Bahía Samborombón, frente a la provincia de Buenos Aires, este molusco, perteneciente a la Familia Muricidae, se caracteriza por tener una conchilla grande, superando los 16 cm de longitud máxima, protoconcha de más de dos vueltas, globosa, ornamentada con nódulos microscópicos. La teleoconcha es muy ancha. La abertura es muy grande, llegando a medir más de la mitad del alto de la concha (Savini *et al.*, 2004), con el canal sifonal corto y ancho. La espira es baja, con vueltas

rectangulares y la región subsutural oblicua y amplia. La superficie externa es de color blanquecino sucio, con líneas oscuras, a veces interrumpidas siguiendo la ornamentación espiral. El callo columelar e interior de la apertura es anaranjado brillante.

En cuanto a la reproducción, se ha determinado que *R. venosa* es dioica y los eventos reproductivos están relacionados con las fluctuaciones de temperatura del agua. El período de gestación puede durar entre 15-30 días después de la cópula y la hembra puede almacenar en una espermateca el esperma de varias cópulas por varios meses. Este gasterópodo presenta una alta fecundidad, estimándose unos 179.000 a 400.000 huevos por individuo (Chung *et al.*,2002).

Estudios en laboratorio y en la naturaleza confirman que *R. venosa* prefiere fondos arenosos mixtos. Pastorino (2003) sostiene que estos animales permanecen completamente enterrados en el sustrato dejando únicamente visible el sifón cuando son adultos. Aunque aparentemente cuando son juveniles, permanecen visibles prefiriendo sustratos duros. En condiciones de laboratorio Mann y Harding (2000) observaron que *R. venosa* puede alimentarse mientras está enterrado. Chung *et al.* (2002) mencionan una gran abundancia en las costas de Corea, China y Japón especialmente en arena fangosa en la zona intermareal y submareal. Savini *et al.* (2004) basó sus observaciones en ejemplares capturados en fondos arenosos y sustratos duros artificiales y discute el papel de las estructuras duras artificiales para mantener y promover una mayor expansión de esta

especie, además estos autores mencionan que el hábito de vida de esta especie puede variar según la disponibilidad de sustrato blando para poder enterrarse.

Rapana venosa ha sido encontrada como especie invasora en el Mar Negro donde posteriormente aumentó su distribución a través del Mediterráneo durante la década de 1940 con el primer registro en la Bahía de Novorosiisk (Rusia) (Drapkin, 1963). En América fue encontrado por primera vez en la Bahía de Chesapeake, estuario mayor de la costa de Estados Unidos en el Atlántico Norte, reportada por primera vez en 1998 (Harding y Mann, 1999; Mann y Harding, 2000). En América del Sur, Scarabino *et al.* (1999) la reportan por primera vez en Uruguay para la costa del Dpto. de Maldonado y Pastorino *et al.* (2000) describen la presencia de adultos y ovicápsulas en aguas argentinas. Por su parte, Carranza *et al.* (2008) describen su distribución en la zona externa del Río de la Plata. Actualmente, su distribución se extiende por toda la bahía de Maldonado y Punta del Este (Lanfranconi *et al.*, 2009; Carranza *et al.*, 2010) llegando hasta el departamento de Rocha (Laporta *et al.*, 2018; Muniz *et al.*, en prensa). *R. venosa* ha tenido un impacto ecológico en las costas uruguayas donde ha sido encontrada, siendo predador de moluscos del submareal, alimentándose usualmente de bivalvos de interés económico como ostras, mejillones y almejas (Giberto *et al.*, 2006, 2011; Lanfranconi *et al.*, 2013; Muniz *et al.*, en prensa). Es notorio la ausencia de marcas de perforación sobre las valvas de sus presas, a lo que Harding *et al.* (2007) atribuyen a

una transición en la estrategia de depredación entre las marcas evidentes (perforación) y ninguna marca (no perforación) que se da entre los 10 a 34 mm de longitud de la concha.

Entre las hipótesis de cómo *R. venosa* fue introducida en las aguas donde es invasor, se plantean las aguas de lastre de los barcos que arriban a los puertos, pudiendo transportar pequeños juveniles o larvas que luego son liberadas en las zonas destino (Pastorino, 2003; Muniz *et al.*, en prensa). La introducción inicial de individuos en el casco de barcos como *macrofouling*, se supone, debe haber sido como animales adultos. Una vez establecidos y con posibilidades de alimento sobre los cirripedios del mismo casco, esta población podría haberse mantenido. Sin embargo, Pastorino (2003) comenta que, aunque esta posibilidad exista en el caso de *R. venosa*, la variación de dieta y hábito entre los juveniles y los adultos de esta especie conspira contra esta hipótesis de transporte.

***Corbicula fluminea* (Müller, 1774):** Es una almeja de agua dulce originaria del sudeste de Asia que comenzó a expandirse a principios del siglo pasado (Mouthon, 2001; Mouthon, 1981; McMahon, 1982; Ituarte, 1981; Glaubrecht *et al.*, 2007; Argente, 2016). Este bivalvo dulceacuícola, de la Familia Corbiculidae presenta como características morfológicas, una concha de forma redondeada, con tamaños que oscilan entre 20-33 mm de alto, y 22-36 mm de ancho en los adultos. Presenta de 23 a 36 estrías concéntricas regulares muy marcadas. La superficie exterior de la concha

es brillante, en los adultos generalmente de color marrón oscuro. El interior de la concha es blanquecino, aunque en los laterales puede llegar a tener coloración violácea más bien difusa. La charnela presenta 3 dientes cardinales y 2 laterales aserrados; los dientes son fuertes y gruesos. El umbo es elevado y presenta una ligera curvatura hacia la parte posterior; con estrías más gruesas que en el resto de la valva (Quiñonero-Salgado y López-Soriano, 2016). Es una especie con hábitos infaunales, pudiendo habitar en sustratos rocosos, grava, canto rodado, arena y arcillas (Horne y McIntosh, 1979; Rodgers *et al.*, 1979; Belanger *et al.*, 1985), así como restos de mampostería (Cataldo, 2001). De todos modos, se ha determinado que las mayores densidades de esta especie se registran en sedimentos de arenas o mezclas de arena y grava (Fast, 1971; Cherry *et al.*, 1980). De igual manera Belanger *et al.* (1985) hallaron preferencia por sustratos de arena fina (0,25-0,7 mm), o mezcla de arena fina y gruesa (2,5-4,5 mm). Este molusco es considerado una especie introducida relevante para la fauna bentónica en los sistemas acuáticos que habita (Sousa *et al.*, 2008). Parte de su éxito como especie invasora en otras regiones radica en que tiene una alta capacidad reproductiva, contribuyendo a su rápida colonización y dispersión (Cataldo, 2001). Es una especie hermafrodita con fecundación cruzada y auto-fecundación (Kraemer, 1978; Cataldo, 2001), también puede desarrollar incubación de los embriones o larva libre (Mansur *et al.*, 2012). Incluso puede ser considerada tanto estratega "r" o "k" según las condiciones ambientales (Britton y Morton, 1982). Son

tolerantes a la exposición aérea durante semanas, pero no soporta niveles bajos de oxígeno. Pueden invadir sistemas acuáticos tanto oligotróficos como eutróficos, sobre sedimentos oxigenados de lodo a arena (McMahon, 2000). Así mismo, pueden tolerar un rango de temperatura de 2°C a 34°C (Janech y Hunter, 1995) y un rango de salinidad de 5-14‰ (Morton y Tong, 1895). Su eficiencia como invasor se evidencia en la amplia distribución geográfica y ambiental llegando a encontrarse entre latitudes de 0 y 55 grados en ambos hemisferios, desde el nivel del mar a alturas de 2500 m.s.n.m y desde sitios con temperatura promedio anual de 0°C a 30°C (Clavijo, en prensa). Ha sido introducida en diferentes regiones del mundo, en Norteamérica, y Hawaii, lo fue a principios del siglo XX, y alcanzó una rápida dispersión (Taylor, 1981; Torres-Orozco y Revueltas-Valle, 1996; McMahon, 2000). También fue introducida en Europa, probablemente en 1980 (Kinzelbach, 1991). En América del Sur su dispersión ha alcanzado prácticamente toda la región, siendo reportada desde Venezuela hasta Argentina (Ituarte, 1981; Martínez, 1987; McMahon, 2000). En el Río de la Plata fue mencionada por primera vez por Ituarte (1981) y en particular en Uruguay por Olazarri (1986). Ituarte (1994) ya indica su gran dispersión en todas las cuencas adyacentes. Se reportan en el Río de la Plata interno, en sistemas hídricos de orden bajo y alto incluyendo la zona Sur y norte del Río Negro. Actualmente *Corbicula* se encuentra en todas las cuencas del Uruguay, en prácticamente todos los cursos y cuerpos de agua siendo un elemento fundamental en las comunidades bentónicas (Clavijo, en prensa).

En cuanto a la vía de introducción que pudo haber tenido *C. fluminea* en esta región, se manejan varias posibilidades. Darrigran y Pastorino (1995) y Darrigran y Damborenea (2003) sugieren que la introducción de *C. fluminea* a la región Neotropical puede haber ocurrido debido a la liberación negligente de especímenes vivos transportados desde su lugar de origen como alimento a bordo. Darrigran y Damborenea (2003) sugieren asimismo que la posibilidad de que *C. fluminea* haya sido transportada en el agua de lastre de los buques transoceánicos también debe ser considerada, a pesar de que sus estadios larvales planctónicos son muy breves. Los tanques de agua de lastre frecuentemente tienen abundante sedimento y pequeños especímenes de *Corbicula* sp. que podrían ser fácilmente descargados junto con el agua. La amplia distribución alcanzada por *C. fluminea* sugiere que una vez ocurrido su transporte y liberación, ésta ha demostrado gran capacidad de reproducción, crecimiento y dispersión. De esta forma invadió rápidamente los ambientes de agua dulce de América del Norte y del Sur. Como la mayoría de las especies invasoras, *C. fluminea* ha causado impactos tanto en los ecosistemas, como en estructuras y sistemas antrópicos donde puede ser considerada una “especie peste”. En América del Norte, donde a pesar de que su invasión se produjo a principios del Siglo XX y que ha ocasionado severos impactos económicos, el impacto ambiental que causa esta especie en el medio es aun escasamente conocido.

1.3) Planteamiento del problema

La aproximación actualista tiene usualmente como limitante el escaso tiempo disponible para los estudios en el laboratorio o de campo (Tafonomía Experimental) (e.g. Flessa y Brown, 1983; Briggs, 1995; Chattopadhyay *et al.*, 2013). Además, los métodos experimentales, por mejor que simulen las condiciones naturales, en definitiva, siguen siendo escenarios artificiales. Martínez *et al.* (2019) realizaron un estudio enfocado en la evaluación tafonómica de la especie *R. venosa* en la isla Gorriti. Dado que en dicho trabajo solo se consideró una localidad, en esta tesis se pretende comparar cómo se manifiestan los procesos tafonómicos en distintas localidades y condiciones ambientales.

En los estudios tafonómicos debe considerarse el grupo de organismos que es objeto de estudio, tomando en cuenta la posibilidad que las mismas condiciones ambientales pueden afectar de manera diferente a distintos taxones debido a sus propiedades intrínsecas, y que diferentes condiciones ambientales pueden dar resultados tafonómicos semejantes en diferentes taxones. Para lograr esto se debe considerar el tiempo disponible para los estudios en el laboratorio, que puede llegar a ser de semanas o meses (en el caso de la Tafonomía Experimental), (e.g. Flessa y Brown, 1983; Briggs 1995; Chattopadhyay *et al.*, 2013) y en el campo; este tiempo generalmente incluye varios años, mayormente en condiciones artificiales. El enfoque novedoso de este trabajo pretende superar estas limitantes a la vez,

tomando ventaja de un fenómeno que provoca cambios no favorables en los ecosistemas actuales (bioinvasiones), pero que brinda una oportunidad única de visualizar los procesos tafonómicos naturales a una escala hasta el momento inaccesible, superando las limitaciones de tiempo y naturaleza señaladas anteriormente y observando los resultados producidos en diferentes entornos.

2) OBJETIVOS

2.1) Objetivo general:

Caracterizar y comparar los rasgos tafonómicos de *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) y *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), dos especies invasoras en Río de la Plata, para acotar a un tiempo máximo de décadas la ocurrencia de este tipo de modificaciones.

2.2) Objetivos específicos:

- Identificar los atributos tafonómicos de las conchillas de ambas especies consideradas.
- Comparar dichos atributos entre ambas especies.
- Analizar si existe variación espacio-temporal en los atributos tafonómicos considerados entre las muestras de diferentes localidades y entre las réplicas de una misma localidad.
- Explicar los patrones observados en los ejemplares en función de las características físicas y ambientales de cada localidad.

2.3) Hipótesis planteadas:

- Los atributos tafonómicos observados difieren entre las dos especies consideradas.

- Los parámetros ambientales determinan los atributos tafonómicos observados.
- Existe variación temporal y espacial en los atributos entre las réplicas de las muestras colectadas en las diferentes localidades.

3) ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se ubicó en diferentes zonas de la costa uruguaya seleccionadas según la presencia abundante de las especies invasoras consideradas. Para el caso de *R. venosa*, se colectaron conchillas en: Playa Bella Vista (dos puntos de muestreo) (Figura 1B y 1C), Playa Mansa (Figura 1D), Puerto de Punta del Este e Isla Gorriti, Departamento Maldonado (Figura 1F y 1G). En el caso del bivalvo *C. fluminea* las muestras fueron colectadas en la playa de la localidad de San Pedro, en el Departamento de Colonia (Figura1A).



Figura 1. Localidades de muestreo: A) San Pedro; B) Playa Bella Vista (Casa Verde); C) Playa Bella Vista (El Mirlo); D) Playa Mansa; F) Puerto de Punta del Este; G) Isla Gorriti. Tomado de Google Earth (15/9/2019).

De manera general, en lo que respecta a la composición mineralógica de los sedimentos de las playas de Uruguay, Etchichury y Remiro (1971) sostienen que, tanto por la constancia de sus componentes, como por las reducidas variaciones cuantitativas que es posible observar, la composición

mineralógica es uniforme, existiendo un notable predominio del cuarzo (que llega al 98 %), sobre las plagioclasas (hasta 9 %) y los feldespatos alcalinos (hasta 5 %), con un porcentaje muy reducido de fragmentos líticos (hasta 4 %). La fracción pesada excepcionalmente llega a un 9.5 %, reconociéndose minerales opacos (magnetita, hematita, limonita y leucoxeno, epidoto, anfíboles, turmallina, granate y zircón). Esta composición indica un origen a partir de rocas ácidas, metamórficas y sedimentitas cuarzosas, con sólo un pequeño porcentaje de minerales provenientes de rocas volcánicas del tipo de las riolitas, andesinas y basaltos; de acuerdo a ello, su origen estaría relacionado a las rocas del basamento cristalino, los sedimentos cretácicos y los depósitos pampeanos y postpampeanos.

3.1) Barrancas de San Pedro (Depto. Colonia):

En esta localidad se colectaron las muestras del bivalvo *C. fluminea*. Esta playa se encuentra dentro de lo que López Laborde (2005) clasificó como costa del Río de la Plata Superior e Intermedio, el cual corresponde geomorfológica y paisajísticamente al denominado “litoral Suroeste” (Evia y Gudynas, 2000). En esta zona aflora la Formación Camacho y se caracteriza por altas barrancas, en su mayoría coronadas por árboles. Gran parte suele presentar en sus bases fajas arenosas, en cuyo borde inferior se pueden visualizar óndulas o “ripple-marks”, que desaparecen en la zona inferior más cercana al agua. También se observan, con menor frecuencia, en el borde inferior afloramientos de rocas que constituyen restingas, a

veces cubiertas por colonias de bivalvos (Etchichury y Remiro, 1971) (Figura 2). Presenta poco oleaje y de baja energía, sin embargo se aprecia gran variabilidad en los cambios de mareas, llegando a cubrir o dejar descubierto todo el sedimento de la playa.



Figura 2. Barrancas de San Pedro. Zona donde se colectó *C. fluminea*. Foto tomada por Mariano Verde (2018).

3.2) Playa Bella Vista (Depto. Maldonado):

Considerando la clasificación planteada por López Laborde (2005), esta zona se cataloga en el Litoral costero comprendido entre la desembocadura del Arroyo Solís Grande (Punta Ánimas) y Punta Ballena. Corresponde a las estribaciones costeras de las formaciones Sierra de Ánimas y Punta Ballena. El rasgo notable es la presencia de playas formadas por cantos rodados en el tramo comprendido entre los balnearios Solís y Las Flores. En la Playa Bella Vista se muestrearon dos puntos o sitios, de esta manera,

se nombran Playa Bella Vista (Casa Verde) (Figura 3) y Playa Bella Vista (El Mirlo) (Figura 4), separadas unos 800 m una de otra. Esta playa se caracteriza por presentar un sedimento compuesto principalmente por cantos rodados y sedimento tenaz (López Laborde, 2005). Las características físicas de la playa permiten clasificarla como tipo intermedia-disipativa, con energía del oleaje variable, amplia zona de barrido y pendiente moderada. Según Etchichury y Remiro (1971) los sedimentos parecen estar constituidos en casi un 90% por cuarzo, y los minerales de la fracción pesada en algunos son tan escasos que no alcanzan a 1% y los restos de conchillas no son apreciables.



Figura 3. Playa Bella Vista (Casa Verde). Foto tomada por Sergio Martínez (2018).



Figura 4. Playa Bella Vista (El Mirlo). Foto tomada por Sergio Martínez (2018).

3.3) Puerto de Punta del Este e Isla Gorriti (Depto. Maldonado):

Estas dos localidades se encuentran muy cercanas entre sí, y comparten características físicas similares. Tanto el Puerto de Punta del Este como la Isla Gorriti se encuentran dentro de la Bahía de Maldonado, la cual está ubicada en el límite físico-ecológico del estuario del Río de la Plata. En esta área se han reportado una profundidad máxima de unos 15 m. La temperatura del agua fluctúa entre 10,7 °C en invierno y 24,6 °C en verano, mientras que la salinidad varía entre 6 y 34.90 (Burone y Bayseé, 1985; Milstein y Juanicó, 1985). En lo que respecta al sustrato, se conforman principalmente por puntas rocosas con presencia de arena fina a media (Figuras 5 y 6). Las características físicas corresponden a playas de tipo intermedio-reflectivas, con alta energía del oleaje y con una pendiente más pronunciada. Al igual que las playas de Bella Vista antes

mencionadas, se cataloga en el Litoral costero comprendido entre la desembocadura del Arroyo Solís Grande (Punta Ánimas) y Punta Ballena, según lo planteado por López Laborde (2005).



Figura 5. Puerto de Punta del Este. Foto tomada por Sergio Martínez (2019).



Figura 6. Isla Gorriti. Foto tomada por Sergio Martínez (2019).

3.4) Playa Mansa (Depto. Maldonado):

Esta playa también se ubica dentro de la Bahía de Maldonado. A diferencia del Puerto de Punta del Este y de la Isla Gorriti, esta playa se constituye principalmente arena fina, y sus características físicas entran dentro de lo que se considera una playa de tipo intermedia-disipativa, con baja energía del oleaje y pendiente suave. La zona de colecta se ubicó en la parada 1 de la playa (Figura 7).



Figura 7. Playa Mansa. Foto tomada por Sergio Martínez (2019).

4) METODOLOGÍA

4.1) Trabajo de Campo:

Las localidades mencionadas en el área de estudio fueron muestreadas en dos ocasiones diferentes a fin de tener réplicas en el tiempo, a excepción de la localidad de Playa Mansa, en la cual no se encontraron suficientes bioclastos en el segundo muestreo para obtener una muestra representativa. Las colectas se realizaron fuera de la temporada estival, con el propósito de evitar el posible efecto antrópico sobre las muestras debido a la actividad turística que se da en estas zonas y que pudieran generar un sesgo en los atributos tafonómicos considerados. En el caso de *R. venosa*, las colectas se realizaron en abril del año 2016 y 2017 para la Isla Gorriti. Para el resto de las localidades, las primeras colectas fueron en abril de 2016 y las segundas en mayo de 2019. El primer muestreo de *C. fluminea* se realizó en abril de 2016 y el segundo en mayo de 2018. Se tomaron todos los bioclastos mayores a 20 mm para *R. venosa* y a 10 mm en el caso de *C. fluminea*.

La colecta se realizó de forma manual al visualizar e identificar especímenes correspondientes a las especies consideradas; y el área de muestreo abarcada fue de aproximadamente 15 m desde la línea de marea baja hacia el *backshore*, así como por 30 m paralelos a la orilla.

4.2) Trabajo de laboratorio:

Antes de comenzar con las observaciones, los especímenes fueron lavados para eliminar el sedimento y material orgánico que estuviesen adheridos a la superficie. Se dejaron secar a temperatura ambiente.

Cada ejemplar fue numerado y se registraron los atributos tafonómicos de origen físico, químico o biológico, de acuerdo con Martínez (1990), Cutler y Flessa (1995), del Río *et al.* (2001), Kolbe *et al.* (2011), Kotzian y Simões (2006), Ritter *et al.* (2013), Erthal *et al.* (2015), Pisano *et al.* (2015), los cuales incluyeron: fragmentación, alteración del color, corrosión, bioerosión, bioincrustación, talla y estructura conservada de la conchilla. Se tabularon los atributos de cada ejemplar de acuerdo con los criterios que se describen a continuación y tomando como patrón la condición de una conchilla en excelente estado de preservación.

Las observaciones fueron realizadas a simple vista y mediante lupa estereoscópica para observar detalladamente los rasgos tafonómicos que lo ameritaron.

En cuanto a las muestras de *R. venosa*, se evaluaron tanto la parte exterior como la interior según correspondió. Para el caso de las muestras de *C. fluminea*, considerando la poca variabilidad de los rasgos tafonómicos antes mencionada, las observaciones solo se hicieron en la superficie exterior de las valvas.

4.3) Caracterización de los atributos tafonómicos en *R. venosa*:

4.3.1) Fragmentación:

Se evaluó el grado de rotura de cada uno de los ejemplares colectados. Para esto se categorizó este atributo en: grado 0 (se conserva el 80% o más de la conchilla), grado 1 (se conserva entre el 80 y 20 % de la conchilla) y grado 2 (se conserva 20% o menos de la conchilla (Figura 8).

Para la consideración de este atributo se procedió a fraccionar un ejemplar completo a fin de tener una aproximación de la dimensión de los fragmentos que representaran aproximadamente el 20 % de la conchilla completa (Figura 9).

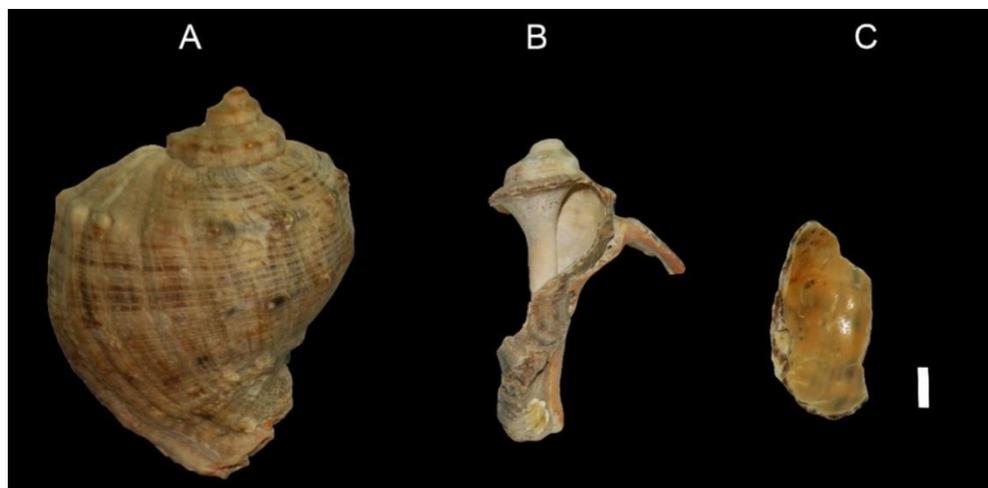


Figura 8. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de fragmentación en conchillas de *R. venosa*. Escala: 1cm.



Figura 9. Fraccionamiento de una conchilla de *R. venosa* en 5 partes equivalentes a aproximadamente el 20% de la estructura entera.

4.3.2) Alteración del color:

En este atributo se consideró la alteración del color tanto de la superficie externa como interna. Si bien se han reportado diferentes patrones para esta especie (Bruno 2016), en este caso fue considerado el desgaste del color de los ejemplares, tomando en cuenta como coloración inalterada un ejemplar capturado vivo (grado 0), la cual externamente varió de tonos marrones a marrones claros, con patrones bandeados y la parte interna de tono naranja intenso, igualmente con patrones de bandas. Los ejemplares considerados con grado 1 de alteración fueron aquellos que presentaron marrones pálidos en la superficie externa y naranja y rosada en la parte interna, y los considerados como grado 2 de alteración presentaban tonos beige a blanco en la superficie externa y rosado pálido a blanco en la superficie interna (Figuras 10 y 11). También se encontraron algunos

ejemplares que tomaron una coloración secundaria marrón-rojiza, pero esto solo se reportó en la localidad de Playa Mansa (Figura 12).

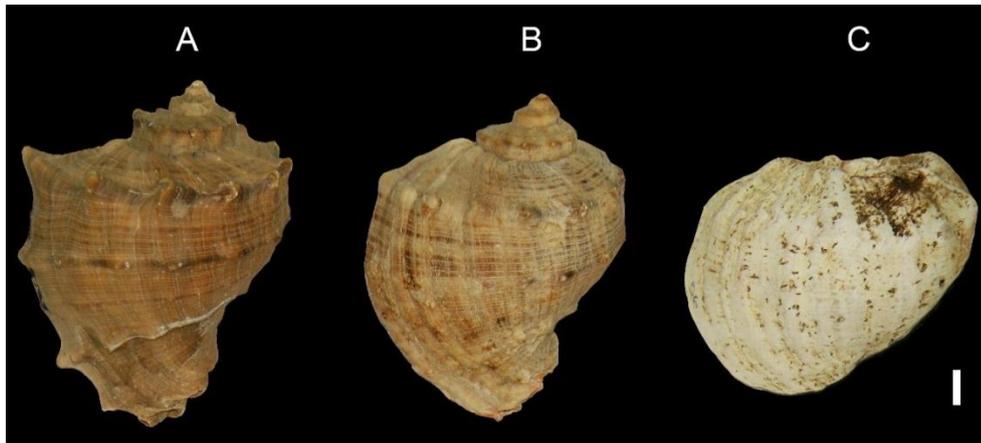


Figura 10. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de alteración del color en la superficie externa de conchillas de *R. venosa*. Escala: 1cm.

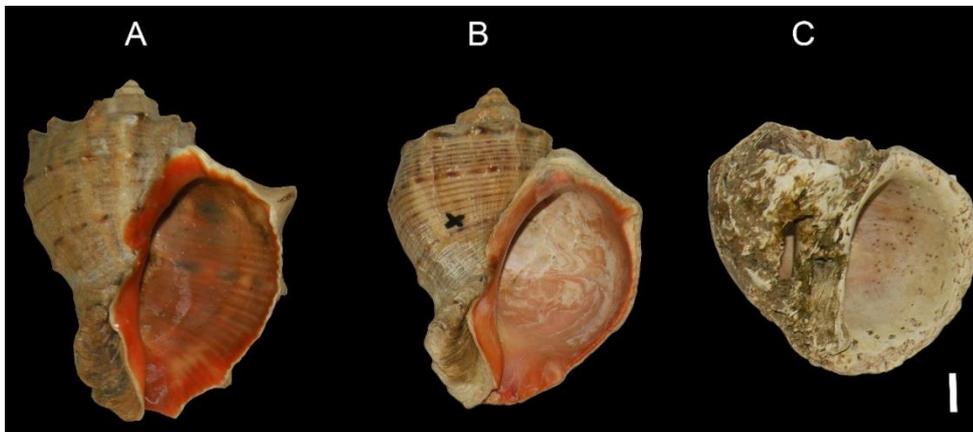


Figura 11. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de alteración del color en la superficie interna de conchillas de *R. venosa*. Escala: 1cm.



Figura 12. Coloración secundaria marrón-rojiza en ejemplares de *R. venosa* colectados en Playa Mansa. Escala: 1cm.

4.3.3) Corrosión:

El término corrosión indica una combinación de abrasión mecánica y corrosión biogeoquímica (Brett y Baird, 1986). Para la estimación de este atributo se evaluó igualmente la superficie externa e interna, tomando en cuenta la alteración producida por dichos procesos. Los ejemplares considerados como grado 0 de corrosión conservaban la mayoría de las espinas y tubérculos presentes en la superficie externa, así como el periostraco que recubre la misma, también presentaban el ápice entero y con poca o mínima presencia de signos de fracturas y disolución. Por su parte, el grado 1 de este atributo estuvo caracterizado por conchillas con la superficie desgastada, con las espinas y tubérculos mayormente raídos y algunos con agujeros, así como zona apical mayormente incompleta, por

lo general fueron considerados ejemplares enteros o mayormente enteros para este grado. Por último, el grado 2 de corrosión lo comprendieron ejemplares cuya superficie se encontraba totalmente lisa, sin presencia de espinas o tubérculos, sin existencia de periostraco. La parte interna carecía de la coloración característica y con la superficie bastante opaca con zonas blanquecinas, la zona apical se encontró casi siempre ausente o incompleta, para este grado correspondieron en su mayoría conchillas fragmentadas (Figura 13).

