

Tesis de Doctorado en Biología

Moluscos continentales del Cuaternario de Uruguay



Tesista

M.Sc. Fernanda Cabrera

Director de tesis

Dr. Sergio Martínez

Tribunal

Dr. Martín Ubilla – Depto. de Paleontología, Facultad de Ciencias, UdelaR. Uruguay

Dr. Claudio De Francesco – Instituto de investigaciones marinas y costeras, CONICET, UNMdP. Argentina.

Dr. Fernando Erthal – Depto. de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, UFRGS. Brasil.

Facultad de Ciencias - UdelaR
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) – Biología

2021

"De cada diez personas que ven televisión, cinco... son la mitad".

Pierre Pérez Pitzner – "La corchea y el orticón, interacción y propuesta"

Les Luthiers – La Tanda

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a Sergio, por bancarme durante tres tesis de corrido, respondiendo mensajes de consulta en cualquier momento y horario (hasta un sábado a las 10 de la noche), siempre de buen humor (en serio, una sola vez lo vi de algo que se puede llegar a considerar “mal humor”), por corregir hasta la última coma, no solo de la tesis, sino de cualquier cosa escrita que le mande, prenderse para ir al campo, en fin, gracias Sergio por siempre estar ahí para lo que sea, con toda la paciencia del mundo, y siempre con la mejor onda.

En segundo lugar, al equipo de trabajo que hubo detrás de esta tesis, que sin ellos todavía estaría tomando muestras y procesando: primero el Feli, que se prende en todas, no importa si es una locura lo que haya que hacer, él está ahí para dar una mano, o poner la oreja para escuchar las hipótesis y tirar alguna idea; y en segundo lugar a Ana que ayudó a procesar buena parte de las muestras y a lo último ya clasificaba los moluscos mejor que yo.

A Martín Ubilla y Daniel Perea, que me incluyeron en varias de sus salidas de campo o me trajeron muestras de varias de las localidades.

Nuevamente a Martín Ubilla, y a los doctores Fernando Erthal y Claudio De Francesco por acceder a ser tribunal de esta tesis, y en particular a Claudio por responder a todos mis pedidos de bibliografía (que fueron varios, incluyendo un artículo que yo ya tenía por ser co-editora).

A los que acompañaron desinteresadamente a los trabajos de campo, Aldo Manzuetti, Ángel Pérez, Diego “Checho” Antuña y Raúl Vezzosi. En particular al Aldo, que, aunque no lo quiera reconocer se divirtió y todo.

Quiero agradecer a la gente de Dolores y del Museo Lacán-Guazú: Eduardo Poloni, Álvaro Achigar, Rolando Bianchi y Laura Gonnet que fueron quienes nos indicaron las localidades cercanas a la ciudad de Dolores, y tuvieron la amabilidad de acompañarnos al campo en

varias ocasiones, además de donar varias muestras colectadas por ellos e incluidas en esta tesis.

A la Doctora Ana Verdi de la sección de Entomología de la Facultad de Ciencias, que donó o prestó ejemplares actuales de *Parastacus*, *Aegla* y *Trichodactylus*.

A los miembros de la CAS: Walter Norbis, Mariano Verde y Gerardo Veroslavsky por su seguimiento, comentarios y sugerencias a lo largo del desarrollo del doctorado.

A las Ofidias, Andrea y Vale, por estar siempre ahí para lo que sea, desde pasar una foto, hasta ser oreja para las catarsis, y lo dije en la tesis anterior y lo vuelvo a decir: bancarse el desorden en mi mitad de la oficina, prometo empezar a ser más ordenada.

A toda la gente de paleo que está siempre en la vuelta y siempre están al firme para dar un consejo o una mano: Alejandra, Gloria, Mariano, Pablo, Matías, Cecilia.

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

Los de amigos “detrás de cámaras” Fiorella, Daniel y Felipe, que no son de paleo, pero que ayudan en cualquier cosa (así sea aguantar cabeza) cada vez que les pregunto algo o pido ayuda con el inglés.

Quisiera agradecer a las agencias financiadoras; a la Agencia Nacional de Investigación e Innovación que financió el proyecto que está vinculado al tema de tesis: proyecto FCE 2018 148922; también financió mi beca de doctorado (2016-2019). A la Comisión Académica de Posgrados (CAP) por financiar la beca de finalización de posgrado (2020-2021).