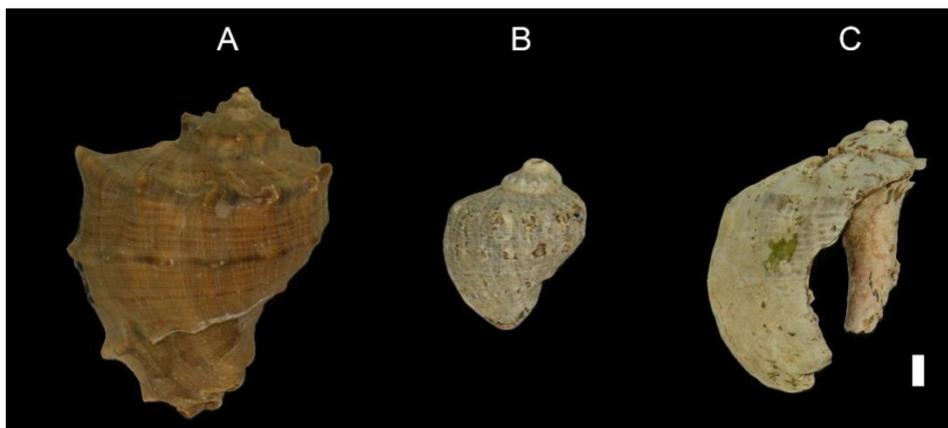


Figura 13. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de corrosión en conchillas de *R. venosa*. Escala: 1cm.

4.3.4) Bioerosión:

Para este atributo fueron consideradas las evidencias/rastros de la acción directa de organismos, como destrucción o eliminación de parte de las superficies externas e internas de la conchilla (Neumann, 1966). Como en los casos anteriores, el grado 0 consideró conchillas con 80% o más sin presencia de bioerosión, para el caso de los ejemplares considerados como

grado 1, se tomaron en cuenta aquellos ejemplares con bioerosión entre el 80 y 20% de la superficie del gasterópodo, y los considerados como grado 2, presentaban signos de bioerosión en más del 80% de la superficie evaluada (Figuras 14 y 15).

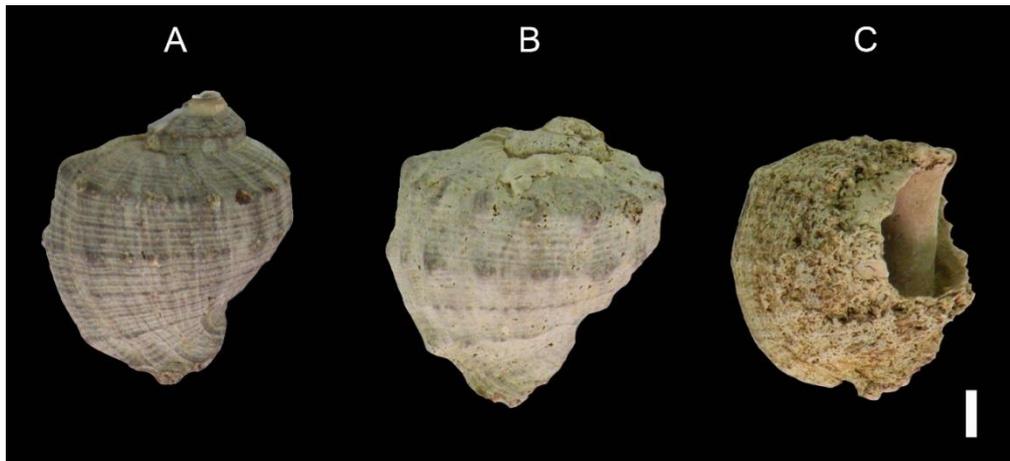


Figura 14. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de bioerosión en la superficie externa de conchillas de *R. venosa*. Escala: 1cm.

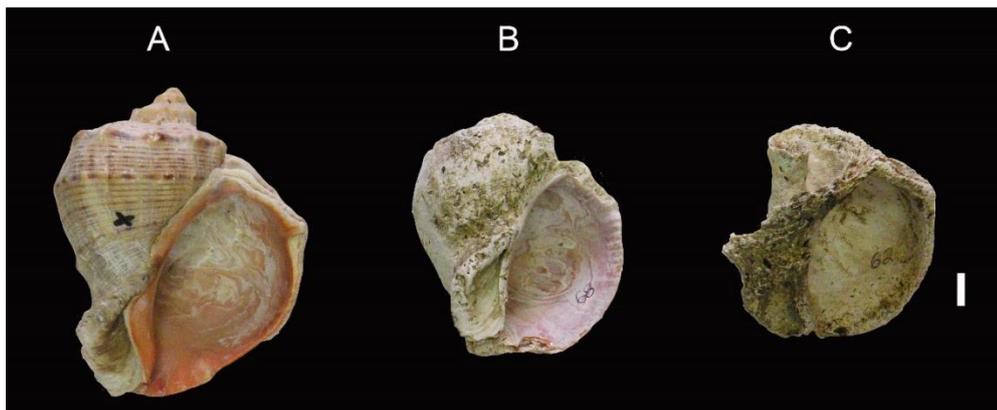


Figura 15. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de bioerosión en la superficie interna de conchillas de *R. venosa*. Escala: 1cm.

4.3.5) Bioincrustación:

Al igual que en la bioerosión, se tomaron en cuenta los restos de organismos que usan la superficie de estos moluscos para cumplir funciones vitales. Pero al contrario de la bioerosión, donde se elimina parte del material de la superficie, la bioincrustación incorpora estructuras calcáreas en ella. Los ejemplares considerados con grado 0 de bioincrustación, no exhibían restos, o apenas presentaban presencia de organismos incrustantes, los evaluados como grado 1 fueron aquellos que estaban cubiertos entre el 80 y 20% de su superficie y el grado 2 de bioincrustación presentaron más del 80% de su superficie cubierta por organismos incrustantes (Figuras 16 y 17).

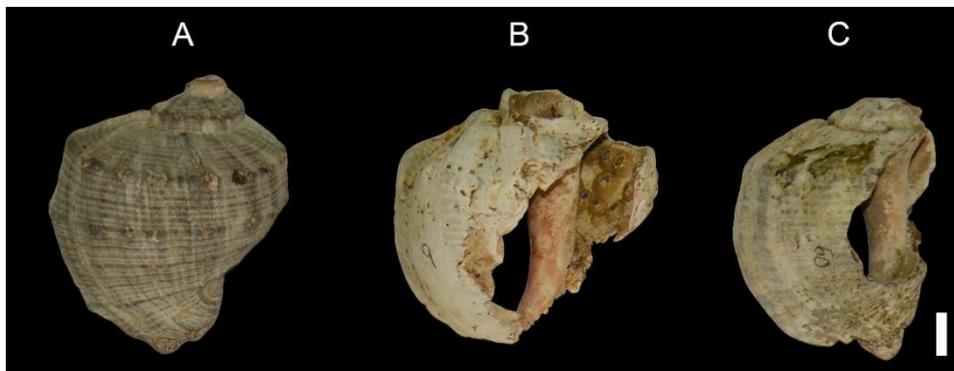


Figura 16. A) Grado 0; B) Grado 1 y B) Grado 2 de bioincrustación en la superficie externa de conchillas de *R. venosa*. Escala: 1cm.

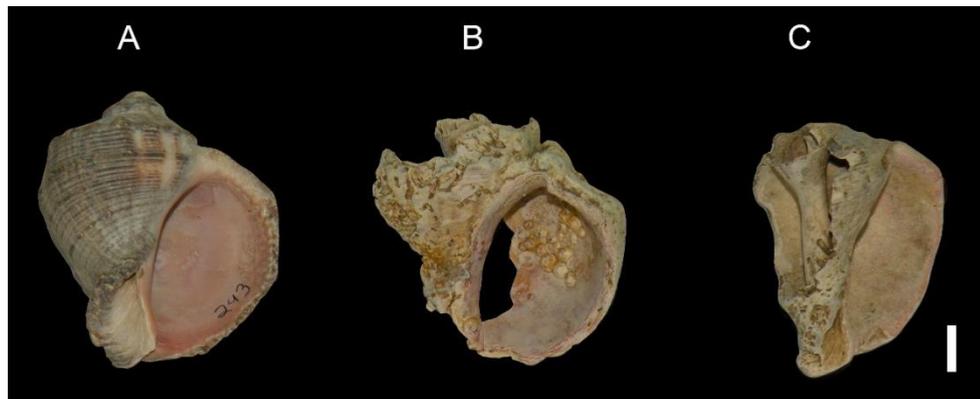


Figura 17. A) Grado 0; B) Grado 1 y C) Grado 2 de bioincrustación en la superficie interna de conchillas de *R. venosa*. Escala: 1cm.

4.3.6) Estructura conservada:

Con el propósito de estimar qué parte de la conchilla de *R. venosa* fue más frecuente entre los restos encontrados después de la muerte del animal, se tomó en cuenta cuál parte de la concha conformaba cada una de las piezas colectadas. De esta manera se categorizó el grado 0 como una pieza constituida solo por un fragmento del gasterópodo que no fuese parte de la columela o presentara restos de esta (Figura 18A), para el grado 1 fueron incluidos los fragmentos conformados solo por la columela (Figura 18B) y en el grado 2 se incluyeron las partes constituidas por un fragmento como el del grado 0 junto con la columela o parte de esta (Figura 18C).

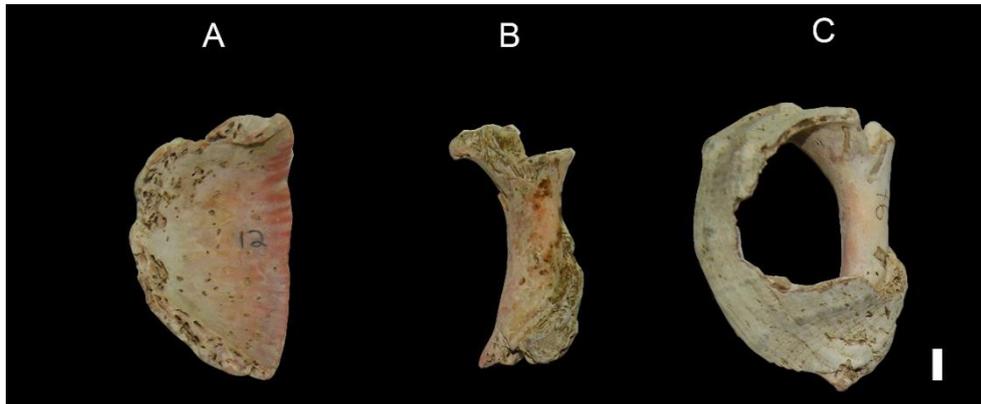


Figura 18. Estructura conservada en las observaciones en conchillas de *R. venosa*. A) Fragmento sin columela (Grado 0); B) solo columela (Grado 1) y C) fragmento más columela (Grado 2). Escala: 1cm.

4.3.7) Talla:

Para esta categoría se evaluaron las longitudes de los ejemplares enteros y fragmentos. Las conchillas consideradas como grandes fueron aquellas cuya longitud fue mayor a los 6 cm, las incluidas en el tamaño mediano presentaban longitudes entre 6 y 4 cm y entre las pequeñas se consideraron las conchillas con longitud menor a 4 cm (Figura 19). Para el caso de los fragmentos incompletos, se hizo una estimación visual comparando la pieza a observar con un ejemplar completo, de esta manera se logró una aproximación del tamaño del ejemplar completo a través del fragmento encontrado.

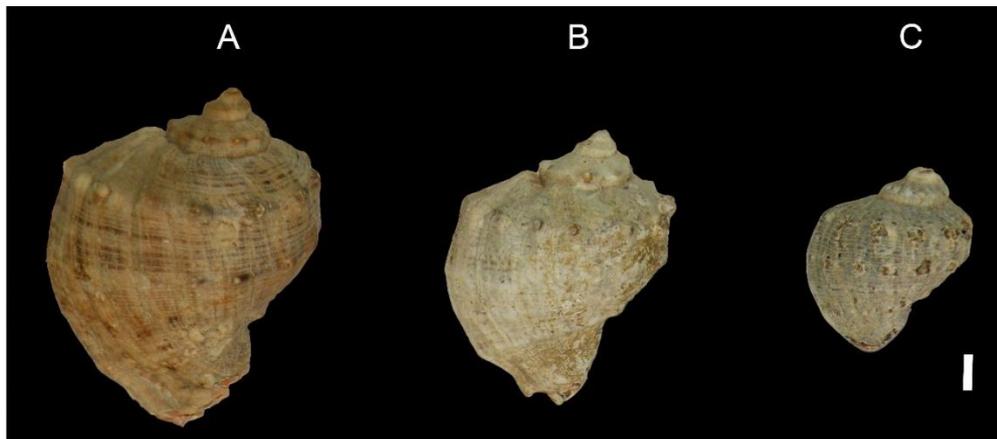


Figura 19. Tallas consideradas en las en conchillas de *R. venosa*: A) grande; B) mediano y C) pequeño. Escala: 1cm.

4.4) Caracterización de los atributos tafonómicos en *C. fluminea*:

En el caso de las muestras de *C. fluminea*, cada valva fue dividida en cuatro regiones (Figura 20). Con la finalidad de separar el área charnelar del resto de la valva, de esta manera se procuró observar si esta área y la central, al ser más convexas son más propensas al desgaste que las secciones laterales. También se buscó constatar si el desgaste por roce con el sedimento o abrasión es mayor en el área charnelar y umbonal, al considerarse estas zonas más pesadas y con forma subtriangular. Cada una de estas secciones se categorizó según los atributos tafonómicos mencionados para el caso de *R. venosa*, a excepción de la coloración, que en este caso fue considerada como presencia de periostraco en los grados mencionados; además en este caso no se consideraron las tallas (por ser muy homogéneas) ni las estructuras conservadas (no se encontró un tipo de fragmentación tal que la justificara).

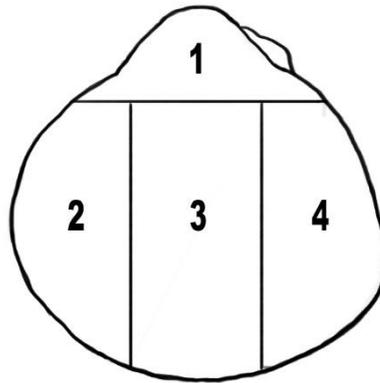


Figura 20. Secciones de las valvas consideradas: 1) umbón, 2) anterior, 3) central, 4) posterior.

Para cada atributo se consideraron los mismos grados que para el caso de *R. venosa*, de esta forma se tabuló de la siguiente manera.

4.4.1) Fragmentación:

Grado 0: Se conservó más del 80 % de la sección de la valva correspondiente (Figura 21).

Grado 1: Se conservó entre el 80 y 20 % de la sección de la valva

Grado 2: Se conservó el 20 % o menos de la sección de la valva.

4.4.2) Periostraco:

Grado 0: La sección de la valva presentó periostraco en el 80 % o más de la superficie evaluada (Figura 21A).

Grado 1: La sección de la valva presentó periostraco en el 80 a 20 % de la superficie evaluada (Figura 21B).

Grado 2: La sección de la valva presentó periostraco en el 20 % o menos de la superficie estudiada (Figura 21C).

4.4.3) Corrosión:

Grado 0: El 20 % o menos de la superficie evaluada de la sección de la valva presentó signos de corrosión (Figura 21A).

Grado 1: Entre el 80 y 20 % de la superficie evaluada de la sección de la valva presentó signos de corrosión (Figura 21B).

Grado 2: El 80 % o más de la superficie evaluada de la sección de la valva presentó signos de corrosión (Figura 21C).

4.4.4) Bioerosión y Bioincrustación:

Los grados 0, 1 y 2 consideraban el mismo porcentaje antes mencionado para la presencia de trazas de bioerosión y bioincrustación, sin embargo no se registró presencia de estos atributos en ninguna de las muestras evaluadas.

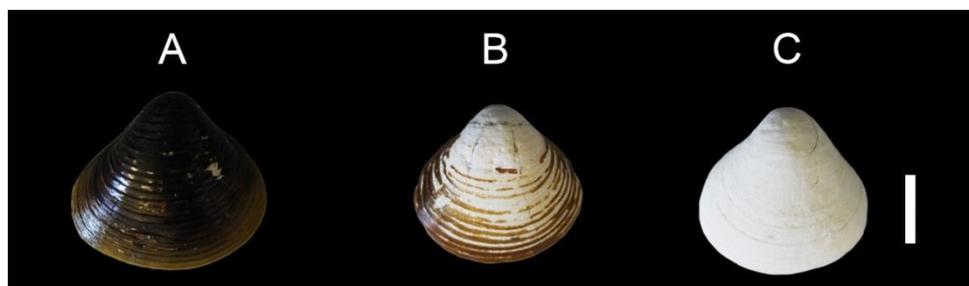


Figura 21. Ejemplares de *C. fluminea* con: A) grado 0 de fragmentación, periostraco y corrosión; B) grado 1 de periostraco y corrosión; C) grado 2 de periostraco y corrosión. Escala: 1cm.

4.5) Análisis estadísticos:

Se realizaron distribuciones de frecuencias de las categorías de cada atributo tafonómico considerado dentro de cada localidad y réplica, según correspondió, y en el caso de *C. fluminea* de cada parte de la valva considerada. Con los datos resultantes se elaboraron histogramas para cada réplica y localidad.

Debido al no cumplimiento de los supuestos de normalidad y homocedasticidad necesarios para el empleo de análisis estadísticos paramétricos, se aplicaron pruebas no paramétricas. En este caso la prueba de χ^2 fue empleada para contrastar si las características observadas en cada localidad y réplica son independientes o no. Los valores de $p < 0.05$ denotan una diferencia significativa entre las frecuencias obtenidas en los atributos evaluados.

Se realizó un análisis de cluster para observar las agrupaciones de las muestras según los atributos más representativos en cada una, con ello se logró asociar las localidades que presentaron mayor homogeneidad en cada grupo. Para esto, se aplicó como algoritmo el promedio de grupo de pares no ponderados (UPGMA por sus siglas en inglés), donde los conglomerados se unen en función de la distancia promedio entre todos los miembros en los dos grupos. Asimismo se empleó como índice de similitud el de Manhattan, por considerarse más apropiado para este tipo de variables ordinales (Sneath y Sokal, 1973; del Río *et al.*, 2001)

Para visualizar la ordenación de las muestras de las diferentes localidades según los atributos considerados, se crearon diagramas ternarios, conocidos como tafogramas ternarios cuando son empleados en este tipo de estudios (Kowalewski *et al.*, 1995). Este análisis solo se empleó para las muestras de *R. venosa*, debido a que los datos provenientes de *C. fluminea* presentaron muy poca variabilidad de los atributos.

Finalmente se aplicó un análisis de correspondencia, tomando en cuenta todas las localidades y considerando tres ejes, para evaluar las relaciones existentes entre los atributos tafónomicos. Los análisis fueron procesados con la hoja de cálculo Microsoft Excel y el paquete estadístico PAST (Hammer y Harper, 2006).

5) RESULTADOS

Las tablas 1 y 2 (Anexos) contienen los valores obtenidos para todas las localidades y réplicas en el caso de *Rapana venosa* y para las réplicas consideradas en la localidad de San Pedro para el caso de *Corbicula fluminea*.

La tabla 1 muestra la cantidad y frecuencia relativa de ejemplares que se colectaron en cada localidad y su correspondiente réplica. Cada colecta estuvo sujeta a la cantidad de conchillas presentes en el área de muestreo, por lo que para algunas localidades o réplicas se lograron colectar más conchillas que en otras. Las réplicas más homogéneas y con mayor número de ejemplares fueron las de Casa Verde con 269 y 280 conchillas colectadas en cada una. Las siguientes en similar número de especímenes fueron las muestras del Puerto de Punta del Este con 82 conchillas colectadas en el primer muestreo y 149 en el segundo. En la Isla Gorriti se encontraron más cantidad de conchillas pero con mayor diferencia de individuos por réplica (201 y 99 ejemplares). La localidad con mayor diferencias entre replicas fue El Mirlo, donde se colectaron 43 conchas en el primer muestreo y 271 en el segundo. En Playa Mansa solo se pudo efectuar un muestreo donde se colectaron 53 ejemplares, pero no se encontraron conchas al momento de realizar el segundo muestreo, por lo que esta localidad no cuenta con réplica.

La tabla 2 (Anexos) correspondiente a los datos de *C. fluminea*, muestra la cantidad de valvas colectadas en cada réplica; para esta especie no se consideró implicar varias localidades debido a la poca variación observada preliminarmente, lo que fue corroborado por los resultados obtenidos. Se colectaron números similares de valvas en cada réplica, siendo 318 en la primera y 303 en la segunda.

5.1) DISTRIBUCIÓN DE FRECUENCIA DE LOS RASGOS TAFONÓMICOS EN *Rapana venosa*

5.1.1) Isla Gorriti

En cuanto a la **fragmentación** observada en las conchas de *R. venosa* colectadas en los dos muestreos de Isla Gorriti, se observa que dominan los ejemplares con una fragmentación media, en la cual se mantiene del 80% al 20% de la totalidad de la concha, representando esta categoría más de la mitad de la muestra (59%) en el caso del primer muestreo y 47% en el segundo. En ambos casos, en esta localidad se encontró que los ejemplares con mayor grado de fragmentación (menos del 20% de la concha) fueron los siguientes en frecuencia, representando el 38% de la totalidad de la muestra en el primer muestreo y un poco más frecuentes en el segundo (47%). Por último, se obtuvo un menor porcentaje (3% en el

primero y 5% en el segundo) de especímenes más enteros (<20% de la concha) (Figura 22).

En consideración a la **coloración**, en la primera y segunda colecta dominaron las conchillas con alteración del color intermedia representando cerca del 71% y 84% de la muestra, respectivamente, seguido por los ejemplares con alta alteración del color constituyendo el 29 % de la primera muestra y 16% de la segunda, y sin presencia de ejemplares considerados sin alteración del color en ambos casos.

Por su parte, la **corrosión** estuvo dominada en su totalidad por los ejemplares con corrosión intensa en el primer muestreo y algo menos en el segundo (91% de la muestra); sin embargo, en este último si se observaron algunos ejemplares con valores medios de corrosión (9%) y en ambas colectas no se encontraron conchas con corrosión mínima.

En lo que respecta a la **bioerosión**, en los dos muestreos se obtuvieron frecuencias similares para los grados intermedio e intenso; en el caso de la primera colecta el grado intermedio representó casi el 49 % de la muestra y el grado intenso cerca del 50 %. En la segunda colecta se obtuvo cerca del 40% de los ejemplares con grado intermedio de bioerosión y 50% con bioerosión intensa; en ambos casos se encontraron muy pocos ejemplares con mínima bioerosión con solo el 1% de la muestra en el primer muestreo y 10 % en el segundo. Entre las trazas de bioerosión registradas en esta localidad se encontraron: *Caulostrepsis*, la cual representó la traza más

frecuente y trazas indeterminadas caracterizadas por presentar canales perforados de forma rectilínea (Figuras 29 (A y B) y Figura 30).

Contrastando con las frecuencias anteriores, la **bioincrustación** se vio representada en la mayoría de ejemplares en la categoría mínima en ambos muestreos (aproximadamente 75% en el primero y 74% en el segundo), seguido por el 24% y 25% de la muestra con ejemplares con bioincrustación media en el primer y segundo caso, y solo el 1% de las conchas presentaron bioincrustación intensa en los dos muestreos realizados en esta isla. Entre los organismos incrustantes registrados se encontraron: balanos, ostras, briozoarios y un tubo de poliqueto serpúlido en la primera colecta de esta localidad (Figuras 32, 33 y 34).

Considerando la **estructura conservada** en cada ejemplar, se notó que la mayoría conservaba la columela y al menos otro fragmento de la conchilla, representando cerca del 50% de la primera muestra y 54% de la segunda, seguido por fragmentos de la conchilla sin columela, dispuestos equitativamente (41% en cada muestreo), y por último, solo un poco menos del 10% en la primera colecta y 5 % de la segunda estuvo conformada solo por columelas o parte de ellas.

Finalmente, la **estructura de tallas** obtenida se vio conformada principalmente por ejemplares de tallas medianas (entre 6 y 4 cm, resultando alrededor del 72% de la primera muestra), seguido de las conchillas grandes (>6 cm), representando un 28% del total reunido. Sin embargo, en el segundo muestreo dominaron los ejemplares de tallas

grandes en primer lugar (66%) y tallas medianas en segundo (34%). No se registraron individuos o fragmentos de ejemplares de tallas pequeñas (<4cm) (Figura 22).

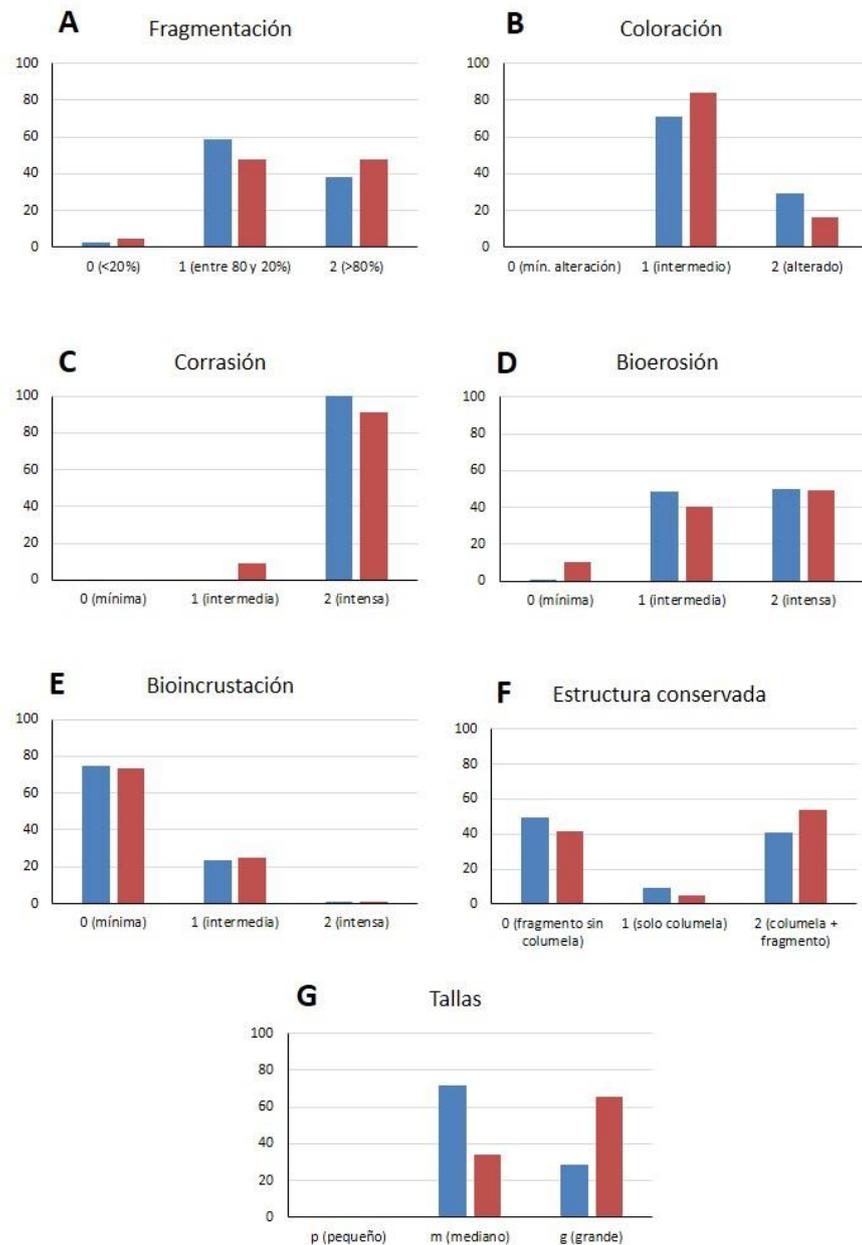


Figura 22. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en las conchillas de *R. venosa* en Isla Gorriti 1 (azul) e Isla Gorriti 2 (rojo). Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.

5.1.2) Playa Mansa

Para esta localidad solo se realizó una colecta, por lo que no se pueden realizar comparaciones entre réplicas como en el resto de las localidades. La muestra procesada estuvo dominada por ejemplares enteros o con más del 80% de la conchilla, lo cual representó poco más del 71%, seguido por ejemplares con fragmentación media (21%) y con una menor cantidad de fragmentos pequeños (8% aproximadamente).

En cuanto a la **coloración**, predominaron los ejemplares con una alteración media (79%), seguido por conchillas con gran pérdida de la coloración original (21%) y sin presencia de ejemplares con la coloración inalterada.

En el caso de la **corrosión**, dominaron las conchillas con corrosión intensa (87%), seguido por ejemplares cuya superficie presentaba corrosión media (13% de la muestra) y ausencia de ejemplares con baja corrosión.

Para esta localidad, la **bioerosión** observada en las conchillas fue mayormente intermedia, representando casi un 70% de la muestra, seguido por el 17% de las conchillas con bioerosión mínima y solo cerca del 13% de la muestra con bioerosión intensa. Entre las trazas de bioerosión se encontraron *Caulostrepsis* y las trazas indeterminadas mencionadas anteriormente (Figuras 29 (A y B) y Figura 30).

En el caso de la **bioincrustación**, más de la mitad de los ejemplares fueron observados con mínima presencia de restos de organismos

incrustantes (55%), mientras que un poco menos del 38% de la muestra presentó bioincrustación intermedia y solo el 8% de los ejemplares registró alta presencia. Para esta localidad se observaron balanos, ostras y briozoarios (Figuras 33 y 34).

En esta playa casi la totalidad de la muestra (96%) estuvo representada por fragmentos pequeños sin columela, solo el 4% de las conchillas se conformaban de piezas con columela y no se registró ningún fragmento constituido solo por columela.

En cuanto a las **tallas** de los ejemplares colectados, en su mayoría fueron de tamaño mediano (62%), seguido por ejemplares grandes (38%) y no se encontró ningún ejemplar pequeño (Figura 23).

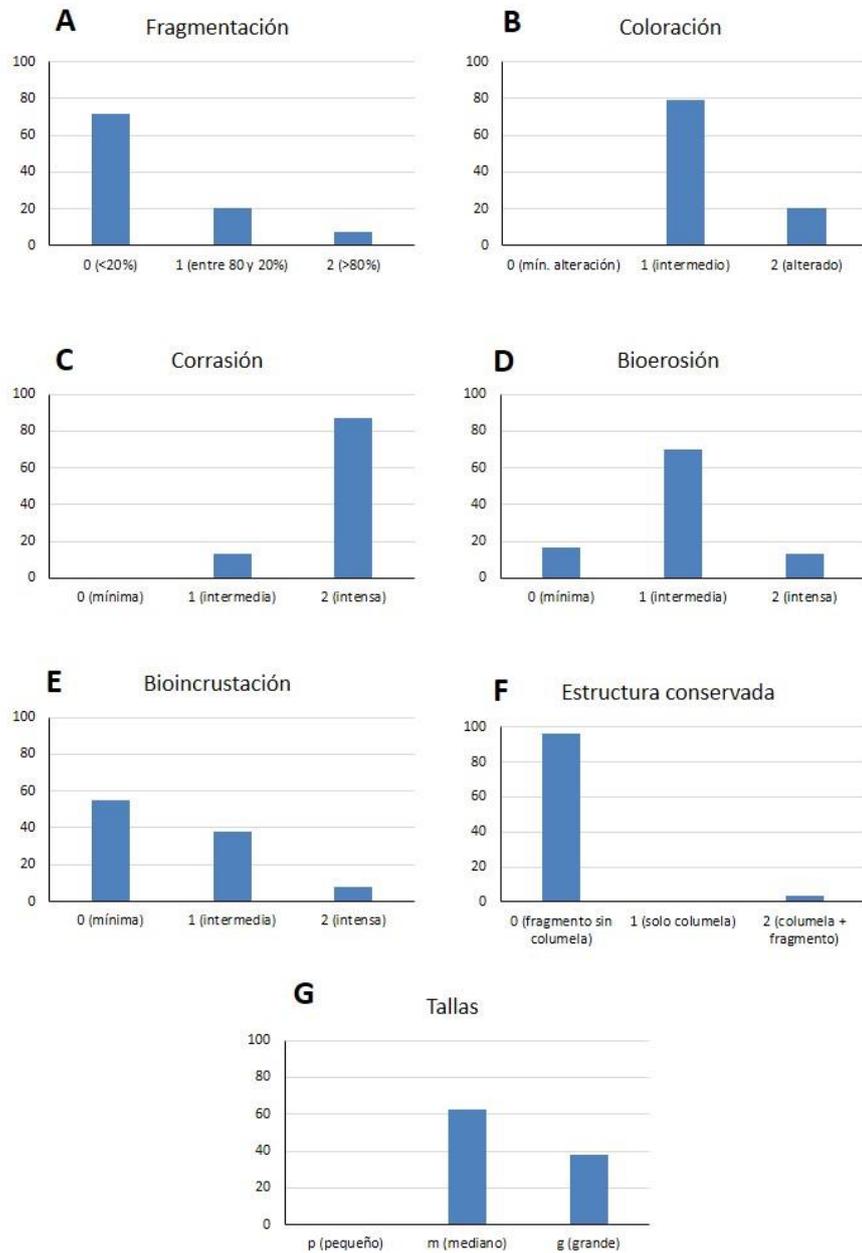


Figura 23. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en las conchillas de *R. venosa* en Playa Mansa. Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.

5.1.3) Puerto de Punta del Este

En la localidad del Puerto de Punta del Este se obtuvo que en el primer muestreo hubo mayor frecuencia de conchillas con un grado de **fragmentación** medio (cerca del 59%), seguido por partes más fragmentadas (32%) y solo aproximadamente el 10% de conchillas con más del 80% de la estructura preservada. En el segundo muestreo dominaron levemente los trozos más fragmentados (4%), seguidos por las conchillas con fragmentación media (44%), y al igual que en la primera ocasión, los que menos dominaron fueron las conchillas más enteras (8%).

En ambos casos se obtuvo mayor predominancia de conchillas con **alteración** media **del color** (51% en el primero y 73% en el segundo), seguido de fragmentos con severa alteración (49% y 27%) y en ninguno de los casos se encontraron conchillas sin coloración alterada.

No ocurrió lo mismo considerando la **corrosión**, ya que en los dos muestreos realizados en esta localidad se obtuvo que la gran mayoría de las conchillas presentaban alta corrosión (96% en el primero y 97% en el segundo), y unas pocas presentaron corrosión media (4% y 3%), sin presencia de ejemplares con baja corrosión.

En cuanto a la **bioerosión** las frecuencias fueron similares en ambos muestreos, donde dominaron las conchas con bioerosión media, un poco más del 62% en el primero y 52% en el segundo, con menor frecuencia se encontraron ejemplares con intensa bioerosión (37% y 41%) y solo un pequeño porcentaje presentó baja bioerosión (cerca del 1% y 7%). Entre

las trazas registradas se encontraron *Caulostrepsis*, las trazas indeterminadas y un único ejemplar con presencia de *Entobia* en la segunda réplica de esta localidad (Figuras 29 y 30).

Para la **bioincrustación** también se obtuvieron tendencias similares en las dos colectas, con poco más de la mitad de las conchillas con mínima bioincrustación (51% en la primera y 54% en la segunda), seguido de bioincrustación intermedia (29% y 28%) y en menor frecuencia ejemplares con bioincrustación intensa (20% y 18%). Considerando qué parte de la conchilla se encuentra en mayor cantidad, en el caso de ambos muestreos, representando casi el 70 % de la primera muestra y 45 % de la segunda, dominaron los fragmentos sin columela. Consecutivamente se encontraron fragmentos que conservaban la columela o parte de esta (33% y 41%) y por último, fragmentos conformados solo por columela (6% y 14%). Como en el resto de las localidades, en esta se encontraron bioincrustaciones de balanos, ostras y briozoarios (Figuras 33 y 34).

Por último, la **estructura de tallas** en los dos muestreos estuvo dominada por ejemplares medianos (sobre el 61% en el primero y 64% en el segundo), seguido de las tallas grandes (39% y 34%) y sin presencia de tallas pequeñas en el primer muestreo y solo el 2% de las muestra en el segundo (Figura 24).

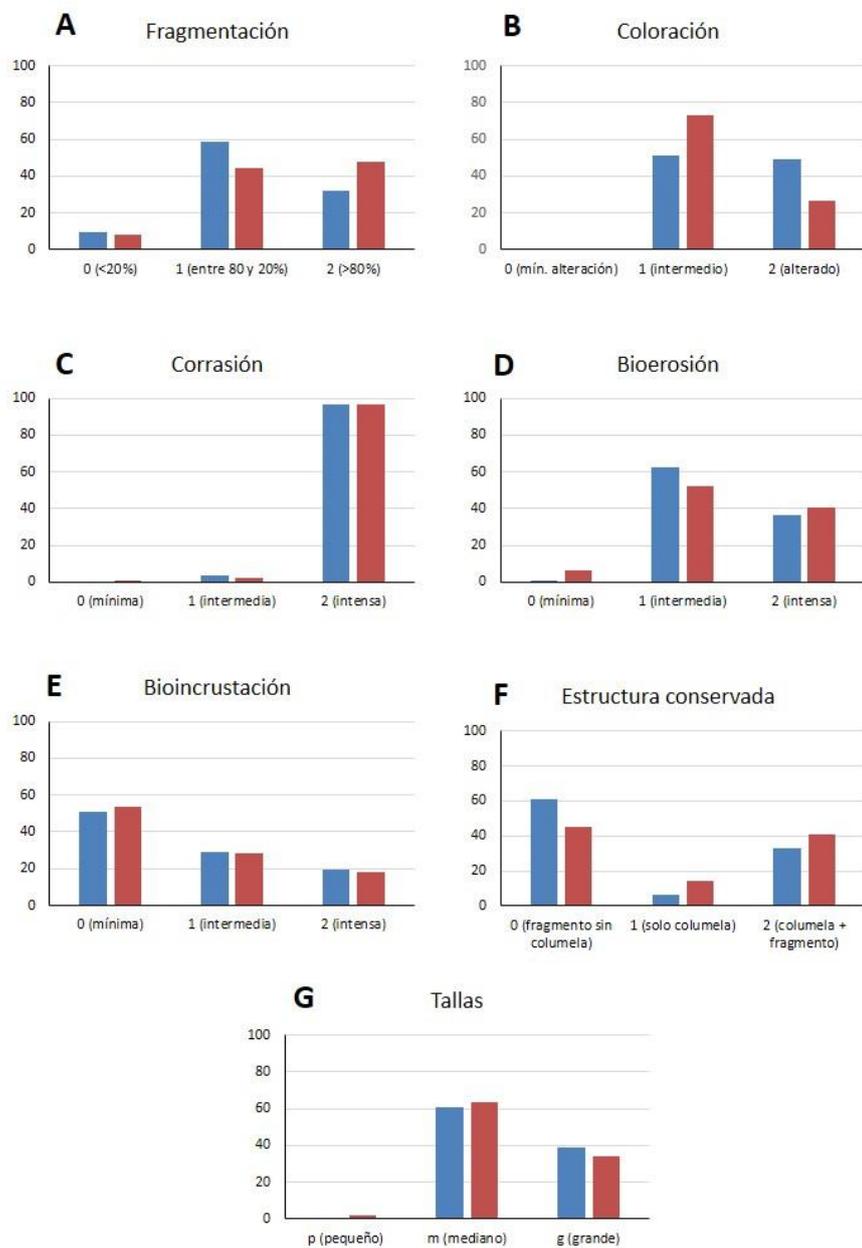


Figura 24. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en las conchillas de *R. venosa* en el Puerto de Punta del Este 1 (azul) y Puerto Punta del Este 2 (rojo). Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.

5.1.4) Playa Bella Vista (Casa Verde)

En la playa de Bella Vista (Casa Verde), se encontró que en la primera colecta fueron las conchillas mayormente enteras las que dominaron (casi un 55%), seguidas por las de grado medio de **fragmentación** (37%) y en menor proporción ejemplares más fragmentados (8%). Mientras que en el segundo muestreo se encontraron más ejemplares con grado medio de fragmentación (cerca del 75%), seguido de las conchillas más fragmentadas (13%) y un porcentaje similar de conchillas mayormente enteras (12%).

En el caso de la **coloración**, las frecuencias variaron apenas entre los dos muestreos, donde casi la totalidad de los ejemplares en la primera colecta (99%), y el 100% en la segunda fueron conchillas con alteración media del color, mientras que solo el 1% de la primera muestra fueron ejemplares sin coloración.

En lo que respecta a la **corrosión**, tanto en el primero como segundo muestreo, fue la corrosión intensa la que dominó (75% y 91% respectivamente), seguido por los ejemplares con corrosión intermedia (25% y 8%) y apenas 1 ejemplar con mínima corrosión encontrado en el segundo muestreo.

En ambas colectas se encontraron mayor cantidad de conchillas con mínima **bioerosión**, algo menor al 68 % en el primero y casi un 52% en el segundo, seguidas por las que presentaron mediana bioerosión (30% y 45%) y por último, menos proporción de ejemplares con bioerosión intensa

(2% y 3%). En esta localidad se registraron trazas de *Caulostrepsis* y las trazas indeterminadas (Figuras 29 (A y B) y 30).

La **bioincrustación** mostró el mismo patrón que la bioerosión, ya que en ambas colectas dominaron las conchillas con mínima presencia de organismos incrustantes (94% en el primero y 95% en el segundo), seguido por ejemplares con bioincrustación intermedia (6% y 4%) y ningún ejemplar con bioincrustación intensa en el primer muestreo y solo cerca del 1% de la muestra en el segundo. Entre los organismos incrustantes se encontraron balanos, ostras y briozoarios (Figuras 33 y 34).

Igualmente, en ambos muestreos se repiten las proporciones tomando en cuenta la **parte de la conchilla** encontrada, en ambos casos dominaron los fragmentos que no presentaban columela o restos de ella (casi 90 % en el primero y 84% en el segundo), a continuación las conchillas conformadas por algún fragmento y columela (2% y 3%), y por último, la menor frecuencia fue para las partes constituidas solo por columela (8% y 13%).

En cuanto a las **tallas**, se destaca que el primer muestreo realizado en esta localidad fue el único en el que dominaron las tallas pequeñas (casi el 56%), seguida por las tallas medianas (43%) y grandes (1%), por otro lado, en el segundo muestreo dominaron las tallas medianas (69 %), aunque las pequeñas también fueron representativas (31%) y al igual que el anterior, las tallas grandes fueron las más escasas (menos del 1%) (Figura 25).

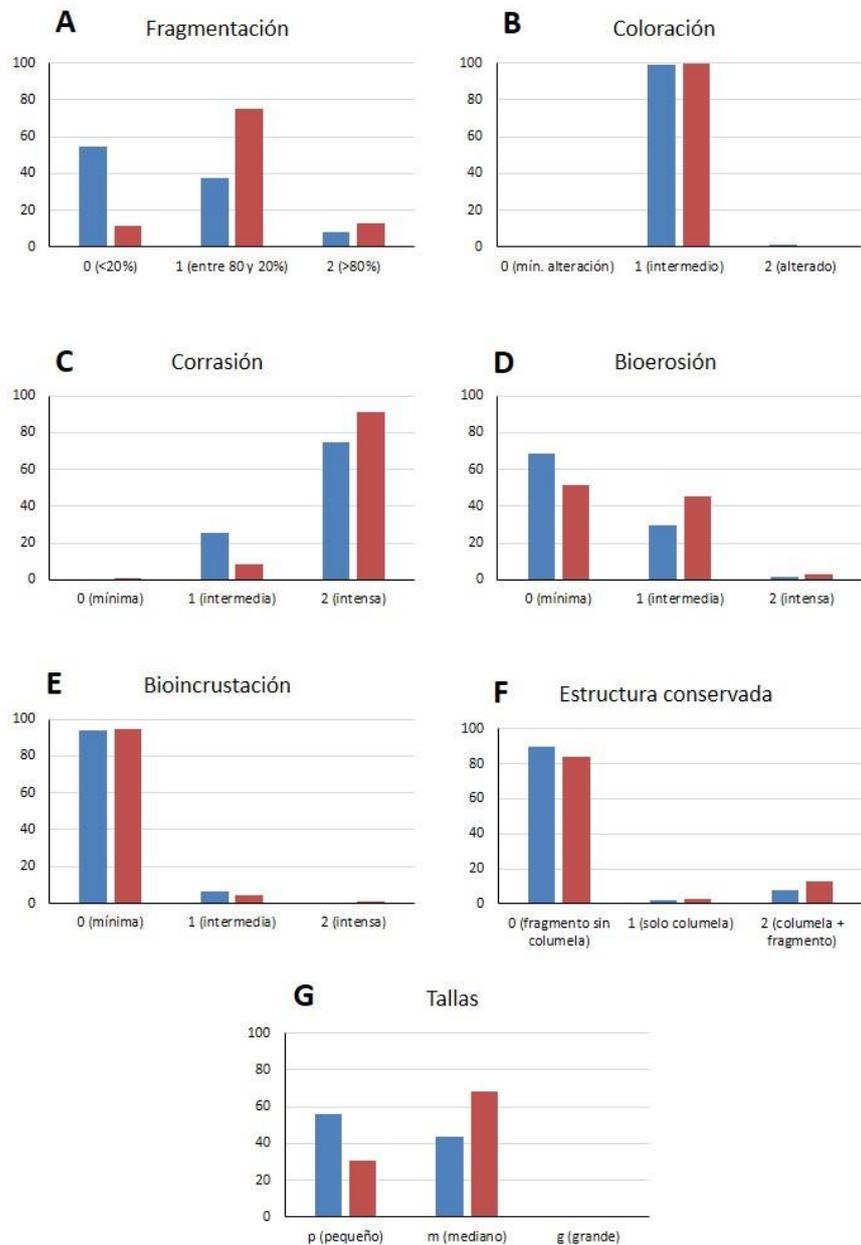


Figura 25. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en las conchillas de *R. venosa* en la Playa Bella Vista (Casa Verde) 1 (azul) y Playa Bella Vista (Casa Verde) 2 (rojo). Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.

5.1.5 Playa Bella Vista (El Mirlo)

En el primer muestreo realizado en Playa Bella Vista (El Mirlo) se encontró que la **fragmentación** de las conchillas estuvo más o menos repartida equitativamente entre los grados considerados, el mayor porcentaje estuvo representado por las conchillas menos fragmentadas (40%), seguidas por las de fragmentación intermedia (37%) y fueron menos frecuentes las más fragmentadas (23%); en el segundo muestreo se observó la misma tendencia pero con mayor rango de diferencia entre los grados evaluados, donde las menos fragmentadas representaron cerca del 55%, seguido de las conchillas con fragmentación intermedia (40%), y las menos frecuentes fueron las más fragmentadas (6%).

En lo que respecta a la **coloración**, en ambos muestreos el grado de alteración del color dominante fue el intermedio, representando poco más del 95% de la muestra en el primero y cerca del 94% en el segundo; solo se observaron muy pocos ejemplares con coloración severamente alterada tanto en la primera como segunda colecta (5% y 6%) respectivamente, y no se obtuvieron ejemplares sin alteración del color en ninguno de los dos casos.

Para la **corrosión** las tendencias fueron similares en las dos muestras, donde dominaron las conchillas con corrosión intensa (79% en la primera y 60% en la segunda), seguida de las conchillas con corrosión intermedia (21% y 40%) y sin presencia de conchillas con corrosión mínima.

En cuanto a la **bioerosión**, en ambos casos dominaron los ejemplares con mínima bioerosión con porcentajes similares en los dos muestreos (60% y 59%), a continuación las conchillas con bioerosión media (40% y 38%), y no se encontraron conchillas con bioerosión intensa en el primer muestreo y solo cerca del 3% de la muestra en el segundo. En esta localidad se encontraron *Caulostrepsis*, trazas indeterminadas y *Centrichnus* (Figuras 29 (A y B), 30 y 31).

Considerando la **bioincrustación**, en las dos colectas los ejemplares dominantes fueron los que presentaban mínima presencia de organismos incrustantes (98% en la primera y 93% en la segunda), no se encontraron conchillas con bioincrustación intermedia en el primer muestreo y solo casi un 6% en el segundo; en tanto que en ambos casos se reportaron algunos pocos ejemplares con bioincrustación intensa (2% y 1%). Los organismos incrustantes registrados fueron balanos, ostras y briozoarios (Figuras 33 y 34).

Para esta localidad los **fragmentos** analizados más frecuentes fueron aquellos conformados por partes que no presentaban columela (72% en el primero y 92% en el segundo), seguidos por los que poseían al menos un fragmento de esta (19% y 5%), y por último, los que solo estaban conformados por la columela (9% y 3%).

La **estructura de tallas** en ambos muestreos estuvo dominada por conchillas de tamaño mediano (56% en el primero y 74% en el segundo),

seguida por la de tamaños pequeños (42% y 23%) y en menor proporción ejemplares grandes (2% y 3%) (Figura 26).

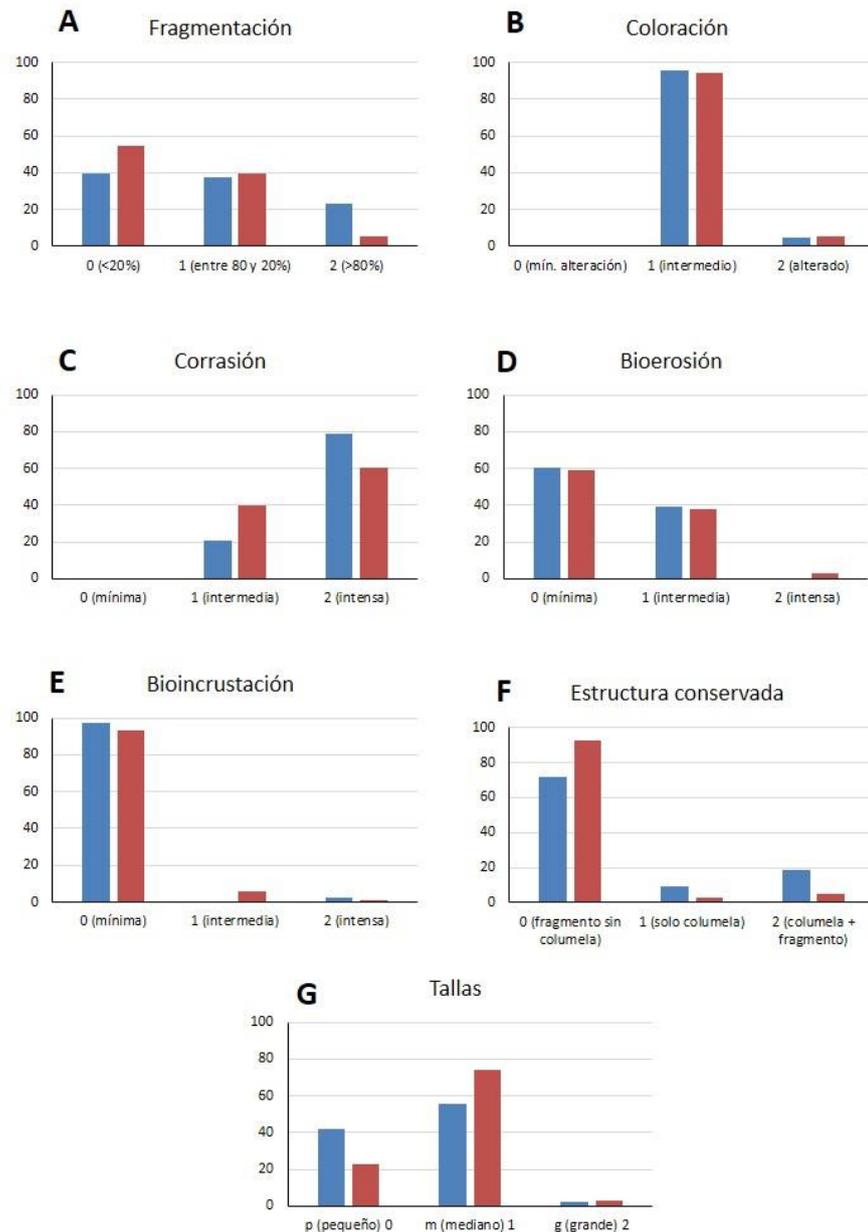


Figura 26. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en las conchillas de *R. venosa* en la Playa Bella Vista (El Mirlo) 1 (azul) y Playa Bella Vista (El Mirlo) 2 (rojo). Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.

5.1.6) Comparación de frecuencias de los atributos tafonómicos incluyendo todas las localidades.

La figura 27 muestra los porcentajes de cada grado considerado por atributo tafonómico en cada una de las localidades y sus réplicas. Más adelante, en las distribuciones de frecuencia por cada colecta, se muestra de forma detallada las diferencias entre cada playa y réplica. Sin embargo, de manera general en esta figura se puede apreciar que las playas de Isla Gorriti y el Puerto de punta del Este presentaron menores porcentajes de grado 0 de fragmentación y mayores porcentajes de grados 1 y 2 de esta, caso contrario a lo obtenido con las muestras de Casa Verde y El Mirlo que mostraron una tendencia inversa. Playa Mansa fue la localidad con mayor porcentaje de conchillas con menor fragmentación.

La alteración del color fue bastante uniforme y en la mayoría de las localidades se observó mayor porcentaje de grado 1 de alteración.

La corrosión también fue uniforme pero en este caso el mayor porcentaje se obtuvo para el grado 2 de este atributo en todas las colectas.

En el caso de la bioerosión el grado 1 fue el más frecuente, a pesar de esto se observa una clara diferencia entre localidades, donde dominó el grado 0 en Casa Verde y El Mirlo, mientras que el grado 1 y 2 fue más frecuente en la Isla Gorriti y el Puerto de Punta del Este. En Playa Mansa el mayor porcentaje correspondió al grado 1.

Para la bioincrustación se obtuvo que el grado 0 fue el más frecuente en todas las localidades, sin embargo, se nota que las muestras de Isla Gorriti, Playa Mansa y el Puerto de Punta del Este presentaron mayor cantidad de conchillas con grado 1 y 2 de bioincrustación, siendo esta última la que presentó mayor cantidad de muestras con incrustaciones.

En cuanto a la estructura conservada se aprecia en todas las localidades que los mayores porcentajes corresponden a las muestras conformadas solo por fragmentos sin columela, seguido por los fragmentos y columela y por último solo columela.

Las tallas correspondieron en su mayoría a ejemplares medianos, pero se nota que en las playas de Casa Verde y El Mirlo aproximadamente la mitad de los ejemplares fueron conchillas pequeñas, mientras que en las playas de Isla Gorriti, Puerto Punta del Este y Playa Mansa la cantidad de conchillas grandes fue considerable.

De manera general se puede deducir que, considerando todas las colectas realizadas en todas las localidades, los atributos más frecuentes fueron: grado de fragmentación bajo e intermedio, alteración del color medio, grado de corrosión intenso, bioerosión y bioincrustación baja, la estructura de la conchilla conservada más frecuentes fueron fragmentos sin columela y el tamaño de los ejemplares predominante fue el mediano.

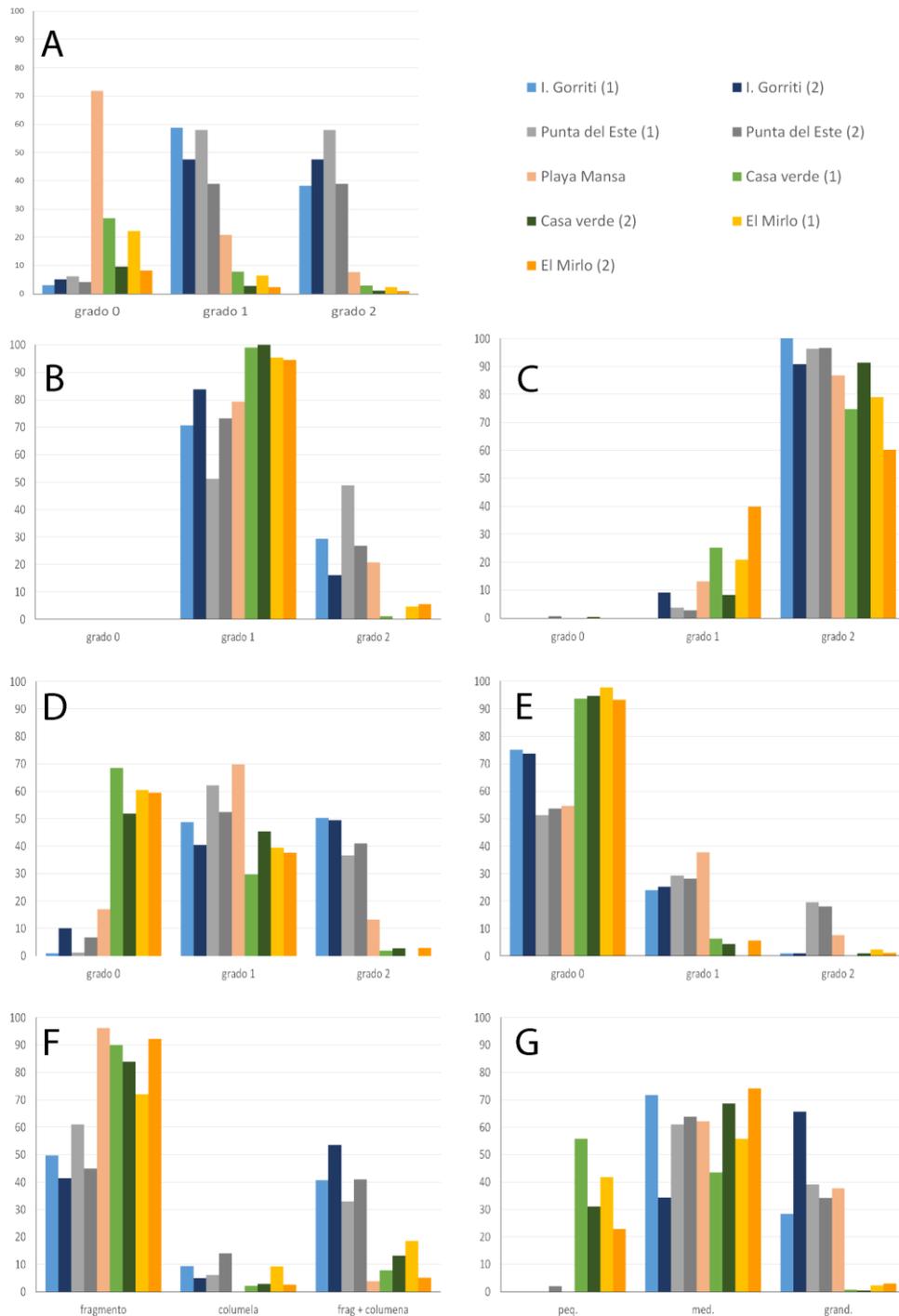


Figura 27. Representación en porcentaje de cada grado considerado en cada uno de los atributos tafonómicos considerados para *R. venosa* por localidad. A) Fragmentación, B) Alteración del color, C) Corrosión, D) Bioerosión, E) Bioincrustación, F) Estructura conservada y G) Talla. Eje x: grado.