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

Contenido

Agradecimientos	2
Resumen	8
1. Introducción	10
Fundamentación	10
El Cuaternario continental	11
El Cuaternario continental de Uruguay	14
Contexto geológico y edad	14
Contenido fosilífero.....	17
Estudios paleoecológicos.....	18
Moluscos continentales como indicadores paleoambientales.....	19
Hipótesis	20
2. Materiales y métodos	21
Selección de los yacimientos.....	21
Trabajo de campo	27
Tipos de muestreo	28
Otros datos de campo.....	29
Preparación en laboratorio.....	29
Ejemplares aislados.....	30
Muestras masivas (<i>Bulk-samples</i>).....	30
Dataciones	31
Identificación taxonómica e ingreso en colección	31
Análisis estadísticos	37
Análisis de diversidad	37
Estimadores de diversidad	38
Análisis multivariados	39
3. Distribución y geocronología	42

Tafonomía y litología de las localidades	42
Formación Sopas.....	42
Formación Dolores	51
Holoceno	60
Discusión	61
Tafonomía	61
Edad	62
4. Taxonomía.....	64
Bivalvos.....	64
Género <i>Musculium</i> Link, 1807.....	64
Género <i>Afropisidium</i> Kuiper, 1962	66
Género <i>Pisidium</i> Pfeiffer, 1821	67
Género <i>Cyanocyclus</i> Blainville, 1818.....	68
Género <i>Anodontites</i> Bruguière, 1792.....	71
Género <i>Diplodon</i> Spix, 1827.....	72
Gasterópodos.....	83
Género <i>Asolene</i> d'Orbigny, 1838	83
Género <i>Pomacea</i> Perry, 1810	85
Género <i>Heleobia</i> Stimpson, 1865	88
Género <i>Potamolithus</i> Pilsbry, 1896.....	94
Género <i>Chilina</i> Gray, 1828.....	97
Género <i>Stenophysa</i> von Martens, 1898	98
Género <i>Anisancylus</i> Pilsbry, 1924	100
Género <i>Gundlachia</i> Pfeiffer, 1849	101
Género <i>Hebetancylus</i> Pilsbry, 1914.....	102
Género <i>Uncancylus</i> Pilsbry, 1914.....	103
Género <i>Drepanotrema</i> Fischer & Crosse, 1880.....	104
Género <i>Biomphalaria</i> Preston, 1910	106
Género <i>Miradiscops</i> Baker, 1925.....	109
Género <i>Omalonyx</i> d'Orbigny, 1838.....	111
Género <i>Succinea</i> Draparnaud, 1801	112
Género <i>Zilchogyra</i> Weyrauch, 1965	113
Género <i>Bulimulus</i> Leach, 1814.....	114

Género <i>Plagiodontes</i> Doering, 1876.....	115
Otros fósiles	124
Discusión	127
Nuevas especies registradas.....	127
5. Análisis estadísticos	131
Análisis de diversidad.....	131
Formación Sopas.....	132
Formación Dolores	135
Holoceno	137
Estimadores de diversidad.....	137
Rarefacción	137
Índice de Chao 1	139
Discusión	144
Análisis multivariados	145
<i>Non-metric Multidimensional Scaling</i>	146
Análisis de correspondencia.....	149
Análisis de agrupamiento	151
Discusión	155
6. Paleoecología	156
Composición de los ensambles	156
Ensamble Sopas.....	157
Ensamble Dolores	158
Discusión.....	159
Distribución de las especies por edad	160
38.000 a 48.000 años.....	160
13.000 a 20.000 años.....	162
6.500 años	162
Discusión.....	163
Paleoambientes.....	163
Bivalvos	164

Gasterópodos	168
Otros fósiles	177
Interpretación paleoambiental	177
Ensamble Sopas	178
Ensamble Dolores	180
7. Aplicación y conservación	184
Un ejemplo aplicado: <i>Cyanocyclas</i>	185
Distribución de <i>Cyanocyclas</i> histórica y actual.....	185
Distribución de <i>Cyanocyclas</i> en el Cuaternario.....	187
Discusión	188
8. Consideraciones finales y conclusiones	190
Referencias	193
Anexo - Tablas	226