5.1.7) Análisis de correspondencia.

Como se puede observar en la figura 28, los atributos tafonómicos que más se relacionan son la corrosión y la alteración del color, ya que fueron los caracteres más homogéneos y con mayor frecuencia de grados mayores. Así mismo la fragmentación y la bioerosión muestran una cierta vinculación. Los atributos con menor relación son la bioincrustación y la estructura conservada conformada solo columela.

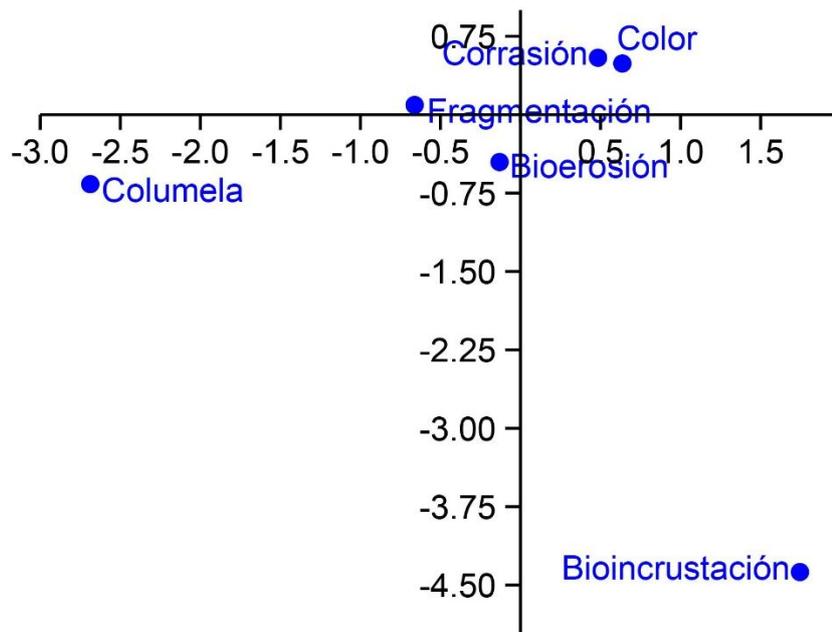


Figura 28. Análisis de correspondencia de los atributos tafonómicos considerando todas las localidades de colecta de *R. venosa*.

5.2) TRAZAS DE BIOEROSIÓN Y BIOINCRUSTACIÓN ENCONTRADAS SOBRE LAS CONCHILLAS DE *Rapana venosa*

En esta sección se ilustran las estructuras de bioerosión y ejemplares con bioincrustación hallados en las conchillas de *R. venosa* analizadas. Entre las trazas de bioerosión se observaron abundantes *Caulostrepsis* (Figura 29 A y B), una traza indeterminada (Figura 30), *Centrichnus* (Figura 31) y un solo ejemplar con *Entobia* (Figura 29 C). Por su parte, entre las bioincrustaciones se hallaron briozoarios (Figuras 33 y 34), balanos (Figuras 34), ostras (Figura 33A) y un solo tubo de poliqueto serpúlido (Figura 32).

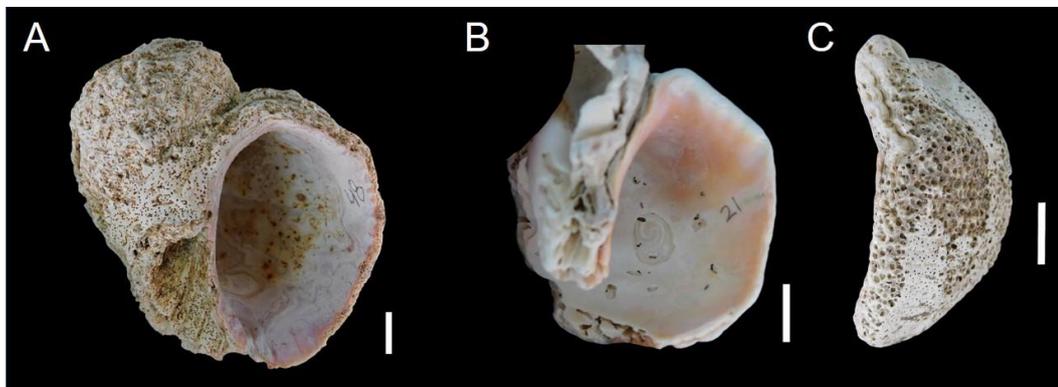


Figura 29. A) Conchilla de *R. venosa* cubierta de *Caulostrepsis*, B) *Caulostrepsis* vista de manera transversal, C) *Entobia* sobre fragmento de conchilla de *R. venosa*. Escala: 1cm.

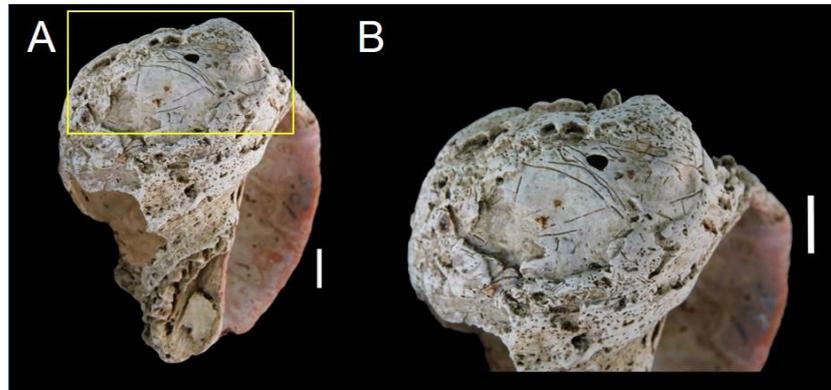


Figura 30. A) Conchilla de *R. venosa* con de trazas de bioerosión indeterminadas, B) Detalle del área demarcada en (A) de las trazas de bioerosión indeterminadas sobre las conchillas de *R. venosa*. Escala: 1cm.

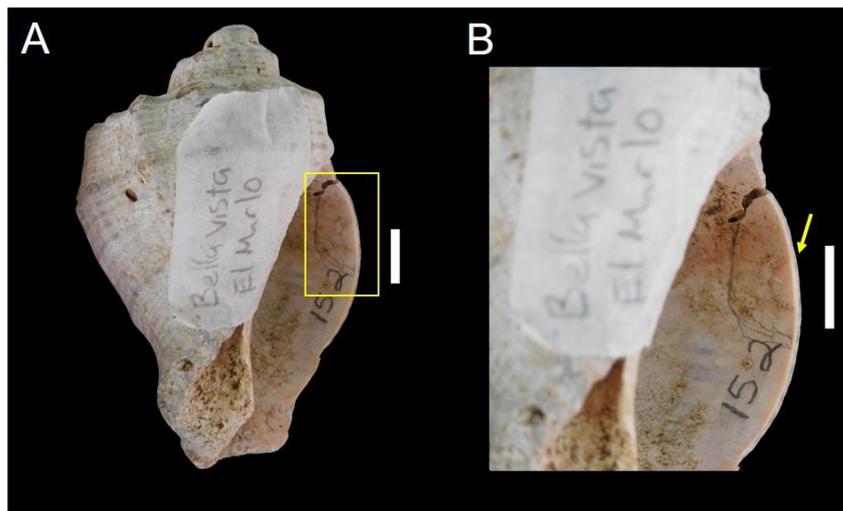


Figura 31. A) Conchilla de *R. venosa* con *Centrichnus*, B) Detalle del área demarcada en (A) de *Centrichnus* sobre la conchilla de *R. venosa*. Escala: 1cm.

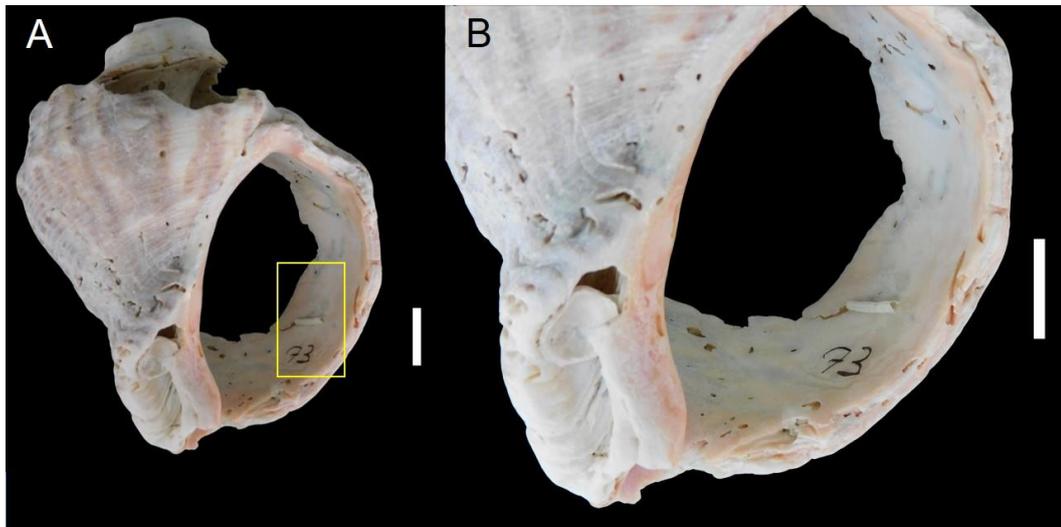


Figura 32. A) Conchilla de *R. venosa* con incrustación de tubo de poliqueto serpúlido, B) Detalle del área demarcada en (A) del tubo de poliqueto sobre la conchilla de *R. venosa*. Escala: 1 cm.

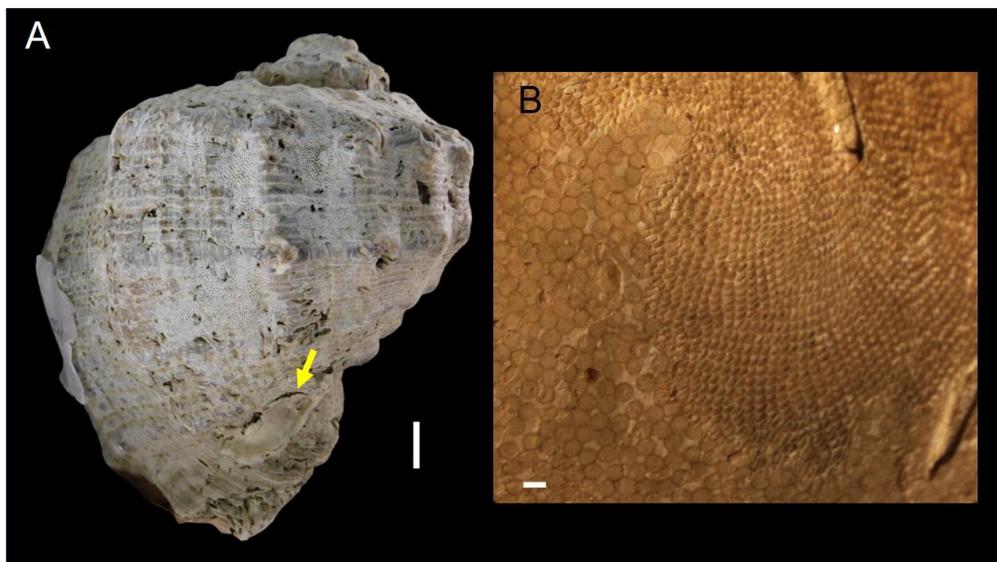


Figura 33. A) Conchilla de *R. venosa* con incrustaciones briozoarios y ostra (señalada con flecha), B) Detalle de las incrustaciones de briozoarios sobre la conchilla de *R. venosa*. Escala (A): 1 cm, escala (B): 1 mm.

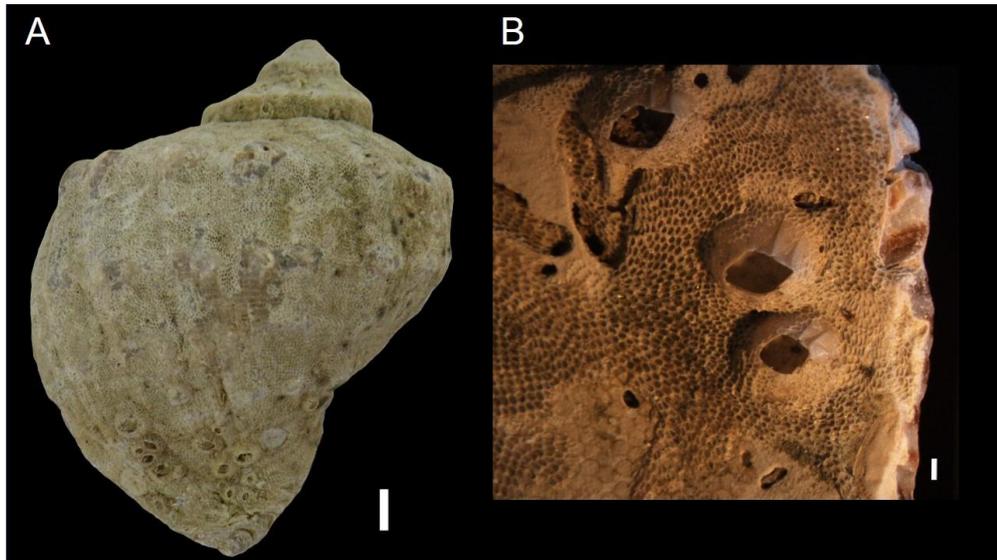


Figura 34. A) Conchilla de *R. venosa* con incrustaciones de briozoarios y balanos, B) Detalle de las incrustaciones de briozoarios y balanos sobre la conchilla de *R. venosa*. Escala (A): 1cm, escala (B): 1mm.

5.3) DISTRIBUCIÓN DE FRECUENCIA DE LOS RASGOS TAFONÓMICOS EN *Corbicula fluminea*.

A continuación se muestran las distribuciones de frecuencia de atributos tafonómicos evaluados en cada sección de las valvas de la especie *C. fluminea* colectadas en la localidad de San Pedro en las dos réplicas.

5.3.1) Umbo:

En general existe poca variación entre los atributos tafonómicos considerados. En cuanto a la **fragmentación**, se encontró que el grado 0 fue el más frecuente en la sección umbonal, con un 77% en la primera

colecta y un 64% en la segunda. Seguidamente, y con un considerable menor porcentaje, el grado 1 de fragmentación fue el más frecuente para este atributo; en este caso la segunda colecta presentó mayor frecuencia de este grado con algo más del 17%, mientras que en la primera colecta se obtuvo un algo menos del 15%. El grado 2 de fragmentación fue el menos frecuente y se manifestó en mayor porcentaje en la segunda colecta (6%), y en menor frecuencia en el primer muestreo (4%). En cuanto al carácter que indica ausente, se refiere a que en ese ejemplar el umbo estaba ausente, por lo que se categorizó de esa manera.

En la primera muestra hubo menor cantidad de valvas sin umbo (4%), mientras que en la segunda muestra se registraron más valvas sin esta sección (12%). Estos valores son iguales para todos los atributos mencionados a continuación para la sección umbonal. En lo que respecta a la presencia de **periostraco**, este estuvo escasamente representado en el umbo de las valvas, siendo el grado 2 el más frecuente para ambas muestras. En el primer muestreo se registró mayor frecuencia de valvas sin periostraco (casi un 95%) y en el segundo un porcentaje menor (84%). El grado 1 de este atributo fue el siguiente en frecuencia, sin embargo con porcentajes mucho menores, donde la segunda colecta presentó la mayor frecuencia de este grado con cerca del 3% y una frecuencia mucho menor en la primera colecta (1%). El grado 0 fue el menos frecuente y con porcentajes similares en ambas réplicas, siendo menor al 1% en la primera y en la segunda.

En cuanto a la **corrosión**, la tendencia de los datos fue parecida al de la presencia de periostraco, donde el grado 2 de corrosión presentó un porcentaje mucho mayor al resto. En la primera colecta se registró cerca del 94% de secciones umbonales de valvas con más del 80% de corrosión, mientras que en la segunda muestra se obtuvo poco más del 80%. El grado 1 fue el siguiente en frecuencia, registrando un porcentaje mayor en la segunda muestra con un 7% y tan solo cerca del 2% en la primera. En la primera muestra no se encontraron ejemplares con grado 0 de corrosión en el umbo, y solo un 1% en la segunda.

En ninguna de las valvas observadas se encontraron señales de **bioerosión** y **bioincrustación**, por lo que este dato es constante en todos los histogramas (Figura 35).

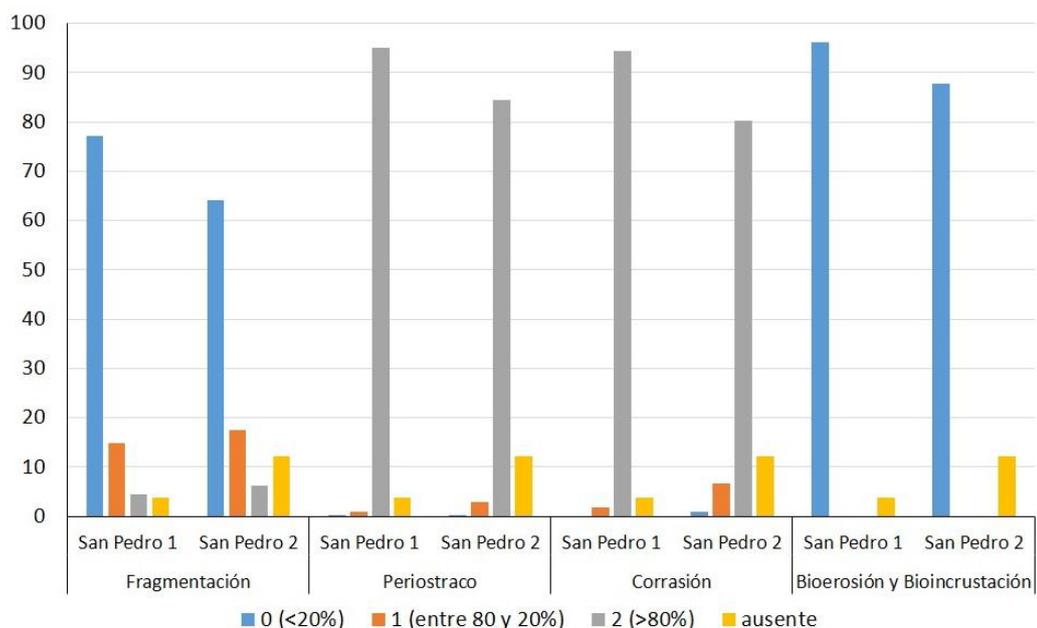


Figura 35. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en la sección umbonal de las valvas de *C. fluminea* en la localidad de San Pedro en ambas réplicas. Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.

5.3.2) Sector o sección Anterior:

La sección anterior de las valvas, al igual que la sección umbonal, presentó mayores porcentajes de grado 0 de **fragmentación** en las dos réplicas. En la primera muestra se obtuvo un 77% y en la segunda un 67%. Por otro lado, el grado 1 de fragmentación fue el siguiente en frecuencia, presentándose mayor porcentaje en la segunda muestra (20%) que en la primera (14%), por último el grado 2 fue el menos frecuente, registrando poco más del 5% en la primera colecta y cerca del 5% en la segunda. Como se aclaró anteriormente, el término ausente manifiesta la ausencia de esta sección de la valva en las muestras y fue de 3% y 8%, para la primera y segunda muestra respectivamente, siendo estos valores los mismos para los atributos considerados a continuación.

Considerando la presencia de **periostraco** se obtuvo que tanto en la primera como segunda muestra el grado 2 fue el más frecuente; en la primera muestra casi el 87% de las secciones anteriores de las valvas presentaron más del 80% del área correspondiente sin periostraco, mientras que la segunda muestra presentó cerca del 81% de valvas con este grado. El grado 1 fue el siguiente en frecuencia, con porcentajes similares en ambas muestras (7% en la primera y 8% en la segunda). El grado 0 fue el menos frecuente, presentando poco menos del 3% de la primera muestra y casi el 4% de la segunda.

En lo que respecta a la **corrosión**, el grado 2 fue el más común en las dos muestras, siendo en la primera de casi el 92% y en la segunda de cerca

del 83%. El grado 1 siguió en frecuencia, registrando un 4% en la primera muestra y un 7% en la segunda. El grado 0 de corrosión fue el menos frecuente, resultando menor al 1% de la primera muestra y un poco mayor en la segunda (3%).

Por último, la **bioerosión** y **bioincrustación** presentaron las tendencias antes mencionadas, con un 100% de las muestras sin señales de estos atributos (Figura 36).

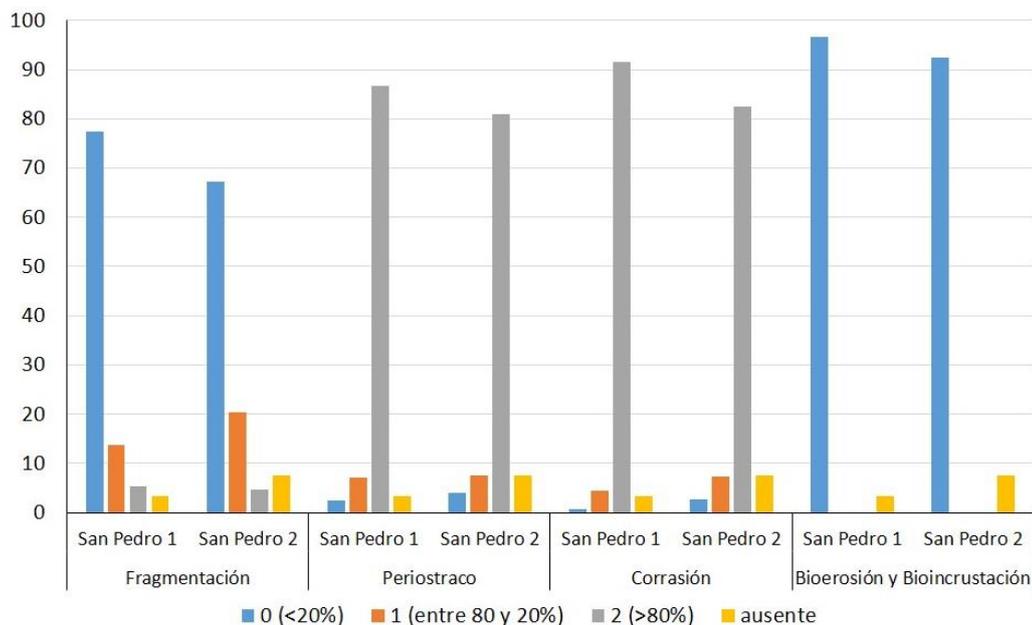


Figura 36. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en la sección anterior de las valvas de *C. fluminea* en la localidad de San Pedro en ambas réplicas. Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.

5.3.3) Sección central:

Para la sección central de las valvas, la **fragmentación** estuvo dominada por el grado 0, presentando mayor porcentaje en la primera muestra (83%) que en la segunda (63%). Le siguió el grado 1 con mayor porcentaje en la segunda muestra (31%) que en la primera (11%). El grado 2 de este atributo se registró similar en ambas muestras (cerca del 4%). La sección central de la valva fue la que más estuvo presente en las muestras, con tan solo un porcentaje de ausencia cercano al 1% en ambas muestras.

En lo que concierne a la presencia de **periostraco**, al igual que en las secciones anteriores, el grado 2 dominó con porcentajes muy superiores a los otros grados, representando algo más del 89% de la primera muestra y casi un 86% de la segunda. A continuación le siguieron el grado 1 con (7% y 8%) y el grado 0 con (3% y 4%) para la primera y segunda muestra respectivamente.

Para la **corrosión**, dominó el grado 2 en ambas muestras, siendo en la primera de 94% y en la segunda de 89%. Con un porcentaje mucho menor, el grado 1 de corrosión le siguió en frecuencia, donde la primera muestra presentó 4% y la segunda un 7%. El grado 0 fue el menos frecuente en las dos muestras, siendo menor en la primera con poco menos del 1% y un poco mayor en la segunda muestra (3 %).

La **bioerosión** y **bioincrustación** siguieron las mismas tendencias antes indicadas, sin ningún ejemplar que presentara estos atributos (Figura 37).

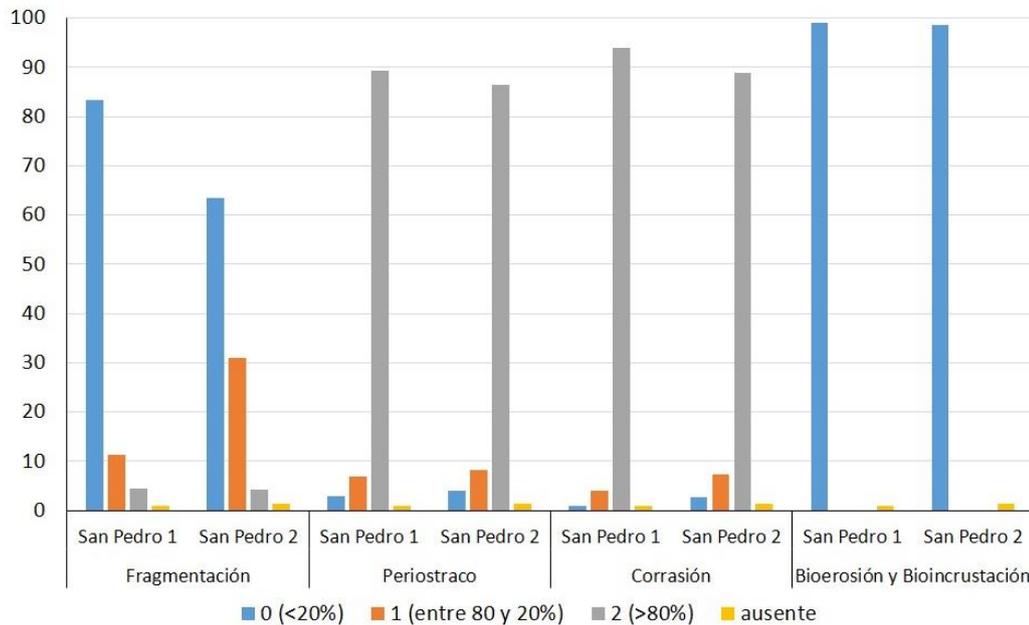


Figura 37. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en la sección central de las valvas de *C. fluminea* en la localidad de San Pedro en ambas réplicas. Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.

5.3.4) Sección Posterior:

En cuanto esta sección, el comportamiento de los datos fue igual a los descritos anteriormente. El grado 0 de **fragmentación** dominó en las dos muestras, con casi el 83% y 62% en la primera y segunda colecta. El grado 1 siguió en frecuencias, siendo levemente mayor en la segunda muestra (16%) y poco más del 11% en la primera. El grado 2 fue el menos frecuente, con tan solo un porcentaje de la primera muestra algo mayor al 4% y un 8% en la segunda. Esta sección de la valva estuvo ausente en la primera muestra con casi un 1%, mientras que en la segunda muestra este porcentaje aumentó a 15%.

La presencia de **periostraco** en la sección posterior estuvo dominada por el grado 2 en las dos colectas, siendo mayor en la primera (89%) que en la segunda (74%). El grado 1 de este atributo presentó porcentajes similares en ambas muestras representando cerca del 7% de cada una.

Para la **corrasión** la tendencia fue la misma que para la presencia de periostraco, con dominancia del grado 2 en ambas muestras (94% y 76%). Le siguió el grado 1 con 4% en la primera y 5% en la segunda muestra. El grado 0 fue el menos frecuente con tan solo poco menos del 1% de la muestra en la primera colecta y casi 3% en la segunda.

Al igual que en las secciones anteriores, no se registró **bioerosión** ni **bioincrustación** (Figura 38).

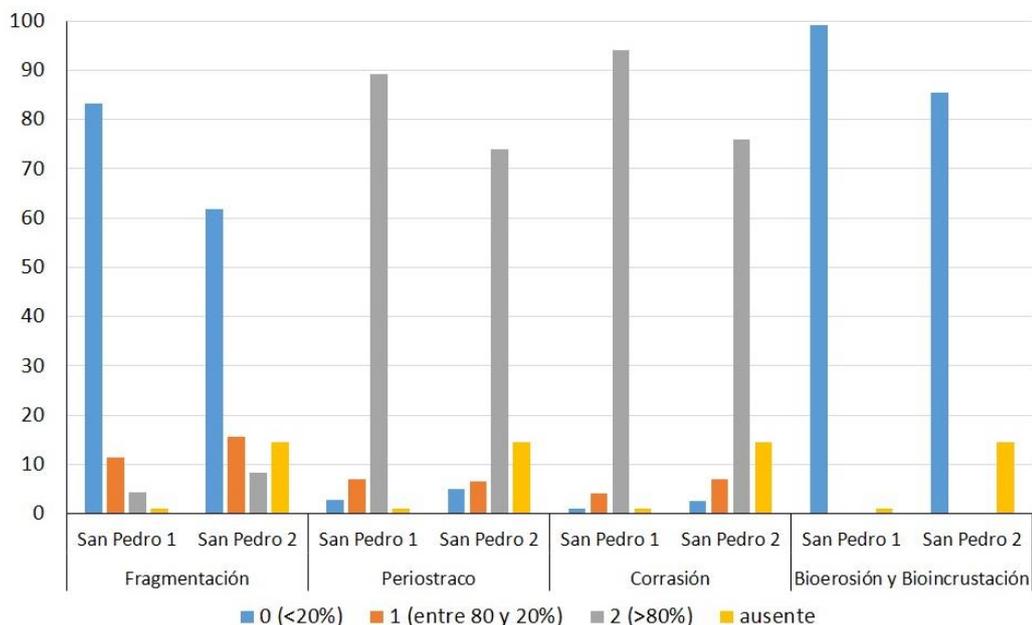


Figura 38. Distribución de frecuencias de los rasgos tafonómicos evaluados en la sección posterior de las valvas de *C. fluminea* en la localidad de San Pedro en ambas réplicas. Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: atributos tafonómicos.

5.3.5 Sección de la valva más frecuente:

La sección de la valva que estuvo presente en la mayoría de las muestras fue el **centro**, estando cerca del 99% de las dos colectas. Por su parte, la sección **anterior** estuvo presente en un 97% en la primera colecta y en un 92% en la segunda. La sección **posterior** fue una de las menos frecuentes en la segunda muestra (85%) siendo más concurrente en la primera (95%). Por último, la sección del **umbo** fue la menos frecuente de todas, presentando el menor porcentaje en la primera muestra (65%) y con casi el 88% en la segunda (Figura 39). Estos resultados representan una

información relevante para comprender el proceso de fragmentación que será discutido más adelante.

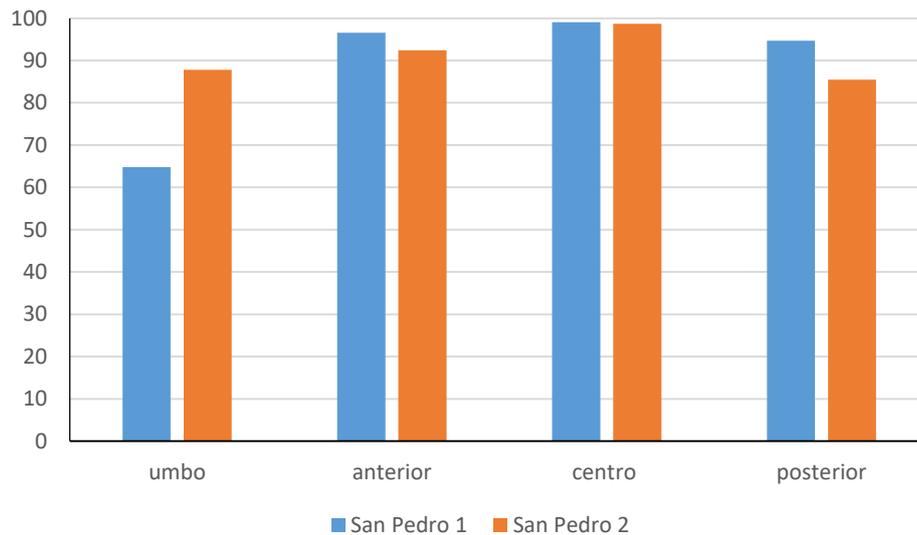


Figura 39. Secciones de las valvas presentes en la primera y segunda muestra de *C. fluminea* colectadas en la localidad de San Pedro. Eje y: porcentaje de la muestra; eje x: sección de la valva.

5.4) COMPARACIÓN ENTRE LAS RÉPLICAS DE *Rapana venosa*.

5.4.1) EN CADA LOCALIDAD

5.4.1.1) Análisis de Chi²

En la tabla 3 de Chi² (Anexos) se muestra el resultado de la comparación de los datos obtenidos para *Rapana venosa* en las dos colectas realizadas en las distintas localidades. Los valores señalados en negrita representan las diferencias significativas entre muestras.

Para isla Gorriti se detectaron diferencias significativas en la alteración del color, la corrosión, bioerosión y tallas. Mientras que la fragmentación, bioincrustación y estructura conservadas fueron similares entre ambas réplicas.

En el Puerto de Punta del Este solo difirieron significativamente entre las réplicas la alteración del color y la estructura conservada, el resto de los atributos fueron similares en las dos colectas.

En Casa Verde solo se mantuvieron similares entre las réplicas la alteración del color, bioincrustación y la estructura conservada, por lo que la fragmentación, corrosión, bioerosión y estructura de tallas difirieron significativamente entre las dos colectas.

Para la localidad El Mirlo se mantuvieron semejantes entre réplicas la alteración del color, bioerosión y bioincrustación. Por otro lado la fragmentación, corrosión, estructura conservada y estructura de tallas difirieron significativamente entre las colectas.

5.4.2) ENTRE LOCALIDADES

5.4.2.1) Análisis de agrupamiento

De manera general se puede observar la formación de dos grandes grupos de localidades, uno conformado por las playas de Bella Vista (Casa Verde 1 y 2 y El Mirlo 1 y 2) y otro con las localidades de la Isla Gorriti (1 y 2), el Puerto de Punta del Este (1 y 2) y Playa Mansa, cuyas diferencias vienen dadas principalmente por los menores grados de fragmentación y

bioerosión, así como tallas menores en las playas de Bella Vista (Figura 40). Cabe destacar que, a pesar de que muchas de las tallas fueron estimadas a través de la proyección del ejemplar completo a partir de los fragmentos encontrados, la mayor persistencia de ejemplares pequeños en las localidades de El Mirlo y Casa Verde y de conchillas grandes en el Puerto de Punta del Este, Isla Gorriti y Playa Mansa es evidente aunque solo se consideren los ejemplares completos o casi completos.

Las localidades formaron grupos asociados según los atributos más representados en cada una. La localidad El Mirlo no presentó ninguna distancia entre sus réplicas, debido a que en esta localidad resultaron los mismos atributos más representativos en ambas, siendo estos: grado de fragmentación 0, alteración del color 1, corrosión 2, bioerosión y bioincrustación 0, estructura conservada fragmentos sin columela y tallas medianas.

En el caso de Casa Verde 1 y 2 se asocian considerando que la mayor diferencia entre réplicas solo se dio en el grado de fragmentación, siendo el grado 0 el dominante en la primera colecta y el grado 1 en la segunda. Los demás atributos se repartieron más equitativamente a pesar de mostrar algunas diferencias significativas evidenciadas en el análisis de χ^2 .

La isla Gorriti también está entre las localidades que formaron un solo grupo, al igual que casa verde, solo uno de los atributos más representados difirió entre las réplicas, que en este caso fue las tallas, siendo las tallas medianas las dominantes en la primera colecta y las tallas grandes en la

segunda, el resto de los atributos más representados fueron iguales en las dos colectas.

El otro grupo formado fue Playa Mansa y la segunda réplica del Puerto de Punta del Este, en estas dos colectas hubo coincidencia en todos los atributos más representados en cada una, a excepción de la fragmentación en la que dominó el grado 0 en Playa Mansa y el grado 1 en la segunda réplica del Puerto de Punta del Este.

La muestra de la primera colecta del Puerto de Punta del Este permaneció separada del resto de los grupos conformados, aunque los atributos más representados corresponden en su mayoría con los de la segunda colecta de esta localidad y la de Playa Mansa, esta muestra fue la única que presentó como grado de fragmentación dominante el 2, diferenciado así esta localidad del resto.

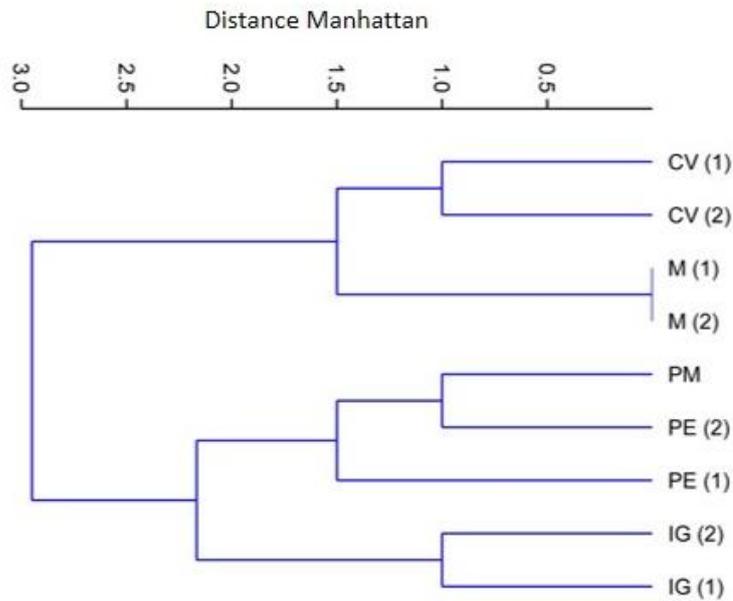


Figura 40. Dendrograma de asociaciones entre localidades donde se colectaron muestras de *R. venosa*, considerando los atributos tafonómicos más representativos en cada una. (M) El Mirlo, (CV) Casa Verde, (PM) Playa Mansa, (PE) Puerto de Punta del Este e (IG) Isla Gorriti. (Distancia: Índice de Manhattan). CCC: 0,6879.

5.4.2.2) Análisis de Chi²

En esta sección se realiza una comparación entre los atributos tafonómicos evaluados en cada una de las localidades considerando todas las muestras. Los resultados se muestran en la tabla 4 (Anexos).

Según lo obtenido en la comparación de los atributos cotejados entre todas las localidades y como se pudo observar en el dendrograma anterior (Figura 40), se puede deducir que las muestras que presentaron mayor cantidad de similitudes fueron el Puerto de Punta del Este y la Isla Gorriti. Como se observa en la tabla 4, estas dos localidades exhibieron valores de

$p < 0.05$ en cuatro de los siete atributos considerados, siendo de esta manera los sitios más parecidos, donde la corrosión, bioerosión, estructura conservada y tamaño fueron similares. La mayoría de las conchillas evaluadas en los dos casos presentaron intensa corrosión, con mucha menos frecuencia de ejemplares con corrosión intermedia y casi inexistencia de ejemplares con mínima corrosión. En cuanto a la bioerosión, las frecuencias difieren levemente entre el Puerto de Punta del Este e Isla Gorriti, ya que en esta última dominaron las conchillas con bioerosión intensa, seguida por las de mediana bioerosión y casi sin ejemplares con mínima bioerosión. Sin embargo, en Puerto de Punta del Este fueron las de mediana bioerosión las que predominaron, seguidas por las de intensa y un bajo porcentaje de ejemplares con mínima bioerosión. Por otro lado, la estructura conservada de la conchilla sí mostró frecuencias similares en ambas localidades, dominando las partes que no presentaban columela, seguida por las que sí presentaban, y por último, las conformadas solo por columela. De igual manera, la estructura de tallas fue bastante parecida, ya que en ambas localidades predominaron los ejemplares medianos, seguido por los grandes y en menor proporción los de tallas pequeñas.

La muestra del Puerto de Punta del Este también compartió similitudes con lo obtenido en Playa Mansa, encontrándose que la coloración, bioincrustación y tallas de los ejemplares presentaron similitudes estadísticamente significativas. En las dos localidades hubo mayor frecuencia de conchillas con alteración media del color, menor cantidad de

ejemplares con alta alteración y sin presencia de conchillas con color inalterado. En cuanto a la bioincrustación, en ambos casos se obtuvo mayor cantidad de conchillas con mínima presencia de bioincrustación, seguidas por las que presentaron bioincrustación media y por último los ejemplares que exhibieron bioincrustación intensa. La estructura de tallas también mostró una semejanza significativa entre estas muestras, debido a la predominancia de conchillas de mediano tamaño, continuo con las de tallas grandes y prácticamente sin presencia de ejemplares pequeños.

Las playas de Bella Vista (El Mirlo y Casa Verde) también estuvieron entre las muestras con más similitud, donde la bioerosión, bioincrustación y estructura conservada de ambas localidades presentaron significativa semejanza entre ellas. Como se describió anteriormente, en estas localidades dominaron las conchillas con mínima bioerosión, seguidas por las de intermedia y alta bioerosión. De igual manera ocurrió con la bioincrustación, donde se repite la tendencia de mayor frecuencia de conchillas con mínima bioincrustación, seguida por las de mediana e intensa bioincrustación. La estructura conservada también presentó similitud significativa entre estas, dominando los fragmentos sin presencia de columela, seguido por los que presentaban restos de esta y por último los ejemplares conformados solo por columela.

Entre las localidades que presentaron menor cantidad de similitudes entre los atributos se encuentran Playa Mansa e Isla Gorriti, entre ambas solo se manifestaron semejanzas significativas en la alteración del color y

la estructura de tallas; en las dos muestras predominaron los ejemplares con alteración de color intermedio, seguido de los de alta alteración y con mucho menor frecuencia de conchillas con coloración inalterada. De igual manera, las tallas se distribuyeron similarmente en ambas, con dominio de ejemplares medianos, siguiendo los grandes y sin presencia de tallas pequeñas.

Por otro lado, la muestra de Playa Mansa fue significativamente parecida con lo encontrado en Casa Verde en cuanto a la corrosión y estructura conservada de las conchillas; en las dos localidades hubo predominio de una corrosión severa, menor porcentaje de corrosión intermedia y con una ínfima presencia de conchillas sin signos de corrosión.

En cuanto a qué parte de la conchilla conformaba la pieza, en ambas muestras hubo mayor cantidad de fragmentos sin columela, en menor proporción fragmentos con columela y con muy pocos ejemplares conformados solo por columela.

Para finalizar con las similitudes obtenidas entre localidades se mencionan las que solo tuvieron semejanza en solo uno de los atributos considerados, tal son los casos de Isla Gorriti y Casa Verde que compartieron la abundancia de ejemplares con mínima bioincrustación, seguidos de los de mediana bioincrustación y con poca presencia de conchillas con bioincrustación intensa. Asimismo, se encontró que en Playa Mansa y El Mirlo, la estructura conservada de los ejemplares fue similar, dominando los fragmentos sin columela, con mucha menos frecuencia de

fragmentos que poseían columela y con mínima presencia de piezas conformadas solo por columelas.

Como último caso, las localidades que no presentaron ninguna similitud entre los atributos fueron El Mirlo y Punta del Este y El Mirlo e Isla Gorriti, así como el Puerto de Punta del Este y Casa Verde.

5.5) COMPARACIÓN DE CHI² ENTRE RÉPLICAS DE *Corbicula fluminea*

En los Anexos se muestra la tabla 5 de Chi² resultante de la comparación de los datos obtenidos para *C. fluminea* en la primera y segunda colecta realizada en la localidad de San Pedro.

Para la sección del umbo solo se encontraron diferencias significativas en la corrosión, el resto de los atributos fueron similares en ambos muestreos.

En la sección anterior de las valvas evaluadas, todos los atributos considerados fueron significativamente similares entre la primero y segunda colecta.

Las secciones centrales de las valvas de *C. fluminea* colectadas en el primer y segundo muestreo solo difirieron significativamente en la fragmentación. La presencia de periostraco, corrosión, bioerosión y bioincrustación fueron similares en las dos muestras.

Finalmente la sección posterior solo difirió significativamente en la fragmentación. Las frecuencias del resto de los atributos fueron similares para esta sección.

5.6) TAFOGRAMAS TERNARIOS

En esta sección se considera cada atributo tafonómico evaluado dentro cada muestra de *Rapana venosa*, para caracterizar la proporción de conchillas consideradas dentro de las categorías como un solo punto en un diagrama ternario. Con esta aproximación gráfica se compara el estado los ejemplares en cada localidad (Figura 41).

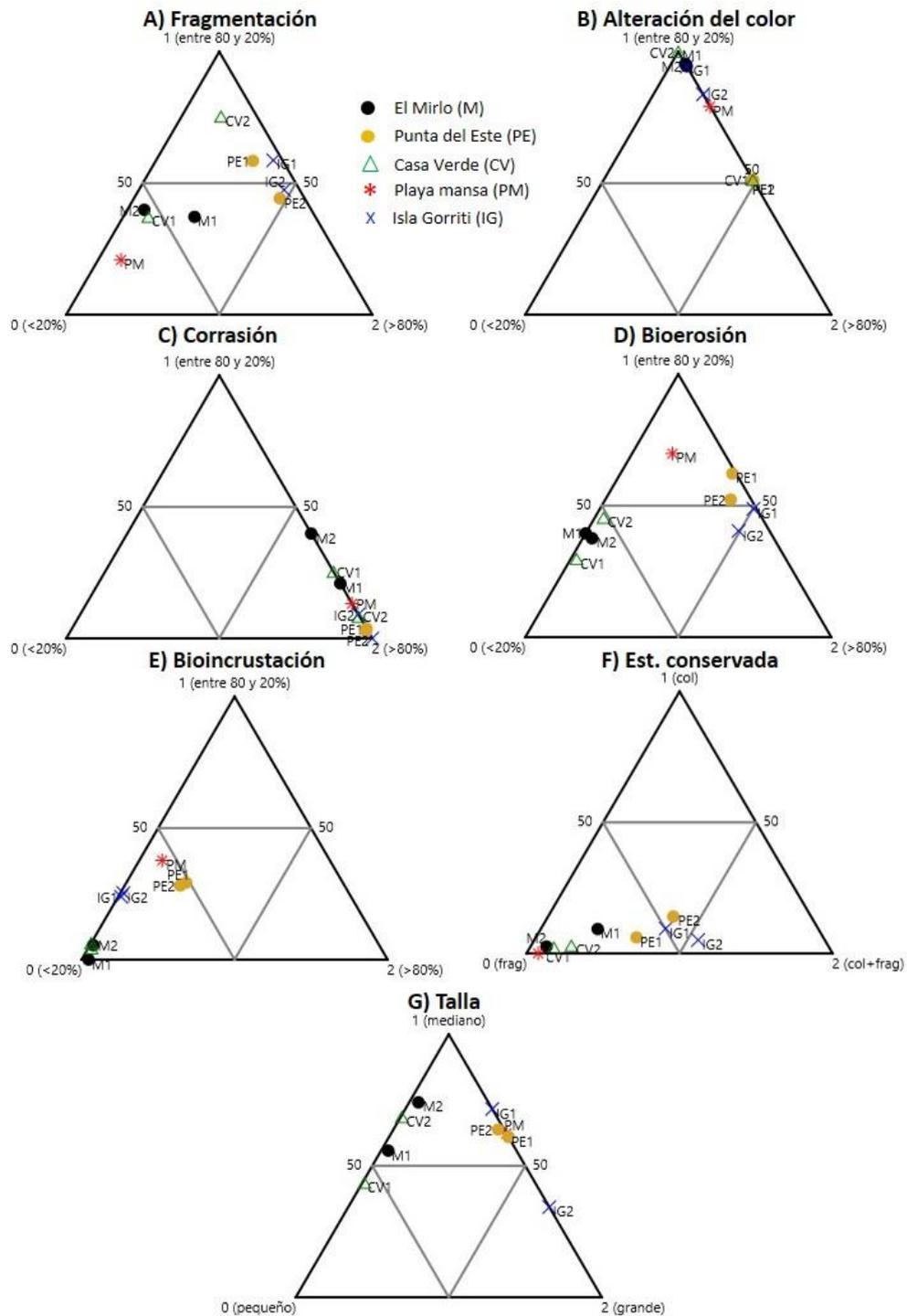


Figura 41. Tafograma ternario mostrando la variación de los atributos tafonómicos considerados en las conchillas de *R. venosa* entre todas las localidades y réplicas.

En lo que respecta a la **fragmentación**, se pudo notar que la mayoría de las muestras se orientan hacia los estados 1 y 2, aunque principalmente hacia el estado 1, donde podemos ubicar a las localidades de Isla Gorriti 1 y 2, Puerto de Punta del Este 1 y 2 y Casa Verde 2 entre las muestras con tendencias a una fragmentación intermedia. El Mirlo 2, Casa Verde 1 y Playa Mansa se disponen hacia el otro extremo, alrededor del grado 0 de fragmentación, lo que nos indica que estas muestras presentaron más cantidad de conchillas enteras. La muestra proveniente de la primera colecta en El Mirlo se sitúa en el área central del triángulo (Figura 41A).

En el caso de la alteración del **color**, la mayoría de las muestras se encuentran en el extremo superior derecho del diagrama, lo que indica que estas localidades estuvieron conformadas mayormente por conchillas con grado medio de alteración del color, pero se observó que las localidades de el Puerto de Punta del Este 2 y Casa Verde 1 se encuentran en la mitad de los extremos de grado 1 y 2 de alteración, denotando una mayor cantidad de ejemplares con mayor pérdida de la coloración original (Figura 41B).

Considerando la **corrosión**, la mayoría de las localidades se ordenan hacia el extremo de corrosión intensa, salvo la segunda réplica de la localidad de El Mirlo, que se constituyó de un poco menos del 50% de conchillas con corrosión intermedia; el resto abarcó más del 50% de conchillas con corrosión intensa (Figura 41C).

En cuanto a la **bioerosión** se notó la diferenciación de dos principales grupos de muestras. El Mirlo 1 y 2 y Casa Verde 1 y 2 están orientadas

hacia el eje de los grados 0 y 1 de bioerosión, con aproximadamente más de la mitad de los ejemplares con bioerosión intermedia y el resto con baja bioerosión. El otro grupo está conformado por las localidades que presentaron aproximadamente la mitad de conchillas con bioerosión media y la otra mitad con intensa, como fue el caso de Punta del Este 1 y 2 e Isla Gorriti 1 y 2. Por último, la muestra de Playa Mansa se ubicó en la zona central superior, con porcentajes similares de conchillas con media e intensa bioerosión y un poco más de la mitad con bioerosión baja (Figura 41D).

Para el caso de la **bioincrustación** se notó que, en general, las muestras se concentran hacia el grado 0 de este atributo. Entre las muestras más cercanas al grado mínimo de bioincrustación se encuentran El Mirlo 1 y 2 y Casa Verde 1 y 2, mientras que Isla Gorriti 1 y 2 se ubican un poco más arriba, ya que presentan más muestras con grado 1. Por otro lado, Punta del Este 1 y 2 y Playa Mansa están muy cercanas entre sí, hacia la zona central del triángulo, ya que son las que presentaron mayor porcentaje de intensa bioincrustación, pero que en definitiva, siguen siendo proporciones bajas en comparación a los otros dos grados considerados (Figura 41E).

Con respecto a las **estructuras de las conchillas** que conformaban cada ejemplar evaluado, se pudo notar que en su mayoría eran fragmentos que no presentaban columela o partes de esta. Las muestras de Casa Verde 1 y 2, El Mirlo 1 y 2 y Playa Mansa se sitúan muy cerca el vértice

correspondiente a esta estructura. Las muestras de Punta del Este 1 y 2 e Isla Gorriti 1 y 2, también se constituyeron por notable cantidad fragmentos que sí presentaban columela o restos de la misma, por lo que se observa que estas se ubican más cerca del extremo del vértice opuesto, correspondiente a la conformación de ejemplares por columela y otro fragmento. El escaso registro de especímenes conformados solo por columela se evidenció con la lejanía de las muestras del ápice del triángulo (Figura 41F).

La estructura de **tallas** estuvo conformada en su mayoría por ejemplares de longitudes medianas, por lo que la mayoría de las localidades se encuentran hacia el extremo superior del diagrama. Sin embargo, es notable la conformación de dos grupos de muestras, Casa Verde 1 y 2 y El Mirlo 1 y 2 se sitúan en el lado izquierdo del triángulo ya que presentaron una considerable cantidad de individuos pequeños; por otro lado, las localidades restantes se encuentran en el lado opuesto, debido a que entre sus ejemplares hubo gran cantidad de conchillas de tallas grandes, siendo la muestra de Isla Gorriti 2 la que presentó mayor porcentaje de estos (Figura 41G).

6) DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en el presente trabajo representan en condiciones naturales, cómo se manifiestan algunos procesos tafonómicos en condiciones ambientales que difieren principalmente en la composición de los sustratos de las localidades y algunas variables físicas como la energía y amplitud del oleaje. La importancia de las observaciones realizadas y las comparaciones entre playas con distintas condiciones y su valoración en el tiempo, radica en que, como mencionan Erthal *et al.* (2016), las acumulaciones actuales de restos biológicos se utilizan como fuente de reconocimiento de los procesos de destrucción de información, y así determinar los cambios relacionados a estos procesos incorporados en el registro fósil.

Al restringir el *time averaging* a tan solo 20 años en el caso de *R. venosa* y a 35 en el caso de *C. fluminea*, nos proporciona una información fundamental para la estimación de algunos procesos ecológicos y ambientales que permitan realizar reconstrucciones sobre yacimientos fosilíferos de moluscos encontrados en ambientes sedimentarios similares. Las estimaciones de *time averaging* son esenciales para las reconstrucciones paleoambientales y paleoecológicas, ya que las asociaciones fósiles que se han acumulado durante miles de años, por ejemplo, pueden haber registrado una amplia variedad de condiciones ambientales e interacciones ecológicas (Kidwell y Bosence, 1991; Flessa y

Kowalewski, 1994; Ritter y Erthal, 2016). Sin embargo, como es el caso de este estudio enfocado en *R. venosa* y *C. fluminea*, especies invasoras de la costa uruguaya desde hace 20 y 35 años, respectivamente, sus restos registran condiciones ambientales y ecológicas a corto plazo, a diferencia de las asociaciones ambientalmente condensadas y con una mezcla dentro del hábitat (Kidwell y Bosence, 1991).

Ritter y Erthal (2016) afirman que el daño tafonómico en moluscos y braquiópodos en acumulaciones marinas superficiales no responde de manera lineal a la variación de los principales aspectos sedimentarios (granulometría y composición de sedimentos) y oceanográficos (salinidad, temperatura, corrientes, etc.), por lo que los resultados obtenidos en este experimento natural pueden esclarecer algunas de las interrogantes que se generan al encontrar un resto biológico, observando los procesos que se dan de manera reciente.

Es necesario considerar que existen posibilidades que se produzcan sesgos en la apreciación de los datos, y tal como evaluaron Ritter *et al.* (2016) puede haber una influencia del sesgo del operador sobre la replicabilidad, más allá del efecto operador como sesgo metodológico conocido y cuantificado en estudios tafonómicos. Por otro lado, Erthal *et al.* (2016) mencionan que el sesgo viene dado por cualquier proceso que conduce a una diferencia no aleatoria entre una condición medida en una comunidad de organismos vivos y la misma condición, si se mide en una asociación muerta (comunidad fósil potencial) derivada de esta comunidad

(Parsons y Brett, 1991; Rothfus, 2004; Moore y Norman, 2009, Ritter y Erthal, 2016). Los principales procesos involucrados en los cambios tafonómicos, pueden alterar selectivamente la información biológica contenida en los restos, dependiendo del tipo sedimento o ubicación geográfica.

Debido a que el hábito de vida y las propiedades intrínsecas de la especie, modifican las características de las asociaciones vivas originales, así como los procesos tafonómicos destruyen o modifican a los restos biológicos después de la muerte y durante la incorporación al sedimento (Aller, 1982; Aller y Yingst, 1985; Cai *et al.*, 2006; Konhauser y Gingras, 2007). Los resultados obtenidos se constituyen en herramientas para recuperar parte de la información que se da asociando las modificaciones tafonómicas a los entornos o procesos que los promovieron.

A continuación se muestran los atributos tafonómicos considerados para este trabajo y se consideran las circunstancias ambientales que explican los patrones observados. En este sentido, se toman en cuenta condiciones ambientales y ecológicas propias de las especies consideradas.