Resumen

En Uruguay el Cuaternario está representado por varias unidades continentales que se encuentran tanto en el norte como en el sur del territorio; esta tesis se centra en dos de ellas, las Formaciones Sopas y Dolores. Las mismas fueron seleccionadas debido a que ambas tienen un contenido considerable de fósiles de moluscos, tanto en cantidad como en riqueza taxonómica. A partir del análisis de la asociación de moluscos de una localidad se puede obtener, en el caso de los dulceacuícolas, el tipo de medio acuático (lótico o léntico), velocidad relativa de la corriente (para ambientes lóticos), tipo de sustrato, períodos de desecación (estacionalidad), presencia y abundancia de plantas acuáticas y turbidez relativa. Al momento de abordar esta tesis el conocimiento sobre los moluscos cuaternarios de Uruguay era escaso. Ante esta situación, el principal objetivo de esta tesis fue subsanar ese vacío de conocimiento, por lo que diferentes abordajes metodológicos fueron empleados, priorizando el registro de especies y de nuevas localidades. De esta forma, se pretendió establecer un marco para futuras investigaciones, ya habiendo probado cuales metodologías son las más adecuadas para trabajar los diferentes sitios, con sus rasgos tafonómicos y paleoecológicos propios. Se hicieron muestreos exhaustivos en varias localidades de ambas formaciones geológicas. Una vez obtenidos los ejemplares, se realizaron análisis de diversidad y multivariados para conocer la distribución de las especies por localidad y entre estas, para observar si existen patrones de distribución. Como resultado, se amplió el conocimiento de la diversidad de ambas Formaciones. La Formación Sopas aumentó el registro de taxones de 21 a 29 especies, mientras que la Formación Dolores aumentó de seis taxones a 29 especies. De estas

especies 17 son nuevas para el Cuaternario de Uruguay, de las cuales dos corresponden a bivalvos, cuatro a gasterópodos terrestres y las restantes a gasterópodos dulceacuícolas. Asimismo, se reconoce una nueva localidad para el Holoceno continental. A esta información se agregan nuevas edades numéricas basadas en AMS ^{14}C para ambas unidades, que incluyen edades para nuevas localidades, además de corroborar edades en localidades ya datadas. También se establecieron dos ensambles bien diferenciables entre sí respecto de su composición malacológica. Por un lado, el ensamble Sopas, que se caracteriza por una asociación de moluscos de ambiente lótico, con corriente moderada y sustrato firme; y por otro lado el ensamble Dolores, con una asociación de moluscos de ambiente tanto léntico como lótico de corriente muy baja, con sustrato blando, pelítico, abundante vegetación acuática y circundante y posible estacionalidad, más probablemente asociado a planicies de inundación y arroyos de poco caudal.

1. Introducción

Fundamentación

El estudio de asociaciones de moluscos fósiles en general y dentro de estos de moluscos continentales en particular, brinda una buena comprensión de parte de los ecosistemas del pasado. Los requerimientos ambientales específicos de los moluscos continentales son una excelente herramienta para reconstruir paleoambientes. Por otro lado, comprender la evolución y el recambio de especies en diferentes momentos del pasado, nos permite reconocer cómo las comunidades respondieron ante cambios ambientales de largo plazo y, de esta manera, predecir posibles comportamientos futuros ante escenarios de cambio climático. Esto principalmente mediante el estudio de las comunidades cuaternarias, cuya composición taxonómica es muy similar a la de hoy en día, lo que de esta forma permite extrapolar la información con una mayor resolución y fidelidad que los mismos estudios en comunidades más antiguas.

En el caso de los moluscos continentales del Cuaternario de Uruguay, este tipo de estudios han estado un tanto relegados. Si bien se

hicieron algunos análisis exploratorios en el pasado (Martínez, 1988; Martínez & Rojas, 2004), no se han trabajado de forma sistemática. La mayoría de los especímenes provenían de colectas esporádicas, muchas veces por estar en sedimentos asociados a otros fósiles (vertebrados principalmente), o simplemente se trataba de ejemplares de moluscos colectados de manera aislada. Por lo tanto, la biodiversidad de los diferentes yacimientos, así como cualquier análisis paleoecológico asociado a los mismos, estaban sesgados y limitados a los ejemplares colectados de esa manera o provistos por otros investigadores.

Por todo esto, es que esta tesis se enfoca en los moluscos continentales del Cuaternario de Uruguay, realizando un estudio exploratorio del contenido fosilífero de los yacimientos conocidos para luego ampliar el número de localidades con registro de moluscos continentales. De esta forma, se llega a una visión general acerca de la biodiversidad de moluscos continentales cuaternarios de Uruguay, generando una buena base de información para futuros análisis paleoecológicos.

El Cuaternario continental

El Cuaternario es el último Sistema de la Era Cenozoica. Se inicia hace 2,58 millones de años (MA), y está dividido en dos Series: Pleistoceno y Holoceno. La base del Sistema Cuaternario está determinada por la Sección Estratotipo y Punto de Límite Global (*Global Stratotype Section and Point* – GSSP) del Piso Gelasiano en el Monte San Nicola, Sicilia (Italia); a su vez este GSSP define la base de la Serie Pleistocena, primera

del Sistema Cuaternario (Gibbard & Head, 2011; Cohen et al., 2013 actualizada).

Uno de los fenómenos más destacable del Cuaternario son las constantes oscilaciones climáticas que se registran a lo largo de todo el período, alternando lapsos cálidos, con temperaturas globales hasta $\sim 3^{\circ}\text{C}$ más altas que la actual, aumento del nivel del mar y disminución de las capas de hielo sobre los continentes (interglaciales) a períodos fríos con temperaturas globales hasta $\sim 6^{\circ}\text{C}$ más bajas que la actual, disminución del nivel del mar y avance de los casquetes polares sobre los continentes (glaciaciones) (Petit et al., 1999; Hearty & Kaufman, 2000; Karner et al., 2002; EPICA, 2004; Lisiecki & Raymo, 2005; Bradley, 2015). Estas oscilaciones climáticas están controladas por diversos factores, siendo dos de los principales las variaciones en los parámetros orbitales de la Tierra y la incidencia de la radiación solar (Bradley, 2015). Los primeros son conocidos como ciclos de Milankovitch (Croll 1867a, b; 1875; Milankovitch, 1941; Berger, 1977; 1988; Laskar et al., 1993). Esta teoría plantea que las últimas glaciaciones de la Tierra fueron ocasionadas por cambios en los parámetros orbitales, que se dan por ciclos. Dichos ciclos tienen una periodicidad de ~ 95.800 años para la excentricidad orbital (forma de la órbita descrita por la Tierra alrededor del Sol), identificada al menos para los últimos 5 millones de años. Estas variaciones tienen un efecto sobre la intensidad de las estaciones en los hemisferios (con efecto opuesto en cada hemisferio). La oblicuidad (inclinación del eje respecto a la órbita) tiene una periodicidad de 41.000 años. El ángulo de inclinación ha variado entre $21,8^{\circ}$ y $24,4^{\circ}$. Este ángulo define las latitudes de los círculos polares y de los Trópicos de Cáncer y Capricornio. La variación de la llegada de los equinoccios tiene que ver con un ligero movimiento del eje (no relacionado con la inclinación). Este

movimiento del eje tiene una periodicidad media de ~21.700 años (Bradley, 2015).

Todas estas variaciones en la inclinación y forma de la órbita de la Tierra alrededor del sol, además de las variaciones en la llegada de los equinoccios, afectan la recepción de radiación solar y, por lo tanto el clima terrestre. Los períodos de baja recepción de radiación durante el verano favorecen la persistencia de nieve invernal sobre el continente y a lo largo del año. Los momentos de mínima oblicuidad, excentricidad alta y el verano del hemisferio norte coincidiendo con el momento de menor proximidad al Sol conducen a las glaciaciones (“órbitas frías”). Al mismo tiempo, el invierno (en el hemisferio norte) coincidiendo con el momento de más proximidad al Sol produce un invierno más cálido, lo que favorece la evaporación de los océanos subtropicales, produciendo abundante precipitación sobre los continentes (nieve en altas latitudes). Esto provoca más captación de agua en el continente aumentando las capas de hielo. Los ciclos largos de 100.000 años son los más discutidos, pero en general se acepta esta hipótesis como una de las causantes de las variaciones en el clima durante el Cuaternario (Bradley, 2015).

Estos cambios se registran en los denominados Estadios Isotópicos Marinos (MIS por su nombre en inglés *Marine Isotope Stages*), los cuales corresponden a variaciones en la proporción de isótopos estables del oxígeno ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) tomados de muestras del fondo marino (por eso también son llamados OIS - *Oxygen Isotope Stages*) (Cesare & Shackleton, 1974; Cesare et al., 1975). El inicio del Cuaternario está comprendido dentro del Estadio Isotópico Marino 103 (MIS 103) (Gibbard & Head, 2009).