6.1) *Rapana venosa*

6.1.1) Fragmentación:

De manera general se pudo constatar que en la mayoría de las localidades los grados de fragmentación más frecuentes fueron el 0 y 1, y

solo en una de las colectas (segunda réplica del Puerto de Punta del Este), el grado de fragmentación más frecuente fue el 2. Por ende, la mayoría de los ejemplares de *R. venosa* obtenidas en este estudio estuvieron por encima del 20% del tamaño total de la conchilla.

La menor abundancia de fragmentos pequeños pudiera deberse al espesor y estructura de la concha, que también influye directamente en el grado de fragmentación (Harper, 2000; Smith y Nelson, 2003). En el caso de *R. venosa* Bondarev (2013) ha determinado para morfotipos presentes en el Mar Negro que la forma de la concha conferida por la última vuelta con gran abertura puede aproximarse a un domo hemisférico, lo cual le confiere mayor resistencia a presión mecánica. Las características intrínsecas del material biogénico, como el tipo de estructura microcristalina, la disposición arquitectónica y el contenido orgánico de la concha en los moluscos, influyen en la resistencia del esqueleto a la fragmentación. Como sostienen Erthal y Ritter (2017), conchas más gruesas, cuando están fragmentadas, pueden indicar un mayor retrabajo o mayor tiempo de permanencia en la zona tafonómicamente activa (o TAZ por sus siglas en inglés). Conchillas más gruesas pueden también acumular una mayor cantidad de señales tafonómicas que las conchillas delgadas, y por ello, tienden indicar mayor *time averaging*. En el caso de *R. venosa*, su conchilla se puede considerar como gruesa, datos sobre la espesura reportados por Savini *et al.* (2004) para el Mar Adriático incluyen valores entre 4.5 ± 3.2 mm y 3.2 ± 0.7 mm. De igual manera, Bondarev (2013) obtuvo

un rango de grosor de conchillas de ejemplares maduros de *R. venosa* entre 1 a 5 mm. Este autor también demostró que los cangrejos son capaces de alimentarse de pequeños especímenes (2,5 cm de longitud de caparazón y 1 mm de espesor, sin embargo, los individuos adultos, con grosores de conchillas antes mencionados, tiene un caparazón grande y sólido que el cangrejo no es capaz de romper. Tomando en cuenta esta característica se puede deducir que las conchillas de *R. venosa* serían aún más susceptible a acumular daños tafonómicos que otras especies de moluscos que son consideradas en este trabajo, como lo es *C. fluminea*, la cual apenas presentó variaciones en los atributos considerados.

Leonard-Pingel (2005) afirma que la fragmentación o rotura del bioclasto puede ocurrir de varias maneras diferentes. La fragmentación puede estar influenciada por la energía ambiental, a través de impactos con otras conchas, rocas u olas, o por interacciones ecológicas, como la depredación y la bioturbación (Zuschin *et al.*, 2003). Asimismo, Leonard-Pingel (2005) asevera que procesos adicionales como la disolución, la abrasión, la compactación y el manejo de la muestra también pueden contribuir al grado de fragmentación observado. Autores como Davies *et al.* (1989), Kowalewski *et al.* (1995), Best y Kidwell (2000a, b) sostienen que en algunos ambientes la fragmentación puede ser escasa y no tener relación con la energía del medio o la profundidad. Sin embargo, en ambientes con predominio de olas y corrientes, la fragmentación puede reflejar diferentes regímenes hidrodinámicos o también ser resultado de eventos de mayor

magnitud y energía como huracanes, indicando un ambiente depositacional en particular. Además estos investigadores sostienen que, aunque un fragmento es fácil de identificar, el origen de la fragmentación es difícil de interpretar, ya que, como se acaba de mencionar, puede ser el resultado de procesos ecológicos o tafonómicos, o incluso combinaciones de diferentes procesos.

Tomando en cuenta solo los efectos físicos del ambiente, se podría sostener que las localidades que presentan mayor frecuencia de grados de fragmentación 1 y 2 (Isla Gorriti y Punta del Este), son aquellas cuyas características se acercan más a playas de tipo intermedias-reflectivas (Short, 1996, 1999) y que tienen presencia de puntas rocosas, con un oleaje más riguroso, que pudieran favorecer la fractura de las conchillas. Por otro lado, entre las localidades con mayor cantidad de conchillas con grado 0 y 1 de fragmentación se encuentran Playa Mansa y El Mirlo 2 y Casa Verde 1, cuyas características ambientales entrarían en playas de tipo intermedio, con zona de barrido más amplia (Short, 1996, 1999), contribuyendo de alguna manera a la mejor conservación de los restos de conchillas.

Esta caracterización según la fragmentación de los restos de las distintas localidades, también se ve reflejada en lo obtenido en el tafograma de este atributo (Figura 41A), donde se observa una agrupación de las muestras de las playas de Isla Gorriti y el Puerto de Punta del Este hacia el eje del triángulo que representan los estados 1 y 2 de fragmentación. En

tanto, las playas de Bella Vista (El Mirlo 2 y Casa Verde 1) se sitúan hacia el otro extremo del triángulo, en el eje de los grados 0 y 1 de fragmentación. La muestra de Playa Mansa fue la que presentó conchillas más enteras, posiblemente debido a las condiciones físicas más adecuadas para la mejor conservación de las conchas, ya que según sus condiciones físicas de baja energía, con escaso oleaje y de baja intensidad, pendiente leve y arena predominantemente fina, se consideraría la localidad más parecida a una playa de tipo intermedia-disipativa.

Otros aspectos ecológicos también contribuyen efectivamente a la fragmentación del material esquelético. Tal como afirman Erthal y Ritter (2017), la predación es el principal factor ecológico (*pre-mortem*) de fragmentación y por ser una condición bastante conspicua en moluscos tiene un gran valor como herramienta paleoecológica (Kowalewski y Kelley, 2002; Simões *et al.*, 2007). Entre los factores ecológicos que inciden en la fragmentación se incluyen predación por durofagia, raspaduras por organismos ramoneadores, etc. Leonard-Pingel (2005) sostiene que en algunos casos, la fragmentación puede ser diagnóstica, como en el caso de las conchas de gasterópodos que han sido quebradas por cangrejos, sin embargo, en la mayoría de los casos es imposible determinar la causa de la rotura del caparazón. Harding y Mann (1999) sostienen que en su lugar de origen (Golfo de Bohai), *R. venosa* es depredada por cefalópodos octópodos (pulpos), aunque pocos de los hábitats que ha invadido incluyen a octópodos residentes como depredadores de nivel superior para así

lograr un control sobre las poblaciones de *R. venosa*. Estos autores comentan que dentro de la Bahía de Chesapeake (Atlántico Norte), los únicos depredadores de nivel superior capaces de depredar sobre *R. venosa* incluyen otros gasterópodos consumidores de especies locales de buccínidos y varias especies de crustáceos decápodos (cangrejos azules, los cangrejos de barro y cangrejos ermitaños) que pueden ser capaces de quebrar a ejemplares pequeños de *R. venosa*. Estos crustáceos tienen la capacidad de fracturar el borde de la apertura del gasterópodo, de tal forma que descubren sus partes blandas, quedando a merced del depredador. Sin embargo, a partir de cierto tamaño, la valva se engrosa de tal forma que resulta difícil de quebrar, constituyendo el denominado tamaño refugio (Pastorino, 2003). Asimismo, en el Río de la Plata han sido señaladas como posibles depredadores algunas especies de tortugas marinas. Carranza *et al.* (2011) reportaron por primera vez la evidencia de consumo de *R. venosa* por parte de especie *Caretta caretta*, y basados en el contenido estomacal de 5 ejemplares examinados, encontraron que esta especie de tortuga marina consume ejemplares de *R. venosa* juveniles y adultos. Además consignaron que la dieta de las tortugas evaluadas estuvo constituida exclusivamente de este molusco, incluyendo sus capsulas ovígeras. Sin embargo, para poder indagar qué parte de la fragmentación se ve influenciada por la predación por parte de tortugas marinas en la zona de estudio, debería hacerse un estudio más detallado sobre la forma en que estas los consumen y en las posibles marcas que puedan dejar sobre la

conchilla una vez consumida. En el presente trabajo no se observaron marcas que puedan sugerir fragmentación por depredación, coincidiendo con lo afirmado por Brugnoli *et al.* (2014) en cuanto a que el éxito de su establecimiento y dispersión en el Río de la Plata se ve favorecida por la ausencia de un depredador directo y/o posibles competidores.

No obstante, otros factores como la bioerosión también contribuyen efectivamente a la fragmentación del material esquelético (Erthal y Ritter, 2017). Se ha determinado que la bioerosión por pastoreo o la presencia de perforaciones puede provocar la destrucción significativa de sustratos duros, así como el debilitamiento de las conchas de algunos moluscos (Roy *et al.*, 1994). Se puede relacionar que en las localidades de Isla Gorriti y el Puerto de Punta del Este, que fueron las localidades con mayores grados de fragmentación, son igualmente las localidades con mayor frecuencia de grados 1 y 2 de bioerosión. Martínez *et al.* (2019) evaluaron preliminarmente los procesos tafonómicos observados en *R. venosa* en la Isla Gorriti y obtuvieron que la fragmentación, la pérdida de color y la bioerosión fueron los procesos tafonómicos más significativos y sugieren que la fragmentación seguramente fue favorecida por la intensa bioerosión. Por otro lado, las localidades de Bella Vista (El Mirlo y Casa Verde) y Playa Mansa, que presentaron ejemplares más enteros, son aquellas que mostraron menor frecuencia de bioerosión en las conchillas.

6.1.2) Alteración del color:

Este atributo tafonómico fue el más uniforme en cuanto a la frecuencia de los grados considerados en todas las localidades, siendo el grado 1 de alteración de la coloración el más frecuente en todas las muestras. A pesar de esto, se observó que de manera generalizada las playas con mayores grados de alteración del color son las que se caracterizan por mayores grados de fragmentación, bioerosión y bioincrustación (Isla Gorriti y Puerto Punta del Este). Esta concurrencia de atributos pudiera estar relacionada, por el hecho de que en las localidades mencionadas existe mayor alteración de la superficie externa del molusco por bioerosión y bioincrustación, lo que puede haber afectado el periostraco del organismo, favoreciendo a la pérdida del color original. Además de esto, la mayor energía del ambiente y el mayor desgaste producido posiblemente por la fricción con el sustrato duro en estas localidades, también podrían favorecer a una mayor decoloración. Estos resultados concuerdan con lo obtenido por Martínez *et al.* (2019) para la Isla Gorriti, donde la pérdida del color en los ejemplares de *R. venosa* fue relacionada a las características del entorno de esta localidad (aguas someras de alta energía y sustratos duros o al menos consolidados).

Parsons (2004), estudió características tafonómicas de moluscos como posibles indicadores de procesos bioestratinómicos, comparó diferentes ambientes marinos (sustratos arenosos, praderas de fanerógamas marinas y parches y barreras de arrecifes) y obtuvo que la pérdida de color es mayor

en promedio en los sustratos duros que en los sitios de fondo de arena. Una posible explicación podría ser que esto refleje la diferencia entre exposición y enterramiento, sin embargo, sostiene que los colores parecen perderse relativamente rápido, por lo que esta característica puede finalmente no ser muy útil en el registro fósil. En el caso de este estudio, donde no se consideran muestras fósiles sino actuales, la pérdida de color puede ocurrir debido a los mismos procesos que causan disolución o abrasión (Erthal *et al.* 2016). Así como la mayor exposición a la luz, que a su vez puede estar relacionado con el tiempo de exposición de las conchillas, ya que las que estén más tiempo expuestas serán más susceptibles a los procesos antes mencionados, así como a la acción bacteriana que se ve favorecida por la exposición a la luz y que acelera la descomposición. Por otro lado, están las localidades que obtuvieron menos frecuencia de grado 2 de alteración del color (Casa Verde y El Mirlo), que a su vez, y como se refirió anteriormente, son las que presentaron menores frecuencias de ejemplares más bioerosionados y con incrustaciones, lo que indicaría menor tiempo de residencia *post mortem* y menos tiempo en la TAZ.

Entre los procesos físico-químicos que pueden causar la decoloración, Erthal *et al.* (2016) mencionan que la pérdida de color natural puede ocurrir debido a los mismos procesos que causan disolución/abrasión y que se pueden generar colores secundarios asociados con la precipitación química de óxidos e hidróxidos ricos en hierro (produciendo colores rojizos),

sulfuro de hierro (produciendo colores gris y negro) y películas minerales de aluminosilicato (que producen una amplia variedad de colores). No obstante, este no fue el caso del presente trabajo, con excepción de algunos ejemplares encontrados en Playa Mansa, que presentaron una coloración secundaria de tonos rojizos (Figura 12).

6.1.3) Corrosión:

Al igual que la alteración del color, la corrosión fue otro de los atributos tafonómicos que se mantuvo constante en la mayor parte de las muestras, siendo la corrosión intensa la más común sobre las conchillas de *R. venosa*. Sin embargo, El Mirlo 2, en primer lugar y Casa Verde 1 y El Mirlo 1 registraron la mayor cantidad de ejemplares con grado 1 de corrosión. Como se ha indicado anteriormente, las muestras provenientes de estas playas comparten ciertas características ambientales similares: playas de tipo intermedio, con sustrato tenaz y cantos rodados. Por el contrario, en las localidades de Isla Gorriti y Puerto de Punta del Este, con presencia de sustrato rocoso, las conchillas pueden permanecer expuestas en la TAZ al existir menor disponibilidad de sustratos que permitan el enterramiento. En el caso de Playa Mansa, donde el sustrato se conforma de arena más fina y la energía del agua es menor, se esperaría hallar menores grados de corrosión, sin embargo en esta localidad dominó la corrosión intensa. Es posible que los ejemplares colectados en esta playa llevaran más tiempo muertos y por lo tanto más tiempo bajo la influencia de la TAZ, produciendo

mayor desgaste de los bioclastos. Según Aguirre y Farinatti (1999), la abrasión puede ser un buen indicador del tiempo que el bioclasto (conchas) permanece en la zona de surf (es decir, área con mayor agitación del agua). Por otro lado, también se puede relacionar el mayor desgaste de la superficie de la concha a efectos de la disolución química, aunque este atributo no fue considerado en esta investigación, solo se mencionará como actúa esta sobre los restos de conchas marinas. Erthal *et al.* (2016) mencionan que el desequilibrio químico entre el carbonato de calcio en el agua de mar y el esqueleto de los organismos marinos da como resultado la disolución del material bioclástico. En general, la disolución es más intensa cerca de la interfaz sedimento-agua, donde el agua entre los poros (*porewater*) no está saturada en carbonato de calcio.

Resultados similares considerando lo obtenido en Isla Gorriti, el Puerto de Punta del Este y las playas de Bella vista, fueron reportados por Savini *et al.* (2004) en el Mar Adriático, donde encontraron diferencias en la integridad de las conchas de esta especie en distintos tipos de sustrato. En sustratos rocosos, hasta el 40% de las conchas estaban muy desgastadas (pérdida total de las espinas y el ápice); 33% parcialmente desgastadas (pérdida parcial de las espinas y el ápice) y solo el 27% de las conchas estaban completas. Por el contrario, hasta el 60% de las conchas en sustrato arenoso estaban completas y solo el 8% se encontraron altamente desgastadas.

6.1.4) Bioerosión:

Los resultados obtenidos para la evaluación de la bioerosión mostraron un patrón evidente y repetido en las colectas con la excepción de Isla Gorriti, la prueba de Chi^2 mostró diferencias significativas en cuanto a las réplicas, debido a diferencias en las proporciones de conchas con bioerosión intermedia e intensa. Las tendencias en las frecuencias de ejemplares bioerosionados se ven reflejadas en el tafograma resultante (Figura 41D), donde se aprecia claramente la agrupación de las muestras provenientes de playas con ambientes similares, incluidas las réplicas de cada una. Al igual que en el primer caso, la localidad de Bella Vista (Casa Verde) mostró diferencias significativas entre réplicas para este atributo, pero la ausencia de ejemplares con intensa bioerosión fue constante en los dos muestreos. Para la localidad de Playa Mansa, la cantidad de ejemplares con intensa bioerosión también fue baja, aunque más de la mitad de la muestra se constituyó de ejemplares con bioerosión intermedia, por lo que esta localidad se situó entre los otros dos grupos formados en el diagrama.

Aunque son apreciables las diferencias entre las localidades considerando la bioerosión, desde un punto de vista general, se considera frecuente la presencia trazas en gran cantidad de las muestras, tomando en cuenta que la bioerosión puede ocurrir en vida o después de la muerte del animal. También podría estar influenciado directamente por el hábito de vida, dependiendo si la especie se desarrolla en la epifauna o infauna. En

el caso de *R. venosa*, esta especie se puede desarrollar en ambos entornos, sin embargo, esto puede depender de la disposición de sustrato blando para poder enterrarse (Savini *et al.*, 2004). Best y Kidwell (2000a) afirman que conchas de especies epifaunales son más susceptibles a un deterioro más rápido, y muestran mayores índices de señales tafonómicas que las de infauna. Best *et al.* (2007) estudiaron la preservación de restos carbonáticos de moluscos provenientes de *death assemblages* (asociaciones de muerte) y depósitos experimentales de bivalvos en una amplia gama de entornos, lo que les permitió investigar los efectos de la composición de sedimentos (tamaño de grano, carbonato, carbono orgánico, hierro) en la preservación del carbonato esquelético. Dichos autores obtuvieron que tanto en entornos siliciclásticos como carbonáticos, y en los *death assemblages* (asociaciones de muerte) y depósitos experimentales, el control dominante sobre la degradación esquelética es la exposición a organismos bioerodantes en o por encima de la interfaz agua-sedimento. Estos autores también mencionan que sus matrices experimentales indicaron que si un resto de conchilla no se entierra rápidamente después de la muerte, está sujeto a bioerosión inmediata, incluso las valvas que están expuestas de manera temporal o intermitente se infestan. Así mismo, hallaron que en los *death assemblages* (asociaciones de muerte) las frecuencias de conchas bioerosionadas son más altas en los sitios carbonáticos y con grano más grueso (con menos lodo), que en los de tamaño de grano más fino, que se encuentran en los

sitios mixtos y siliciclásticos, los que tienden a cubrir los depósitos en la interfaz agua-sedimento, excluyendo los organismos bioerodantes. A pesar de que la composición mineralógica de las localidades estudiadas es principalmente siliclástica (Etchichury y Remiro, 1971), la constitución del sustrato cambia entre las localidades, siendo Isla Gorriti y el Puerto de Punta del Este sustrato duro rocoso, mientras que las dos playas de Bella Vista se componen principalmente de arena y cantos rodados.

Como se indicó en la sección sobre la fragmentación, este atributo y la bioerosión pueden estar estrechamente relacionados. Como han reportado otros autores en estudios similares, (e.g. Best *et al.*, 2007), en ausencia de un enterramiento rápido, la bioerosión destruye los esqueletos a velocidades que son órdenes de magnitud más rápidas que la disolución química, influyendo de manera directa en el aumento de ejemplares más fragmentados en las localidades donde también dominan los ejemplares con mayor incidencia de bioerosión. De igual manera, Cutler (1995) concluyó que la bioerosión es el proceso dominante de ruptura de las conchas estudiadas en Bahía la Choya (California) y argumenta que a disolución y la abrasión tienen efectos localmente, pero afectan a un número comparativamente pequeño de conchas. Otro aspecto a tomar en cuenta es la exhumación de bioclastos por la acción de bioturbadores lo cual también influye en la cantidad de bioerosión (Best *et al.*, 2007).

Entre las trazas de bioerosión identificadas sobre las conchillas de *R. venosa* se encontraron: *Caulostrepsis* (producidas por poliquetos

espionidos), *Centrichnus* (producidas por balanos), *Entobia* (producidas por esponjas perforadoras) y una traza indeterminada. Aunque no se evaluó de forma detallada la frecuencia de aparición y área total de la conchilla ocupada por cada icnogénero, sí se logró una estimación general de las trazas más comunes. De esta manera, se puede mencionar a *Caulostrepsis* como la traza dominante en cuanto a frecuencia y en área total ocupada, llegando a manifestarse como severas infestaciones en algunos ejemplares (Figura 29 A). Seguida de estas se podría categorizar como más frecuentes a la traza ideterminada, que si bien fueron habituales, no ocupaban áreas extensas de las conchillas. Varios estudios a nivel global (Harding y Mann, 1999; Savini *et al.*, 2004) y nivel local (Giberto *et al.*, 2006; Lanfranconi *et al.*, 2007) reportan perforaciones ocasionadas por poliquetos de la especie *Polydora* sp., sobre conchas de *R. venosa* capturados en vida, aunque esta traza no es evidencia de un ambiente particular (Lorenzo y Verde, 2004). La escasa representación de *Entobia* en las muestras analizadas contrasta con algunos reportes hechos por otros autores, que mencionan mayores frecuencias de la misma, aunque estos reportes corresponden a otras zonas geográficas donde *R. venosa* también es invasor. Savini *et al.* (2004) consignaron que sus ejemplares provenientes de sustratos duros del mar Adriático presentaron hasta 62% de las conchas con perforaciones causadas por la esponja *Cliona lobata*, así como un 44% de ejemplares con las mismas trazas en sustratos arenosos. La escasa aparición de trazas de *Entobia* se asocia a altos niveles de sedimento en suspensión (Bromley y

Aasgard 1993; Gibert *et al.* 1998). Como reportaron Lorenzo y Verde (2004) y Rojas *et al.* (2018) en depósitos pleistocenos y holocenos de la costa de Uruguay, la frecuencia de estas trazas sobre conchillas de moluscos marinos indica la ausencia de sedimentación en los depósitos estudiados, durante la cual la esponja pudo asentarse y establecerse sobre las conchas que yacían en el sustrato. A pesar de la presencia de Clionaidae en la zona externa del Río de la Plata (Scarabino, 2006), la poca aparición de trazas de esponjas perforadoras en las localidades consideradas pudiera deberse a las condiciones ambientales desfavorables para el establecimiento de estos organismos sobre el sustrato, esto puede estar relacionado a altas tasas de sedimentación, como se mencionó anteriormente, y fluctuaciones de la salinidad como consecuencia de la descarga del río. La ausencia de esponjas en aguas influenciadas por descargas de agua dulce ha sido observada en zonas de Norteamérica. Old (1941) estudió la distribución y taxonomía de esponjas perforadoras en la costa atlántica norteamericana y reportó que algunos bancos de ostras, tanto naturales como cultivados, en áreas comparativamente pequeñas y en zonas con influencia de agua dulce de la Bahía de Chesapeake, presentaban valvas gruesas, lisas y cerradas herméticamente, así como organismos asociados a ellas (mejillones, percebes, poliquetos, etc), pero no evidencias de esponjas perforadoras. Cabe destacar que en el presente estudio se colectaron algunas conchillas de otras especies de moluscos presentes en las playas

de muestreo y en ningún caso se observó *Entobia* en la superficie de las mismas.

6.1.5) Bioincrustación:

Los resultados obtenidos para la bioincrustación mostraron una tendencia parecida a la de la fragmentación y bioerosión, aunque con menos frecuencia e intensidad que esta última, coincidiendo con lo obtenido por Martínez *et al.* (2019) en la Isla Gorriti, quienes encontraron que la bioincrustación fue pobre en comparación a la fragmentación, pérdida del color y bioerosión en los ejemplares de *R. venosa* colectados.

Estas diferencias entre la menor ocurrencia de bioincrustaciones en comparación con la bioerosión se pudieran dar por la sucesión de los organismos que ocasionan cada una. Best y Kidwell (2000b) en su estudio sobre la superficie de moluscos bivalvos, encontraron que rara vez estos estaban bioerosionados sin la previa presencia de incrustaciones, sugiriendo que los organismos incrustantes colonizan primero la superficie de los moluscos. Considerando dichas evidencias, se puede explicar que se observe mayor frecuencia de señales de bioerosión que de bioincrustación, ya que la bioerosión, al ser un proceso destructivo, podría también eliminar los restos de las incrustaciones previas.

Por otro lado, como se puede observar en los histogramas de frecuencias y los tafogramas, las localidades con presencia de sustrato duro mostraron mayor incidencia de bioincrustaciones que las playas

mayormente compuestas por sustratos arenosos, aunque este patrón no fue tan evidente como lo encontrado en la bioerosión. Estas diferencias entre tipos de ambientes, pueden estar ligadas al hábito de vida que desarrolle la especie según el sustrato donde habite, manifestando mayor frecuencia de bioincrustaciones en ejemplares que habitan en la epifauna debido a la presencia de sustrato rocoso (Isla Gorriti y Puerto de Punta del Este) y menor aparición de conchillas con bioincrustaciones en las localidades con sustrato no rocoso (Casa Verde y El Mirlo), donde los organismos tengan la oportunidad de poder enterrarse y así mantener alejados a los organismos incrustantes. Estas diferencias también se pueden dar en función del tiempo de exposición después de la muerte del animal, resultando en conchillas con más bioincrustaciones las que llevan más tiempo muertas. En el caso de Playa Mansa, la mayor cantidad de ejemplares con bioincrustaciones puede estar relacionada con la cercanía a zonas con sustratos duros y a la baja energía del oleaje, lo cual se discute más adelante. Savini *et al.* (2007) obtuvieron resultados similares en el mar Adriático. En su investigación compararon diferentes aspectos de *R. venosa* en sustratos duros (rompe olas artificiales) y fondos arenosos, y obtuvieron que los individuos adultos recolectados en los rompeolas difirieron estadísticamente en cuanto a la biometría, color de la concha y cubierta de epibiontes, de los individuos recolectados en localidades con arena. Ellos indicaron que tanto la composición como la cantidad de epibiontes presentes en las muestras de rompeolas indican un estilo de

vida expuesto de *R. venosa*, donde probablemente pasan mucho tiempo alimentándose y creciendo más rápido, a diferencia de los especímenes que habitan en el sustrato arenoso, los cuales pasan la mayor parte del día enterrados en la arena (Harding y Mann, 1999). Sin embargo, existen condiciones relacionadas a las características físicas, que pueden influenciar directamente en la presencia y abundancia de epibiontes. La bioincrustación de bioclastos entre ambientes puede variar mucho debido a las diferencias en la energía o frecuencia de perturbación, tasas de sedimentación, intensidad de luz y sedimentos re TRABAJADOS (Parsons y Brett, 1991; Perry, 2000). La proximidad y extensión de los sustratos duros, aparentemente también afecta la cantidad de incrustación observada en un área, debido posiblemente a que estos pueden actuar como fuentes de reclutas de organismos incrustantes. Best y Kidwell (2000b) también encontraron en sus resultados sobre moluscos bivalvos que el porcentaje de incrustaciones disminuye a medida que disminuye la disponibilidad de sustratos duros, reportando hasta un 45% de ocurrencia en zonas de parches de corales y sustrato de *Halimeda* (sin diferencia significativa entre estos dos entornos), mientras que en fondos lodosos se redujo a cero la presencia de bioincrustaciones. Así mismo, afirman que el correlato ambiental más claro de la incrustación es la presencia de sustrato duro en el fondo marino, manifestando un fuerte efecto esencialmente dicotómico: todos los entornos que incluyeron sustratos duros tuvieron niveles de incrustación de al menos 20%, mientras que el sustrato exclusivamente

blando se caracterizó por niveles de incrustación de solo un pequeño porcentaje, incluso cuando se analizan a nivel de muestra individual. Best y Kidwell (2000b) también comentan que la turbidez del agua puede ser un factor adicional, ya que algunos organismos epibiontes dependientes de la luz (algas calcáreas, foraminíferos, corales) y otros sensibles a la asfixia por sedimentos (briozoarios), se encontraron principalmente en estaciones no fangosas.

Entre las incrustaciones encontradas sobre las muestras del presente estudio se observaron, en orden de frecuencia y abundancia: briozoarios, balanos, ostras y solo un tubo de poliqueto serpúlido. Estos epibiontes también han sido mencionados en otros estudios. A nivel local, en el estuario del Río de la Plata, Giberto *et al.* (2006) reportaron como epibiontes más abundantes a briozoarios y balanos, además de ramificaciones de hydrozoarios, pequeñas anémonas, quitones y tubos de poliquetos serpúlidos. Lanfranconi *et al.* (2007) obtuvieron especies de antozoarios, poliquetos (*Polydora*), bivalvos (*Ostreidae*), cirripedios (*Balanus*) y briozoarios (*Membraniporidae*). Asimismo, Antuña *et al.* (2019) observaron como epibiontes especies de Coelenterata (*Anemone* sp.), Annelida (*Polydora* sp.), Mollusca (*Ostreasp.*), Arthropoda (Balanos) y Bryozoa (*Membranipora* sp.) Para el Mar Adriático, Savini *et al.* (2004) encontraron anémonas, briozoarios, balanos, serpúlidos, ostras, mejillones, algas rojas incrustantes y cobertura de algas verdes, cápsulas ovígeras de gasterópodos (incluida *R. venosa*) y de cefalópodos (calamar).

Las diferencias en cuanto a la diversidad de epibiontes que se manifiesta entre lo encontrado por Savini *et al.* (2004) y el presente estudio, se pueden dar debido a que en este caso solo se consideraron las incrustaciones calcáreas, además de que existe una menor diversidad de organismos incrustantes en el estuario del Río de la Plata en comparación con la biodiversidad del ambiente acuático del Mar Adriático.