Está claro que estos cambios climáticos cíclicos no solo afectaron al clima y la distribución del agua dulce en el planeta, y por ende el

avance o retroceso del hielo sobre los continentes, sino también a los diferentes ecosistemas, y por lo tanto a la distribución y abundancia de las distintas especies (Sandel et al., 2011; Baker & Fritz, 2015).

El Cuaternario continental de Uruguay

En Uruguay el Cuaternario está representado por varias unidades, tanto marinas como continentales. Las marinas corresponden a ingresiones ocurridas durante los episodios interglaciares (períodos cálidos) y se depositaron en áreas costeras (Martínez et al., 1999; Rojas & Martínez, 2008; Rojas & Urteaga, 2011; Ubilla & Matínez, 2016). Las unidades continentales son varias y se encuentran tanto en el norte como en el sur del territorio uruguayo; esta tesis se centra en dos de ellas, las Formaciones Sopas y Dolores (Ubilla et al.; 2004; Goso & Ubilla; 2004; Ubilla et al., 2016). Las mismas fueron seleccionadas debido a que ambas tienen un contenido considerable de fósiles de moluscos, tanto en abundancia como en riqueza taxonómica.

Contexto geológico y edad

Formación Sopas

La Formación Sopas tiene una distribución en parches abarcando parte del litoral y norte del país (Ubilla et al., 2004; Goso & Ubilla, 2004). Se compone de niveles de areniscas de tamaño grueso a medio y conglomerados correspondientes a facies fluviales, cubiertos por lutitas

y limolitas de color marrón, relacionadas con depósitos de llanuras de inundación y paleosuelos que ocasionalmente incluyen importantes niveles de bioturbación (Verde et al., 2007; Ubilla & Martínez, 2016; Ubilla et al., 2016).

Tabla 1. Edades ^{14}C AMS para las formaciones Sopas y Dolores (tomado y adaptado de Ubilla & Martínez, 2016), las edades TL/OSL se describen en texto.

Sopas AMS ^{14}C				
Muestra	Material	Localidad	Edad	cal BP
Madera	madera	Río Cuareim (Artigas)	12.100 ± 140	13.550 - 14.373
<i>Cyanocyclas</i>	conchilla	Tres Árboles (Río Negro)	12.502 ± 55	14.234 - 15.001
Madera	madera	Río Cuareim (Artigas)	13.869 ± 54	16.473 - 39.426
<i>Pomacea</i>	conchilla	Arroyo Malo (Tacuarembó)	33.560 ± 700	36.089 - 39.426
<i>Pomacea</i>	conchilla	Arroyo Malo (Tacuarembó)	35.530 ± 680	38.659 - 41.421
<i>Pomacea</i>	conchilla	Arroyo Malo (Tacuarembó)	37.070 ± 810	39.940 - 42.665
<i>Pomacea</i>	conchilla	Arroyo Malo (Tacuarembó)	38.300 ± 940	40.865 - 43.932
<i>Cyanocyclas</i>	conchilla	Arroyo Malo (Tacuarembó)	39.900 ± 1.100	42.025 - 45.389
<i>Diplodon</i> sp.	conchilla	Arroyo Malo (Tacuarembó)	>45.200	
<i>Diplodon peraeformis</i>	conchilla	Arroyo Malo (Tacuarembó)	>45.200	
<i>Diplodon peraeformis</i>	conchilla	Arroyo Malo (Tacuarembó)	>45.200	
<i>Prosopis nigra</i>	madera	Cañada Sarandí (Salto)	>45.000	
<i>Prosopis</i> sp.	madera	Río Cuareim (Artigas)	>43.000	
<i>Prosopis</i> sp.	madera	Río Cuareim (Artigas)	>45.000	
Dolores AMS ^{14}C				
Muestra	Material	Localidad	Edad	cal BP
suelo	suelo	Arroyo Vejigas	10.140 ± 50	11.857 - 11.960
<i>Salix humboldtiana</i>	madera	Paso Cuello	10.480 ± 105	11.982 - 12.647
	madera	Paso Pache	10.500 ± 110	11.992 - 12.656
<i>Prosopis</i> sp.	madera	Arroyo Vejigas	11.090 ± 110	12.722 - 13.090

	madera	Barrancas Santa Lucía	11.150 ± 120	12.725 - 13.169
<i>Equus</i> sp.	esmalte	Arroyo Pilatos	21.530 ± 140	25.525 - 26.037
Ciervo	esmalte	Arroyo Pilatos	22.450 ± 400	25.934 - 27.436