6.1.6) Estructura conservada:

Los resultados mostraron que los restos de conchillas de *R. venosa* más frecuentes estuvieron conformadas por fragmentos sin columela, a excepción de la segunda réplica de la Isla Gorriti. Se esperaba encontrar que dominaran las estructuras con presencia de columelas o solo por columelas, por considerar que esta sección debe tener mayor resistencia a la fragmentación por ser la parte más compacta. Sin embargo, no se observó ningún patrón que sugiera que ocurre de esta manera. Aunque también se debe considerar que las partes más débiles son más propensas a la mayor fragmentación y por ende deben tener mayor representación en las muestras, es por ello que si se contempla implementar este atributo en futuros trabajos, se recomienda tomar en cuenta la representación por volumen relativo al de la estructura original de la conchilla. La consideración de este atributo se realiza por primera vez, por lo que no existen datos de referencia para comparar los resultados obtenidos.

6.1.7) Talla:

Los resultados obtenidos para la frecuencia de tallas de las conchillas de *R. venosa* colectadas en las distintas localidades, muestra un patrón evidente de agrupación de playas según el tamaño de los ejemplares. En las muestras provenientes de Bella Vista (El Mirlo) y (Casa Verde) predominan las tallas pequeñas (hasta 4 cm) y medianas (de 4 a 6 cm), respectivamente. Mientras tanto, en el resto de las localidades predominan los grados 1 y 2, incluyendo el grado 2 a los ejemplares de tallas grandes (más de 6 cm). Asimismo, estos patrones se mantuvieron en el tiempo, ya que la misma tendencia se aprecia en las réplicas de cada localidad.

Es importante destacar que existe una posibilidad de sesgo ligada a esta evaluación, debido a que *R. venosa* es una especie que puede resultar llamativa para los coleccionistas locales de conchillas de moluscos, y a pesar que los muestreos fueron realizados fuera de temporada con el propósito de disminuir el efecto antrópico, en fechas cercana a los muestreos, se observaron personas colectando conchillas en la playa (Rojas *com. pers.*). Muy probablemente, los colectores estén interesados en los ejemplares más grandes y enteros, conllevando así a la posibilidad de que al momento del muestreo se encontraran más cantidad de ejemplares medianos y pequeños. Por otro lado, esta posibilidad de influencia humana, también se podría dar en las localidades donde predominaron las conchillas grandes, y sin embargo, como se mencionó anteriormente, las tendencias fueron sostenidas en el tiempo. También se

puede considerar que el predominio de tallas menores en las playas de Bella Vista esté asociada a mortandades previas a las colectas, sin embargo para comprobar esto es recomendable continuar con los muestreos para corroborar la persistencia de ejemplares pequeños en estas localidades.

Existe la posibilidad de que las diferencias en las tallas de *R. venosa* entre ambientes diferentes puedan estar relacionadas con el hábito de vida según el sustrato donde habitan. Según Spotorno-Oliveira *et al.* (2020), en teoría, se puede esperar que los especímenes de fondo arenoso sean más pequeños y pasen la mayor parte del tiempo enterrados, mientras que los especímenes de fondo duro pasarían más tiempo alimentándose y tendrían un crecimiento más rápido, como consecuencia de la gran disponibilidad de recursos alimenticios en este hábitat (Harding y Mann, 1999; Savini *et al.*, 2004), pero el factor principal que influye en el tamaño de la concha de *R. venosa* es la calidad de los alimentos (tamaño de la presa) y la disponibilidad (número) (Kosyan, 2013).

Sin embargo, también se puede considerar que si los patrones observados se dan de manera natural y constante, existe la posibilidad que la frecuencia de tallas pequeñas en las localidades de Bella Vista, reflejen un aspecto ecológico concerniente a lugares que estén sirviendo como zonas de reclutamiento de esta especie. Lanfranconi *et al.* (2007) estudiaron la distribución de tallas de *R. venosa* en diferentes localidades en el estuario del Río de la Plata, y encontraron que en sus estaciones

cercanas a las costas uruguayas la mayoría de los individuos eran de menor tamaño, y por otro lado, los sitios cercanos a la costa argentina y zona central del estuario presentaron individuos de todas las clases y de mayor tamaño, sugiriendo que este patrón se debe al establecimiento de los individuos de las costas uruguayas posteriormente al de las costas argentinas, pudiendo ser éstas últimas el foco de dispersión. Además, estos autores comentan que esta distribución concuerda con que la bahía de Sanborombón (Argentina) es considerada zona de cría de especies con fase planctónica y que la dispersión hacia costas uruguayas estaría facilitada por los patrones de circulación del Río de la Plata (Giberto *et al.*, 2006). De esta misma manera se puede sugerir que un evento similar pudiera estar ocurriendo en las estaciones de Bella Vista, donde predominan los ejemplares más pequeños.

De igual manera, se considera importante tener en cuenta que estas suposiciones sobre una posible zona de reclutamiento necesitarían estudios más detallados y enfocados hacia ese objetivo, además sería recomendable continuar con los muestreos a fin de comprobar si se sostiene este patrón, ya que hay autores que consideran que la presencia de juveniles de *R. venosa* en un área determinada sigue siendo un acontecimiento desconocido. Tal como reporta Savini *et al.* (2004), durante todo el período experimental de su investigación, nunca observaron juveniles de *R. venosa* en la naturaleza. Nunca se encontraron individuos pequeños en el área de muestreo en los diferentes ambientes

concernientes, mencionando que solo dos pequeños especímenes muertos (4 y 25 mm, respectivamente) se encontraron varados en la playa después de una gran tormenta. También estos autores se refieren a trabajos anteriores (Rinaldi, 1985), que han reportado la presencia de gran cantidad de ejemplares juveniles varados en las costas de Italia después de eventos de tormentas, pero alegan que desde entonces no se ha proporcionado más información sobre hechos similares. Savini *et al.* (2004) afirman que la cuestión de la escasez de especímenes juveniles es una pregunta abierta también en otras localidades donde se introdujo *R. venosa*. Además, Mann y Harding (2000) no informaron sobre juveniles de *R. venosa* en la Bahía de Chesapeake (USA) ni en restos de organismos varados en playas expuestas después de tormentas, o en dragado de ostras, cestas y dragado de cangrejos. Sin embargo, sostienen que la ausencia de individuos muy pequeños en estas colectas no debe verse como evidencia definitiva de su ausencia en el campo, ya que los métodos de recolección utilizados son selectivos por tamaño. Asimismo, Gomoiu (1972) reporta que se recolectaron pequeños especímenes de este molusco en la costa rumana después de una tormenta, pero no hubo observaciones en la naturaleza. Esto puede sugerir que los juveniles podrían estar viviendo en un hábitat peculiar que aún no se ha identificado (Savini *et al.*, 2004).

6.2) *Corbicula fluminea*

Como se ha mencionado durante el desarrollo de los resultados y discusión, las muestras de las valvas de *C. fluminea* presentaron muy poca variabilidad en los atributos tafonómicos evaluados. Como mostraron los análisis de Chi² solo se manifestaron diferencias significativas en algunos atributos de algunas de las secciones como: la corrosión en la sección umbonal, la fragmentación en la sección central y la fragmentación en la sección posterior. La ausencia de trazas bioerosión y bioincrustación pueden estar relacionadas con el ambiente donde se desarrolla esta especie. Al ser un hábitat de agua dulce, la diversidad de organismos que causan estos “daños” disminuye considerablemente en comparación a ambientes marinos. Asimismo, considerando que solo se tomaron en cuenta las bioincrustaciones conformadas por carbonato de calcio, las posibilidades de encontrar organismos que formen este tipo de estructuras son menores en aguas dulces y por el contrario, el tipo de incrustaciones que son evaluadas en estos ambientes dulceacuícolas comprenden el perifiton y cápsulas ovígeras de otros organismos (Kotzian y Simões, 2006; Tietze y de Francesco, 2014). Otro aspecto a tomar en cuenta es la energía del agua, como comentan Tietze y de Francesco (2014) en ambientes marinos, la fragmentación, desarticulación y abrasión se han relacionado con la bioturbación y el oleaje y como se mencionó anteriormente, la bioturbación es uno de los aspectos que influye directamente en la susceptibilidad de los restos a las señales tafonómicas. También puede

influir los altos niveles de fragmentación al ser moluscos de valvas que pueden descomponerse fácilmente incluso en entornos de baja energía como resultado de disolución, hacen que la acumulación de señales tafonómicas sea mucho menor.

Sin embargo, es importante destacar que si se observaron algunos patrones que responden al propósito de estimar si el área umbonal y central, al ser más convexas, pesadas y con forma subtriangular, son más propensas al desgaste que las secciones laterales. Tal como se obtuvo en los resultados de las secciones de las valvas más frecuentes en todos los ejemplares procesados, el umbón fue la sección con menor presencia en las muestras, aunque el centro estuvo presente en casi la totalidad de las muestras. Resultados similares a estos han sido obtenidos y analizados para otras especies de bivalvos de agua dulce, tal como lo desarrollado por Newell *et al.* (2007) cuyo objetivo fue determinar cómo se fragmentan las valvas de los moluscos *Unio* sp. presentes en el canal del Río Sakmara (Rusia). Los autores demostraron que existen patrones consistentes de orientación, abrasión, perforación y fractura de las valvas, y que la estrecha relación entre las áreas de abrasión, perforación y fractura de estas mostró que forman parte de un cambio gradual (continuum) por el cual las áreas de abrasión evolucionan en perforaciones y las perforaciones se unen y se agrandan en fracturas. El mecanismo que acciona causando el daño propuesto por Newell *et al.* (2007) es el de abrasión *in situ*, donde la valva permanece estacionaria en la superficie de los (*point bar*) y se ve afectada

por la carga de sedimentos que va por el fondo del río. Newell *et al.* (2007) sostienen que las valvas se encuentran preferentemente en una posición convexa hacia arriba y se orientan en el flujo de agua de manera que el umbón se expone contra corriente. La región umbonal elevada y orientada hacia arriba está expuesta al impacto de partículas y es la primera en ser desgastada y perforada. Aunado a esto, Newell *et al.* (2007) argumentan que la vulnerabilidad del umbón a la perforación aumenta mucho por la delgadez de la cubierta en la cavidad del mismo. Asimismo ellos concluyen que el proceso de abrasión *in situ* muestra que las valvas quebradas no son un indicador confiable del transporte a larga distancia.

- **Consideraciones generales:**

De las observaciones y análisis realizados con base en los atributos considerados en la especie *R. venosa*, se puede afirmar que este molusco es buen indicador de los procesos tafonómicos que se dan en los ambientes donde habita. Entre los atributos más destacados, en lo que respecta a este estudio, se consideran la fragmentación, corrosión, bioerosión, bioincrustación y la talla, ya que mediante la evaluación de estos en los distintos ambientes, se logró interpretar parte de los mismos. En este sentido, la especie invasora *R. venosa* es una buena alternativa para emplear en estudios de tafonomía. De esta manera, los restos más fragmentados, corrasionados, bioerosionados y con bioincrustaciones predominaron en ambientes con sustratos duros rocosos, mayor energía

del oleaje y hábitos de vida epifaunal y/o estadía de los restos *post mortem* en la TAZ. Por otro lado, restos más enteros, con menos corrosión, bioerosión y con menos bioincrustaciones ocurren en ambientes con sustrato blando, menor energía del oleaje y desarrollo en la infauna o enterramiento de los restos del organismo (parte de esta información es sintetizada en la Tabla 6 en Anexos). En cuanto a la alteración del color y la estructura de la conchilla conservada, no aportaron información significativa, debido a que el color es una condición que se pierde muy rápidamente después de la muerte, y la estructura conservada solo manifestó que los fragmentos sin columela son los más frecuentes y no se relacionaron con algún tipo de ambiente en particular. De igual manera, atributos tafonómicos como la talla, pueden incorporarse para proporcionar información valiosa sobre aspectos ecológicos de la especie. Las frecuencias de tallas podrían sugerir algunas localidades como zonas de reclutamiento, indicar diferencias en la tasa de crecimiento según la disponibilidad de alimento o incluso registrar mortandades masivas de ejemplares juveniles.

La ventaja que conlleva la observación de las señales tafonómicas en las especies invasoras de moluscos seleccionadas en este estudio, radica en la buena y temprana documentación del asentamiento de las primeras poblaciones de estos organismos en las costas uruguayas, de esta manera se sabe con certeza que el *time averaging* implícito en estos restos analizados no es mayor a 20-35 años. Caracterizar los atributos

tafonómicos y relacionarlos con las características ambientales de las playas de colecta, brinda la posibilidad de hacer inferencias paleoecológicas sobre restos encontrados en depósitos fosilíferos que presenten señales tafonómicas similares, así se podrá tener una visión de cómo pudieron ser los ambientes donde se desarrollaron los organismos involucrados, considerando que el *time averaging* afecta la resolución temporal y como mencionan Kidwel y Boscene (1991) es uno de los principales desafíos en el análisis tafonómico.

7) CONCLUSIONES

- Los atributos tafonómicos más relevantes en *R. venosa* fueron la fragmentación, corrosión, bioerosión, bioincrustación y la talla, mostrando patrones específicos y constantes que permitieron relacionarlos con las características ambientales de las playas de colectas. De esta manera se infirió que el mayor grado de fragmentación está relacionado a mayor grado de bioerosión y que estos ocurren en las playas con presencia de sustratos duros y mayor energía del oleaje (Isla Gorriti y el Puerto de Punta del Este). La bioincrustación también se vinculó a este tipo de ambiente. Por otro lado, las localidades de Bella Vista (Casa Verde y El Mirlo) y Playa Mansa mostraron mayores frecuencias de conchillas enteras, con menos trazas de bioerosión y bioincrustaciones, lo cual se asoció a playas con ambientes más propensos a la sedimentación y con menor energía del oleaje.
- La alteración del color y la estructura conservada fueron los atributos menos variables y no se asociaron a ninguna característica específica del ambiente.
- Entre las trazas de bioerosión se reportaron abundantes *Caulostrepsis*, y escasa representación de *Centrichnus*, *Entobia* y una traza indeterminada. La frecuencia de *Caulostrepsis* sobre *R. venosa* concuerda con lo encontrado en otros estudios a nivel local

y global, sin embargo, la poca presencia de *Entobia* difiere de lo reportado en otras localidades donde este molusco también es invasor.

- La condición de especies invasoras de las que se conoce bien el asentamiento de las primeras poblaciones hace 20 años para *R. venosa* y 35 años para *C. fluminea* en el Río de la Plata, acota a este período de tiempo la iniciación y ocurrencia de los procesos tafonómicos, lo cual proporciona una secuencia y resolución temporal más afinada de los mismos.
- Los atributos tafonómicos más representativos en *C. fluminea* fueron la fragmentación, presencia de periostraco y corrosión, presentado poca variabilidad entre las réplicas consideradas, mientras que trazas de bioerosión y bioincrustación no fueron registradas en ninguno de los ejemplares colectados. Las secciones de las valvas más conservadas fueron el centro, la anterior y la posterior, siendo el umbo la sección menos frecuente, relacionando estos patrones consistentes a que la región umbonal está más expuesta a la corrosión y es la primera en ser desgastada y perforada.
- La poca variabilidad en los atributos evaluados en *C. fluminea* dificulta la interpretación de los resultados en relación con características del ambiente donde se desarrolla, sugiriendo que, para la consideración de esta especie en futuros estudios se debería

implementar más localidades de muestreo así como sus respectivas réplicas.

8) ANEXOS

Tabla 1. Frecuencia absoluta y relativa (entre paréntesis) de la evaluación de los atributos tafonómicos considerando las dos réplicas por localidad, en las conchillas de *R. venosa*.

Atributo Tafonómico	I. Gorriti (1)			I. Gorriti (2)			P. Mansa			P. P. E. (1)			P. P. E. (2)			C. Verde (1)			C. Verde (2)			El Mirlo (1)			El Mirlo (2)				
	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1
Fragmentación	6 (3)	118 (59)	77 (38)	5 (5)	47 (47)	47 (47)	38 (72)	11 (21)	4 (7)	8 (10)	48 (58)	26 (32)	12 (8)	66 (44)	71 (48)	147 (55)	100 (37)	22 (8)	33 (12)	211 (75)	36 (13)	17 (12)	16 (75)	10 (13)	148 (55)	108 (40)	15 (5)		
Alteración del color	0 (0)	142 (71)	59 (29)	0 (0)	83 (84)	16 (16)	0 (0)	42 (79)	11 (21)	0 (0)	42 (51)	40 (49)	0 (0)	109 (73)	40 (27)	0 (0)	266 (99)	3 (1)	0 (0)	280 (100)	0 (0)	0 (0)	41 (95)	2 (5)	0 (0)	256 (94)	15 (6)		
Corrosión	0 (0)	0 (0)	201 (100)	0 (0)	9 (9)	90 (91)	0 (0)	7 (13)	46 (87)	0 (0)	3 (4)	79 (96)	1 (1)	4 (3)	144 (96)	0 (0)	68 (25)	201 (75)	1 (1)	23 (8)	256 (91)	0 (0)	9 (21)	34 (79)	0 (0)	108 (40)	163 (60)		
Bioerosión	2 (1)	98 (49)	101 (50)	10 (10)	40 (40)	49 (50)	9 (17)	37 (70)	7 (13)	1 (1)	51 (62)	30 (37)	10 (7)	78 (52)	61 (41)	184 (68)	80 (30)	5 (2)	145 (52)	127 (45)	8 (3)	26 (60)	17 (40)	0 (0)	161 (59)	102 (37)	8 (3)		
Bioincrustación	151 (75)	48 (24)	2 (1)	73 (74)	25 (25)	1 (1)	29 (55)	20 (38)	4 (7)	42 (51)	24 (29)	16 (20)	80 (54)	42 (28)	27 (18)	252 (94)	17 (6)	0 (0)	265 (95)	12 (4)	3 (1)	42 (98)	0 (0)	1 (2)	253 (93)	15 (6)	3 (1)		
Estructura conservada	100 (50)	19 (9)	82 (41)	41 (41)	5 (5)	53 (54)	51 (96)	0 (0)	2 (4)	50 (61)	5 (6)	27 (33)	67 (45)	21 (14)	61 (41)	242 (90)	6 (2)	21 (8)	235 (84)	8 (3)	37 (13)	31 (72)	4 (9)	8 (19)	250 (92)	7 (3)	14 (5)		
Tallas	0 (0)	144 (72)	57 (28)	0 (0)	34 (34)	65 (66)	0 (0)	33 (62)	20 (38)	0 (0)	50 (61)	32 (39)	3 (2)	95 (64)	51 (34)	150 (56)	117 (43)	2 (1)	87 (31)	192 (69)	1 (0)	18 (42)	24 (56)	1 (2)	62 (23)	201 (74)	8 (3)		
Total	201			99			53			82			149			269			280			43			271				

Tabla 2. Frecuencia absoluta y relativa (entre paréntesis) de la evaluación de los Atributos Tafonómicos sobre las valvas de *C. fluminea*.

Sección de la valva	Localidad							
	San Pedro (1)				San Pedro (2)			
	Umbo							
Atributo Tafonómico	G.0	G. 1	G. 2	Aus	G. 0	G. 1	G. 2	Aus.
Fragmentación	245 (77)	47 (15)	14 (4)	12 (4)	194 (64)	53 (17)	19 (6)	37 (12)
Periostraco	1 (0)	3 (1)	302 (95)	12 (4)	1 (0)	9 (3)	256 (84)	37 (12)
Corrasión	0 (0)	6 (2)	300 (94)	12 (4)	3 (1)	20 (7)	243 (80)	37 (12)
Bioerosión y Bioincrustación	306 (96)	0 (0)	0 (0)	12 (4)	266 (88)	0 (0)	0 (0)	37 (12)
Anterior								
Fragmentación	246 (77)	44 (14)	17 (5)	11 (3)	204 (67)	62 (20)	14 (5)	23 (8)
Periostraco	8 (3)	23 (7)	276 (87)	11 (3)	12 (4)	23 (8)	245 (81)	23 (8)
Corrasión	2 (1)	14 (4)	291 (92)	11 (3)	8 (3)	22 (7)	250 (83)	23 (8)
Bioerosión y Bioincrustación	307 (97)	0 (0)	0 (0)	11 (3)	280 (92)	0 (0)	0 (0)	23 (8)
Centro								
Fragmentación	265 (83)	36 (11)	14 (4)	3 (1)	192 (63)	94 (31)	13 (4)	4 (1)
Periostraco	9 (3)	22 (7)	284 (89)	3 (1)	12 (4)	25 (8)	262 (86)	4 (1)
Corrasión	3 (1)	13 (4)	299 (94)	3 (1)	8 (3)	22 (7)	269 (89)	4 (1)
Bioerosión y Bioincrustación	315 (99)	0 (0)	0 (0)	3 (1)	299 (99)	0 (0)	0 (0)	4 (1)
Posterior								
Fragmentación	265 (83)	36 (11)	14 (4)	3 (1)	187 (62)	47 (16)	25 (8)	44 (15)
Periostraco	9 (3)	22 (7)	284 (89)	3 (1)	15 (5)	20 (7)	224 (74)	44 (15)
Corrasión	3 (1)	13 (4)	299 (94)	3 (1)	8 (3)	21 (7)	230 (76)	44 (15)
Bioerosión y Bioincrustación	315 (99)	0 (0)	0 (0)	3 (1)	259 (85)	0 (0)	0 (0)	44 (15)
total	318				303			

Aus.: ausente

Tabla 3. Valores de X^2 y P obtenidos en la prueba de χ^2 de la comparación entre réplicas de las localidades de Isla Gorriti, Puerto del Este, Casa Verde y el Mirlo.

Localidad	Atributos						
	Fragment.	Color	Corras.	Bioeros.	Bioincrust.	Est. Conserv	talla
I. Gorriti (1)	3,64	6,16	18,84	14,763	0,07	4,98	38,24
I. Gorriti (2)	(0,16)	(0,01)	(1,42 E-05)	(0,001)	(0,97)	(0,08)	(6,25 E-10)
Pta. del Este (1)	5,55	11,24	0,72	4,52	0,14	6,57	2,05
Pta. del Este (2)	(0,06)	(0,0008)	(0,70)	(0,10)	(0,93)	(0,04)	(0,36)
Casa Verde (1)	115,02	3,14	29,66	15,773	3,97	4,58	35,087
Casa Verde (2)	(1,05E-25)	(0,08)	(3,62 E-07)	(0,0003)	(0,14)	(0,10)	(2,42 E-08)
El Mirlo (1)	16,31	0,06	5068	1,31	2,89	16,03	7,04
El Mirlo (2)	(0,0003)	(0,81)	(0,02)	(0,52)	(0,24)	(0,0003)	(0,03)

Tabla 4. Valores de X^2 y P obtenidos en la prueba de χ^2 para los atributos tafonómicos de *R. venosa* comparados entre las localidades muestreadas.

		El Mirlo						
		Fragment.	Color	Corras.	Bioeros.	Bioincrust	Est. conserv.	Talla
Pto. Punta del Este	$X^2, (p)$							
	Fragment.	147,34 ($p < 0,0001$)						
	Color		77,67 ($p < 0,0001$)					
	Corras.			89,63 ($p < 0,0001$)				
	Bioeros.				218,87 ($p < 0,0001$)			
	Bioincrust					126,54 ($p < 0,0001$)		
	Est. conserv.						103,01 ($p < 0,0001$)	
	Talla							138,83 ($p < 0,0001$)
Isla	Fragment.	206,12 ($p < 0,0001$)						

	Color		46,201 (p<0,0001)					
	Corras.			110,42 (p<0,0001)				
	Bioeros.				282,75 (p<0,0001)			
	Bioincrust					47,79 (p<0,0001)		
	Est. conserv.						132,35 (p<0,0001)	
	Talla							182,73 (p<0,0001)
Playa Mansa	Fragment.	7,34 (0,03)						
	Color		15,14 (p<0,0001)					
	Corras.			11,73 (0,0006)				
	Bioeros.				38,86 (p<0,0001)			
	Bioincrust					67,74 (p<0,0001)		
	Est. conserv.						2,81 (0,25)	
	Talla							83,85 (p<0,0001)
Casa Verde	Fragment.	23,58 (p<0,0001)						
	Color		20,91 (p<0,0001)					
	Corras.			47,12 (p<0,0001)				
	Bioeros.				0,03 (0,98)			
	Bioincrust					1,40 (0,50)		
	Est. conserv.						3,51 (0,17)	
	Talla							32,38 (p<0,0001)
Pto. Punta del Este								
		Frag.	Color	Corrosión	Bioerosión	Bioincrust	Est. conservada	Talla
Isla	Fragment.	6,38 (0,04)						
	Color		5,86 (0,02)					

	Corras.			1,30 (0,52)				
	Bioeros.				5,92 (0,052)			
	Bioincrust .					57,20 (p<0,0001)		
	Est. conserv.						3,31 (0,19)	
	Talla							4,91 (0,09)
Playa Mansa	Fragment.	106,28 (p<0,0001)						
	Color		3,81 (0,05)					
	Corras.			9,72 (0,001)				
	Bioeros.				19,15 (p<0,0001)			
	Bioincrust .					4,42 (0,11)		
	Est. conserv.						37,13 (p<0,0001)	
	Talla							0,76 (0,69)
Casa Verde	Fragment.	119,31 (p<0,0001)						
	Color		198,66 (p<0,0001)					
	Corras.			27,44 (p<0,0001)				
	Bioeros.				293,10 (p<0,0001)			
	Bioincrust .					193,35 (p<0,0001)		
	est. Conserv.						117,9 (p<0,0001)	
	Talla							278,45 (p<0,0001)
Isla Gorriti								
		Fragment.	Color	Corras.	Bioeros.	Bioincrust .	Est. conserv.	Talla
Playa Mansa	Fragment.	174,96 (p<0,0001)						
	Color		0,44 (0,51)					
	Corras.			10,85 (0,001)				
	Bioeros.				31,62 (p<0,0001)			
	Bioincrust .					15,31 (0,0005)		

	Est. conserv.						18,03 (0,0001)	
	Talla							0,16 (0,69)
Casa Verde	Fragment.	158,89 (p<0,0001)						
	Color		139,04 (p<0,0001)					
	Corras.			35,07 (p<0,0001)				
	Bioeros.				383,60 (p<0,0001)			
	Bioincrust					1,40 (0,50)		
	Est. conserv.						118,04 (p<0,0001)	
	Talla							341,91 (p<0,0001)
Playa Mansa								
		Frag.	Color	Corras.	Bioeros.	Bioincrust	Est. conserv.	Talla
Casa Verde	Fragment.	32,28 (p<0,0001)						
	Color		86,90 (p<0,0001)					
	Corras.			0,51 (0,78)				
	Bioeros.				45,26 (p<0,0001)			
	Bioincrust					91,21 (p<0,0001)		
	Est. conserv.						4,07 (0,13)	
	Talla							198,15 (p<0,0001)

Tabla 5. Valores de χ^2 y P obtenidos en la prueba de Chi2 para los atributos tafonómicos evaluados todas las secciones de las valvas *C. fluminea* colectadas en la localidad de San Pedro 1 y San Pedro 2.

	Localidad	Atributos				
		Fragment.	Periostraco	Corras.	Bioeros.	Bioincrust.
Umbo	San Pedro (1)	4,2661	4,0145	13,792	0 (1)	0 (1)
	San Pedro (2)	(0,12)	(0,13)	(0,001)		
Anterior	San Pedro (1)	6,0378	1,4056	7,2584	0 (1)	0 (1)
	San Pedro (2)	(0,05)	(0,05)	(0,03)		
Centro	San Pedro (1)	37,183	1,0903	5,7585	0 (1)	0 (1)
	San Pedro (2)	(8,43 E-09)	(0,58)	(0,06)		
Posterior	San Pedro (1)	12,687	1,0903	5,7585	0 (1)	0 (1)
	San Pedro (2)	(0,002)	(0,58)	(0,06)		

Tabla 6. Cuadro comparativo de los atributos tafonómicos de *R. venosa* más representativos asociados a las características de cada tipo de ambiente considerado

		Atributos tafonómicos													
		F. baja	F. media	F. alta	Color	Corr.	Br. baja	Br. media	Br. alta	Bt. baja	Bt. media	Bt. alta	T. peq.	T. med.	T. gran.
Características ambientales	Sust. duro rocoso		x	x	*	**			x	x	x	***			x
	Sust. cantos rodados	x					x	x		x	x		x	x	
	Sust. arenoso	x					x	x			x		x	x	x
	+ energía del oleaje		x	x					x		x				x
	- energía del oleaje	x					x	x		x	x		x	x	
	+r salinidad del agua		x	x					x						x
	- salinidad	x					x	x		x	x				
	+ zona de barrido	x					x	x		x	x		x	x	
	- zona de barrido		x	x					x						x

F: Fragmentación

Alt. Color: Alteración del color

Corr: Corrasión

Br: Bioerosión

Bt: Bioincrustación

T: Talla

*la alteración del color media fue la más frecuente en todas las playas consideradas.

**la alta corrasión fue la más frecuente en todas las playas consideradas.

***La Bioincrustación alta no fue frecuente en ninguna de las playas consideradas.

9) BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, M.L. y Farinati, E.A. 1999. Taphonomic processes affecting late Quaternary molluscs along the coastal area of Buenos Aires Province (Argentina, Southwestern Atlantic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 149: 283-304.
- Aller, R.C. 1982. Carbonate dissolution in nearshore terrigenous muds: The role of physical and biological reworking. *Journal of Geology*, 90:79-95.
- Aller, R.C. y Yingst J.Y. 1985. Effects of the marine deposit-feeders *Heteromastus filiformis* (Polychaeta), *Macoma balthica* (Bivalvia), and *Tellina texana* (Bivalvia) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions. *Journal of Marine Research*, 43: 615-645.
- Allison, P.A. 1988. The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous microfossils. *Paleobiology*, 14:139-154.
- Allison, P.A. y Pye, K. 1994. Early diagenetic mineralization and fossil preservation in modern carbonate concretions. *Palaios*, 9: 561–575.
- Antuña, D., Brugnoli, E., Correa, P., Chiesa, E., Góngora, N., Lago, V., Sánchez, M. y Muniz, P. 2019. Population structure of *Rapana venosa* in the Río de la Plata estuary during spring 2017. Libro de resúmenes COLACMAR.
- Argente, F. A. 2016. Bivalve Superpower: The Global Invasion of Corbiculid Clams. *Annual Research & Review in Biology* 10(3): 1-10

- Belanger S. E., Farris, J. L., Cherry D. S. y Cairns, J. 1985. Sediment preference of the freshwater Asiatic clam, *Corbicula fluminea*. *Nautilus*, 99: 66-73.
- Best, M.M.R. 2008. Contrast in preservation of bivalve death assemblages in siliciclastic and carbonate tropical shelf settings. *Palaios*, 23: 796-809
- Best, M.M.R. y Kidwell, S.M. 2000a. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings: I. Environmental variation in shell condition. *Paleobiology*, 26: 80-102.
- Best, M.M.R. y Kidwell, S.M. 2000b. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings: II. Effect of bivalve life habitats and shell types. *Paleobiology*, 26: 103-115.
- Best, M. M. R., Ku, T. C. W., Kidwell, S. M. y Walter, L. M. 2007. Carbonate Preservation in Shallow Marine Environments: Unexpected Role of Tropical Siliciclastics. *The Journal of Geology*, (115) 4: 437-456.
- Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4: 150–162.
- Bondarev, I. P. 2013. Ecomorphological Analyses of Marine Mollusks' Shell Thickness of *Rapana venosa* (VALENCIENNES, 1846) (Gastropoda: Muricidae). *International Journal of Marine Science*, 3(45): 368-388
- Brett, C.E. y Baird, G.C. 1986. Comparative taphonomy: A key to paleoenvironmental reconstruction based on fossil preservation. *Palaios*, 1:207-227.
- Briggs, D.E.G. 1995. Experimental Taphonomy. *Palaios*, 10: 539-550.

- Briggs, D.E.G. y Kear, A.J. 1994. Decay and mineralization of shrimps. *Palaios*, 9: 431–456.
- Britton, J.C. y Morton, B. 1982. A dissection guide, field and laboratory manual for the introduced bivalve *Corbicula fluminea*. *Malacological Review*, 3: 82 pp.
- Bromley, R.G. y Asgaard, U. 1993. Two bioerosion ichnofacies produced by early and late burial associated with sea level change. *Geologische Rundschau*, 82: 276-280.
- Brugnoli, E., Giberto, D. A., Lanfranconi, A., Schiariti, A., Aguilera, F., Bremec, C. S., Barrero, G. y Muñoz, P. 2014. El gasterópodo invasor *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) y sus posibles efectos en el ecosistema costero estuarial del Río de la Plata. En: Goso, C. (ed.) *Nuevas miradas a la problemática de los ambientes costeros*. DIRAC, Montevideo: 1–18.
- Bruno, L. I. 2016. Aspectos morfológicos y reproductivos del gasterópodo invasor *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) y su relación con el gradiente ambiental del Río de la Plata (Argentina – Uruguay). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata. 68p.
- Burone, F. y Bayssé, C. 1985 Diatomeas de la Bahía de Maldonado (Uruguay) II. Biddulphyaceae y Chaetoceraceae. *Contribuciones del Depto. de Oceanografía, Facultad de Humanidades y Ciencias* 2(1): 1-31.

- Cai, W.J., Chen, F., Powell, E.N., Walker, S.E., Parsons-Hubbard, K.M., Staff, G.M., Wang, Y., Aston-Alcox, K.A. Callender, W.R. y Brett, C.E. 2006. Preferential dissolution of carbonate shells driven by petroleum seep activity in the Gulf of Mexico. *Earth and Planetary Science Letters*, 248: 227-243.
- Carranza, A., Scarabino, F. y Ortega, L. 2008. Distribution of large benthic gastropods in the Uruguayan continental shelf and Río de la Plata estuary. *Journal of Coastal Research*, 24: 161–168.
- Carranza, A., de Mello, C., Ligrone, A., González, S., Píriz, P. y Scarabino, F. 2010. Observations on the invading gastropod *Rapana venosa* in Punta del Este, Maldonado Bay, Uruguay. *Biological Invasions*, 12: 995–998.
- Carranza, A., Estrades, A., Scarabino, F. y Segura, A., 2011. Loggerhead turtles *Caretta caretta* (Linnaeus) preying on the invading gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes) in the Río de la Plata Estuary. *Marine Ecology*, 32, 142–147.
- Carroll, M., Kowalewski, M., Simões, M.G. y Goodfriend, G.A. 2003. Quantitative estimates of time-averaging in brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf. *Paleobiology*, 29: 382–403.
- Cataldo, D. H. 2001. Dinámica poblacional y potencial bioindicador de contaminación acuática del molusco bivalvo en el delta del río Paraná. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Buenos Aires, 174 pp.

- Chattopadhyay, D., Rathie, A. y Das, A. 2013. The effect of morphology on postmortem transportation of bivalves and its taphonomic implications. *Palaios*, 28: 203-209.
- Cherry, D. S., Rodgers, J. H., Graney, R. L. y Cairns, J. 1980. Dynamics and control of the Asiatic clam in the New Rivers, Virginia. *Bulletin of the Virginia Resources Research Center*, 123: 1-72.
- Chung, E., Kim, S., Park, K., y Park, G. 2002. Sexual maturation, spawning, and deposition of the egg capsules of the female purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae). *Malacologia*, 44 (2):241-257.
- Cristini, P.A. y De Francesco, C.G. 2012. Análisis tafonómico de moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento en la laguna Nahuel Rucá (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana*, (49) 4: 594 – 605.
- Cutler, A. H. 1995. Taphonomic implications of shell surface textures in Bahia la Choya, northern Gulf of California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114: 219-240.
- Cutler, A.H. y Flessa, K.W. 1995. Bioerosion, dissolution and precipitation as taphonomic agents at high and low latitudes. *Senckenbergiana Maritima*, 25:115-121.
- Davies, D.J., Powell, E.N. y Stanton, R.J. 1989. Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation, a commentary: can shell beds form by the gradual accumulation of biogenic debris on the seafloor?. *Lethaia*, 22: 207-212.

- Darrigran, G. y Pastorino, G. 1995. Bivalvos invasores en el Río de la Plata, Argentina. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 7(64-65): 309-313.
- Darrigran, G. y Damborenea, M, C. 2003. Bioinvasiones. En: Darrigran y Damborenea (Eds.) *Bio-invasion del mejillón dorado en el continente americano*. Edulp, La Plata, 2006. 220 pág.
- De Francesco, C.G. y Hassan, G. S. 2009. The significance of molluscs as paleoecological indicators of freshwater systems in central-western Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 274: 1-2: 105-113.
- del Río, C.J., Martínez, S. y Scasso, R. 2001. Nature and origin of spectacular marine Miocene shell beds of northeastern Patagonia (Argentina): Paleoecological and bathymetric significance. *Palaios*, 16: 3-25.
- Drapkin, E. 1963. Effect of *Rapana bezoar* Linné (Mollusca: Muricidae) on the Black Sea fauna. *Do-klady Akademii Nauk SRR*, 151: 700-703.
- Efremov, J.A. 1940. Taphonomy: new branch of Paleontology. *Pan-American Geologist*, 74: 81-93.
- Erthal, F., Kotzian, C.B. y Simoes, M.G. 2015. Multistep taphonomic alterations in fluvial mollusk shells: a case study in the touro passo formation (Pleistocene–Holocene), southern Brazil. *Palaios*, 30: 388-402.

- Erthal, F., Ritter, M.N. y Kotzian, C.B. 2016. Assinaturas tafonômicas em moluscos recentes e seu significado paleoambiental. *Terræ Didática*, 13(1): 5-30.
- Erthal, F. y Ritter, M. 2017. Tafonomia Actualística: conceitos e aplicações. En: Horodyski, R. S. y Erthal, F. (eds.). *Tafonomia: Métodos, Processos e Aplicação*, Curitiba, Brasil. Editorial CRV: 29-79.
- Etchichury, M. C. y Remiro, J. R. 1971. Las arenas de la costa de la República Oriental del Uruguay en el tramo comprendido entre Nueva Palmira y la Barra del Chuy. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, (79)2: 153 – 195.
- Evia, G. y Gudynas, E. 2000. *Ecología del paisaje en Uruguay*. Junta de Andalucía - Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente – Agencia Española de Cooperación Internacional, 173 p.
- Fast, A. W. 1971. The Invasion and Distribution of the Asiatic Clam (*Corbicula manilensis*) in a Southern California Reservoir. *Bulletin of the Southern California Academy of Science*. 70pp.
- Fernández-López, S. R. 2000. *Temas de Tafonomía*. Departamento de Paleontología Universidad Complutense de Madrid. 167 p.
- Flessa, K. W. 1993. Time-averaging and temporal resolution in Recent marine shelly faunas. En: Kidwell, S. M. y Behrensmeier, A. K. (eds.) *Taphinomics Approaches to Time Resolution in Fossil Assemblages*, pp. 9-33

- Flessa, K.W. y Brown, T.J. 1983. Selective solubility of macroinvertebrate calcareous hard parts: a laboratory study. *Lethaia*, 16:193-205.
- Flessa, K.W., Kowalewski, M. y Walker, S.E. 1992. Post-collection taphonomy: shell destruction and the Chevrolet. *Palaios*, 7: 555–556.
- Flessa, K.W., Cutler, A.H. y Meldahl, K.H. 1993. Time and taphonomy: Quantitative estimates of time-averaging and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat: *Paleobiology*, 19: 266–286.
- Flessa, K. W. y Kowalewski, M. 1994. Shell survival and time-averaging in nearshore and shelf environments: estimate from the radiocarbon literature. *Lethaia*, 27: 153-165.
- Fürsich, F. y Oschmann, W. 1993. Shell beds as tools in basin analysis: The Jurassic of Kachchh, western India. *Journal of The Geological Society*, 150: 169-185.
- Gibert, J.M., Martinell, J. y de Domènech, R. 1998. *Entobia* ichnofacies in fossil rocky shores, Lower Pliocene, Northwestern Mediterranean. *Palaios*, 13: 476-487.
- Giberto, D.A., Bremec, C.S., Schejter, L., Schiariti, A., Mianzan, H. y Acha, E. 2006. The invasive Rapa Whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846): Status and potential ecological impacts in the Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. *Journal of Shellfish Research*, (25)3: 919-924.
- Giberto, D.A., Schiariti, A. y Bremec, C.S. 2011. Diet and daily consumption rates of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae)

- from the Río de la Plata (Argentina-Uruguay). *Journal of Shellfish Research*, 30(2): 349-358.
- Glaubrecht, M., Fehér, Z. y Köhler, F. 2007. Inventorizing an invader: annotated type catalogue of Corbiculidae Gray, 1847 (Bivalvia, Heterodonta, Veneroidea), including Old World limnic *Corbicula* in the Natural History Museum, Berlin. *Malacologia* 49: 243–272.
- Gomoiu, M. T. 1972. Some ecologic data on the gastropod *Rapana thomasi* Crosse along the Romanian Black Sea shore. *Cercetari Marine, I.R.C.M.*, 4: 169–180.
- Hammer, Ø. y Harper, D.A.T. 2006. *Paleontological data analysis*, 1^a ed., Oxford, Blackwell Publishing, 351pp.
- Harding, J. M. y Mann, R. 1999. Observations on the biology of the veined Rapa Whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay. *Journal of Shellfish Research*, (18)1: 9-17.
- Harding, J. M., Kingsley-Smith, P., Savini, D. y Mann, R. 2007. Comparison of predation signatures left by Atlantic oyster drills (*Urosalpinx cinerea* Say, Muricidae) and veined rapa whelks (*Rapana venosa* Valenciennes, Muricidae) in bivalve prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 352: 1–11.
- Harper, E.M. 2000. Are calcitic layers an effective adaptation against shell dissolution in the Bivalvia?. *Journal of Zoology*, 251: 179-186.

- Hasegawa, K. 1996. *Rapana venosa*, in Association, J.F.R.C., ed., Database of endangered marine and freshwater animals in Japan III: 50-55.
- Hassan, G.S., De Francesco, C.G. y Peretti, V. 2012. Distribution of diatoms and mollusks in shallow lakes from the semiarid Pampa region, Argentina: Their relative paleoenvironmental significance. *Journal of Arid Environments*, 78: 65-72.
- Horne, F.R. y McIntosh, S. 1979. Factors Influencing the Distribution of Mussels in the Blanco River of Central Texas. *The Nautilus*, 94: 119-133,
- Ituarte, C. F. 1981. Primera noticia acerca de la introducción de pelecípodos asiáticos en el área rioplatense (Mollusca:Corbiculidae). *Neotropica* 27(77): 79-83.
- Ituarte, C. F. 1994. *Corbicula* y *Neocorbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in the Paraná, Uruguay and Río de la Plata Basins. *The Nautilus* 107(4): 12-135.
- Janech, M.G. y Hunter, R.D. 1995. *Corbicula fluminea* in a Michigan River: Implications for low temperature tolerance. *Malacology Review*, 28:199-124.
- Kelley, P.H. 2008. Role of bioerosion in taphonomy: effect of predatory drillholes on preservation of mollusc shells. En: Wisshak M., Tapanila L. (eds) *Current Developments in Bioerosion*. Erlangen Earth Conference Series. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kidwell, S.M. 2001. Preservation of species abundance in marine death assemblages. *Science*, 294: 1091–1094.

- Kidwell, S.M. 2015. Biology in the Anthropocene: challenges and insights from young fossil records. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 112: 4922-4929.
- Kidwell, S.M. y Bosence, D.W.J. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. En: Allison, P.A. y Briggs, D.E.G. (eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. New York, Plenum Press: 115-209.
- Kinzelbach, R. 1991. Die Körbchenmuscheln *Corbicula fluminalis*, *Corbicula fluminea* und *Corbicula fluviatilis* in Europe (Bivalvia: Corbiculidae). *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, 29: 215-228.
- Kolbe, S.E., Jambito IV, J.J., Brett, C.E., Wise, J.L. y Wilson, R.D. 2011. Brachiopod shell discoloration as an indicator of taphonomic alteration in the deep-time fossil record. *Palaios*, 26: 682-692.
- Konhauser, K.O. y Gingras, M.K. 2007. Linking geomicrobiology with ichnology in marine sediments. *Palaios*, 22: 339-342.
- Kosnik, M.A., Hua, Q., Kaufman, D.S. y Wüst, R.A. 2009. Taphonomic bias and time-averaging in tropical molluscan death assemblages: differential shell half-lives in Great Barrier Reef sediment. *Paleobiology*, 35: 565-586.
- Kosyan, A. R. 2013. Comparative Analysis of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) from Different Biotopes of the Black Sea Based on Its Morphological Characteristics. *Oceanology*, (53) 1: 47–53.

- Kotzian, C.B. y Simões, M.G. 2006. Taphonomy of recent freshwater molluscan death assemblages, Touro Passo Stream, southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 9: 243-260.
- Kowalewski, M. y Flessa, K.W. 1994. A predatory drillhole in the lingulid *Glottidia palmeri*, Dall (Brachiopoda; Inarticulata) from the Recent tidal flats of the lower Colorado Delta, northeastern Baja California, México. *Journal of Paleontology*, 68: 1403-1405.
- Kowalewski, M., Flessa, K.W. y Hallman, D.P. 1995. Ternary taphograms: triangular diagrams applied to taphonomic analysis. *Palaios*, 10:478-483.
- Kowalewski, M. y Kelley, P.H. 2002. *The Fossil Record of Predation*. Paleontological Society Special Papers, Paleontological Society, Yale Printing Service, New Haven, 398 p.
- Kraemer, L. R. 1978. *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Sphaeriacea): the functional morphology of its hermaphroditism. *Bulletin of the American Malacological Union*: 25-31.
- LaBarbera, M. 1977. Brachiopod orientation to water movement; 1, Theory, laboratory behavior, and field orientations, *Paleobiology*, 3: 270–287.
- Lanfranconi, A., Hutton, M., Díaz, M., Brugnoli, E y Muníz, P. 2007. *Rapana venosa*, otro invertebrado bentónico invasor en el Río de la Plata. XII Congreso Latino-Americano de Ciências do Mar - XII COLACMAR Florianópolis, 15 a 19 de abril de 2007.

- Lanfranconi, A., Hutton, M., Brugnoli, E. y Muníz, P. 2009. New record of the alien mollusc *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Uruguayan coastal zone of Río de la Plata. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 4: 216-221.
- Lanfranconi, A., Brugnoli, E. y Muniz, P. 2013. Preliminary estimates of consumption rates of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae); a new threat to mollusk biodiversity in the Río de la Plata. *Aquatic Invasions*, 8 (4): 437–442.
- Leonard-Pingel, J. S. 2005. Molluscan taphonomy as a proxy for recognizing fossil seagrass beds. LSU Master's Theses. 1678.
- López Laborde, J. 2005. Caracterización y diagnóstico del litoral costero sobre el Río de la Plata y el Océano Atlántico (Nueva Palmira a Chuy). Informe Técnico Freplata. 97p.
- Mann, R. y Harding, M. 2000. Invasion of the North American Atlantic coast by a large predatory Asian mollusc. *Biological Invasions*, 2: 7-22.
- Mansur, M. C., Vanin, A., Aydos, P.E. y Schramm de Oliveira, A. 2012. Dinamica reproductiva de *Corbicula flumínea* e *Corbicula largillierti* Pp: 119-124. En: Moluscos límnicos invasores no Brasil: biologia, prevenção e controle. Mansur, M.C., Pinheiro dos Santos, C., Pereira, D., Padula Paz, I.C., Leite Zurita, M.L., Raya Rodriguez, M.T., Vilar Nehrke, M. y Aydos Bergonci, P.E. (Org.) Redes editora.
- Martínez, R. E. 1987. *Corbicula manilensis*, molusco introducido en Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 38: 384-385.

- Martínez, S. 1990. Taphonomy and Paleoecology of Holocene mollusks from the western margin of the Merin Lagoon (Villa Soriano Fm., Uruguay). *Quaternary of South America & Antarctic Peninsula*, 7: 121-135.
- Martínez, S., Rojas, A. Cabrera, F. y Antuña, D. 2019. Alien Species, a Natural Experiment in Actualistic Taphonomy. En: Martínez, S. Rojas, A y Cabrera, F. (Eds.) *Actualistic Taphonomy in South America. Topics in Geobiology* (14): 283 pags.
- McMahon, R.F. 2000. Invasive characteristics of the freshwater bivalve *Corbicula fluminea*. En: Claudi, R y Leach, J (eds.) *Nonindigenous Freshwater Organisms: Vectors, Biology and Impacts*. Lewis Publishers, Boca Raton, FL: 315–343.
- Meldahl, K.H., y Flessa, K.W. 1990. Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a Recent intertidal/shallow shelf environment. *Lethaia*, 23: 43–60.
- Meldahl, K.H., Flessa, K.W. y Cutler, A.H. 1997. Time averaging and postmortem skeletal survival in benthic fossil assemblages: quantitative comparisons among Holocene environments. *Paleobiology*, 23: 207-229.
- Milstein, A. y Juanicó, M. 1985. Zooplankton dynamics in Maldonado Bay (Uruguay). *Hydrobiologia* 126: 155-164.

- Moore, J.R. y Norman, D.B. 2009. Quantitatively evaluating the sources of taphonomic biasing of skeletal element abundances in fossil assemblages. *Palaios*, 24: 591-602.
- Morton, B. y Tong, K.Y. 1985. The salinity tolerance of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidea) from Hong Kong. *Malacological Review*, 18:91-95.
- Mouthon, J. 2001. Life cycle and population dynamics of the Asian clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) in the Saone River at Lyon (France). *Hydrobiologia*, 452: 109-119.
- Muniz, P., Góngora, N., Sánchez, M., Lago, V., Antuña, D., Correa, P., Chiesa, E. y Brugnoli, E. (en prensa): *Rapana venosa* (Muricidae, Rapaninae): un invasor “exitoso” en el estuario del Río de la Plata. En: Brazeiro A, Bresciano D, Brugnoli E e Iturburu M (eds): *Especies exóticas invasoras de Uruguay: distribución, impactos socioambientales y estrategias de gestión*. MVOTMA, Montevideo
- Neumann, A. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge, *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*. 11(1): 92–108.
- Newell, A. J., Gower, D. J., Benton, M. J. y Tverdokhlebov, V. P. 2007. Bedload abrasion and the in situ fragmentation of bivalve shells. *Sedimentology*, 54: 835–845.

- Olazarri, J. 1986. Las almejas del género *Corbicula* en el Río Uruguay. Resúmenes de Comunicaciones, Seminario "El Río Uruguay y sus recursos" CARU-INAPEINIDEP. Entre Ríos, Argentina.
- Olszewski T.D. 1999. Taking advantage of time-averaging. *Paleobiology*, 25:226-238.
- Parsons, K. M. 2004. Taphonomy as an Indicator of Environment: Smuggler's Cove, St. Croix, U.S.V.I. NOAA Miami Regional Library: 135-143.
- Parsons, K. M. y Brett, C. E. 1991. Taphonomic process and biases in modern marine environments: An actualistic perspective on fossil assemblage preservation. En: Donovan, S.K., (ed.). *The Processes of Fossilization*. London, Belhaven Press: 22-65.
- Pastorino, G., Penchaszadeh, P. E., Schejter, L. y Bremec, C. 2000. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca: Muricidae) A new gastropod in South Atlantic waters. *Journal of Shellfish Research* 19 (2): 897-899.
- Pastorino, G. 2003. El caracol *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) en aguas sudamericanas. En: Penchaszadeh, P.E., Borges, M.E., Damborenea, C., Darrigran, G., Obenat, S., Pastorino, G., Schwindt, E. y Spivak, E. (Eds.). *Especies animales bentónicas introducidas, actual o potencialmente invasoras en el sistema del Río de la Plata y la región costera oceánica aledaña del Uruguay y de la Argentina*. En: "Protección ambiental del Río de la Plata

- y su frente marítimo: prevención y control de la contaminación y restauración de habitats” Proyecto PNUD/GEF RLA/99/g31, 357 pág.
- Perry, C. T. 2000. Factors controlling sediment preservation on a North Jamaican fringing reef: A process-based approach to microfacies analysis. *Journal of Sedimentary Research*, 70(3): 633-648.
- Pisano, M. F., De Francesco, C. G. y Fucks, E. E. 2015. Taphonomics signatures in concentrations of *Heleobia* (Stimpson, 1865) from Holocene deposits of the Salado River Basin, Buenos Aires, Argentina: Their utility in Paleoenvironmental Reconstructions. *Palaios*, (30): 248-257.
- Powell, E.N., Stanton, R.J., Logan, A. y Craig, M.A. 1992. Preservation of Mollusca in Copano Bay, Texas: The long-term record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 95: 209-228.
- Quiñonero-Salgado, S. y López-Soriano, J. 2016. El género *Corbicula* Mühlfeld, 1811 (Corbiculidae: Bivalvia) en el bajo Ebro (NE de la península Ibérica). *Nemus. Revista de l'Ateneu de Natura*, 6: 9-33.
- Richter, R. 1928. Aktuopalaontologie und Palaobiologie, eine Abgrenzung. *Senckenbergiana*, 10: 285-292.
- Rinaldi, E. 1985. *Rapana venosa* (Valenciennes) spiagggiata in notevole quantita` sulla spiaggia di Rimini (Fo). *Bollettino Malacologico*, Milano, 21(10–12): 318.
- Ritter, M.N. y Erthal, F. 2011. Zona tafonomicamente ativa em ambiente estuarino lagunar com base em moluscos da planície costeira do Rio

- Grande do Sul, Brasil. En: Carvalho, I.S., Srivastava, N.K., Strohschoen Jr., O. y Lana, C.C. (orgs.). *Paleontologia: cenários da vida*, v.4, Interciência: 355-365.
- Ritter, M.N., Erthal F. y 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. *Quaternary International*, 305:5-14.
- Ritter, N. M. y Erthal, F. 2016. Time-averaging e suas implicações para o registro fóssil Marinho. *Terræ Didactica*, 12(2):81-103.
- Ritter, N. M., Francischini, H., Kuhn, L. A., Carvalho Da Luz, N., Michels, F. H., DE Moraes, A. L. M., Paim, P. T. V., Ammon Xavier, P. L. y De Francesco, C. G. 2016. El sesgo del operador en la replicabilidad de los estudios tafonómicos comparativos. *Revista brasileira de paleontología*, 19(3): 449-464.
- Rojas, A., Demicheli, M y Martínez, S. 2018. Taphonomy of the Late Pleistocene marine molluscan assemblages from Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 289 (2): 217–235.
- Rothfus, T.A. 2004. How many taphonomists spoil the data? Multiple operators in taphofacies studies. *Palaios*, 19:514-519.
- Roy, K., Miller, D. K. y LaBarbera, M. 1994. Taphonomic bias in analyses of drilling predation: effects of gastropod drill holes on bivalve shell strength. *Palaios*, 9: 413-421

- Savini, D., Harding, J.M. y Mann, R. 2002. Rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) predation rates on hard clams *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758). *Journal of Shellfish Research*, 21(2): 777-779.
- Savini, D., Castellazzi, M., Favruzzo, M. y Occhipinti-Ambrogi, A. 2004. The alien mollusc *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846; Gastropoda, Muricidae) in the Northern Adriatic Sea: Population structure and shell morphology. *Chemistry and Ecology*, 20:sup1, 411-424.
- Savini, D. y Occhipinti-Ambrogi, A. 2006. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea. *Helgoland Marine Research*, 60:153-159.
- Scarabino, F., Menafra, R. y Etchegaray, P. 1999. Presencia de *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) en el Río de la Plata. *Actas V Jornadas de Zoología del Uruguay, Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay (Segunda época)*, 11:40.
- Schopf, T.J.M. 1978. Fossilization potential of an intertidal fauna; Friday Harbor, Washington, *Paleobiology*, 4: 261–269.
- Short, A. 1996. The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* 69:589–604
- Short, A.1999. *Handbook of beach and shoreface morphodynamics*. John Wiley and Sons Ltd, Chichester

- Simões, M.G., Rodrigues, S.C. y Kowalewski, M. 2007. Comparative analysis of drilling frequencies in recent brachiopod-mollusk associations from the southern Brazilian shelf. *Palaios*, 22: 143-154.
- Smith, A.M. y Nelson, C. 2003. Effects of early sea-floor processes on the Taphonomy of temperate shelf skeletal carbonate deposits. *Earth-Science Reviews*, 63: 1-31.
- Sneath, P.H. y Sokal, R.R. 1973. *Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification*. 1st Edition, W. H. Freeman, San Francisco. 573 p.
- Sousa, R., Antunes, C. y Guilhermino, L. 2008. Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview. *Annales de Limnologie. International Journal of Limnology*, 44: 85-94.
- Spotorno-Oliveira, P., Pereira Lopes, R., Larroque, A., Monteiro, D., Dentzien-Dias, P. y de Souza Tamega, F. T. 2020. First detection of the non-indigenous gastropod *Rapana venosa* in the southernmost coast of Brazil. *Continental Shelf Research* 194: 1-10 p.
- Taylor, D.F. 1981. Freshwater Mollusks of California: a Distributional Checklist. *California Fish and Game*, 67: 140-163.
- Tietze, E. y De Francesco, C.G. 2014. Taphonomic differences in molluscan shell preservation in freshwater environments from the Southeastern Pampas, Argentina. *Palaios*, 29: 501-511.

- Tomašových, A. y Zuschin, M. 2009. Variation in brachiopod preservation along a carbonate shelf-basin transect (Red Sea and Gulf of Aden): Environmental sensitivity and tafofacies. *Palaios*, 24: 697-716.
- Torres-Orozco, R. y Revueltas-Valle, E. 1996. New Southernmost Record of the Asiatic Clam, *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae), in Mexico. *Southwestern Naturalist*, 41: 60-98.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M. y Stanton, R. J. Jr. 2003. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. *Earth Science Reviews*, 63: 33-82.