De acuerdo con sus mamíferos, la Formación Sopas se corresponde con el piso Lujanense (Pleistoceno Tardío - Holoceno Temprano) (Ubilla & Perea, 1999; Ubilla et al., 2004). Se han realizado dataciones numéricas sobre mamíferos (dientes y huesos), madera, conchillas y sedimentos en varias localidades de esta unidad. Las dataciones se han hecho por radiocarbono (^{14}C) (tabla 1) y termoluminiscencia/ópticoluminiscencia (TL/OSL) (Ubilla et al., 2016; Ubilla & Martínez, 2016). Las edades obtenidas a partir del ^{14}C van desde 33.560 ± 700 años a 39.900 ± 1.100 años, las que se corresponden con el MIS 3. Algunas localidades presentan rangos entre 12.100 ± 140 años y $13\ 869 \pm 54$ años, y pertenecerían a facies más modernas de esta unidad (Ubilla et al., 2016). Las dataciones por TL/OSL fueron realizadas para aquellos yacimientos con mayor contenido de fósiles; con un rango de edad entre 27.400 ± 3.300 y 71.400 ± 11.000 años, lo que también las sitúa en el MIS 3.

Formación Dolores

Esta unidad está principalmente distribuida en el sur y parte del litoral del territorio. Se encuentra por encima de las Formaciones Chuy (Pleistoceno), Fray Bentos (Oligoceno) y rocas del precámbrico (Goso, 1972; Preciozzi et al., 1985). Se caracteriza por sus limolitas marrones a verde-grisáceas, pelitas y areniscas con matriz arcillosa. También se han descrito carbonatos y sedimentos pelíticos masivos (Goso Aguilar, 2006; Ubilla et al., 2016).

La Formación Dolores cuenta con varias edades numéricas obtenidas por radiocarbono y TL/OSL (Ubilla & Perea, 1999; Martínez & Ubilla, 2004; Ubilla et al., 2017). Los fechados por ^{14}C indican una edad entre 22.450 ± 400 años y 10.140 ± 50 años y por TL/OSL edades entre 32.230 ± 2.640 años y 10.570 ± 990 años (Ubilla et al., 2016; Ubilla & Martínez, 2016), y otro fechado de 96.040 ± 6300 años (Jones et al., 2017). Estas dataciones y su fauna de mamíferos ubicarían a la Formación Dolores en el Pleistoceno Tardío - Holoceno Temprano.

Contenido fosilífero

Las unidades consideradas contienen tanto bivalvos como gasterópodos; dentro de los primeros se encuentran géneros de agua dulce: *Cyanocyclas*, *Diplodon*, *Anodontites*, *Monocondylea*, *?Musculium*; en tanto que los gasterópodos comprenden los géneros dulceacuícolas *Heleobia*, *Potamolithus*, *Pomacea*, *Chilina*, *Gundlachia*, *Anisancylus*, *Biomphalaria* y el género terrestre *Bulimulus* (Martínez, 1988; Ubilla et al., 1994; Martínez & Rojas, 2004; Martínez & Ubilla, 2004; Ubilla et al., 2009).

Considerando el resto de la fauna, se encuentran mamíferos tales como xenartros, representados por folívoros y cingulados, carnívoros, litopternos, notoungulados, proboscídeos, perisodáctilos y artiodáctilos. Otros grupos de vertebrados presentes son peces teleósteos, reptiles y aves (Ubilla et al., 2003; Ubilla, 2004; Martínez & Ubilla, 2004; Ubilla et al., 2009, 2016; Montenegro et al., 2011, Jones et al., 2017, Manzuetti et al., 2017a, b). Además, se registran particularmente para la Fm. Sopas los icnofósiles *Taenidium*, *Castrichnus incolumis*, y coprolitos de carnívoros (Verde et al., 2007; Verde & Perea, 2008).

En cuanto a los vegetales, se han registrado en estas unidades restos mineralizados de troncos de los géneros *Gleditsia*, *Phyllostylon*, *Prosopis* y *Salix* (Daners, 2008, Meneghin, 2016), y registros palinológicos pertenecientes principalmente a plantas herbáceas (Medeiros et al., 2011).

Estudios paleoecológicos

En el caso de las unidades cuaternarias continentales de Uruguay, las inferencias paleoclimáticas casi únicamente se han realizado a partir de la fauna de vertebrados, en especial mamíferos. Como fue dicho, para los sedimentos del norte de Uruguay (Fm. Sopas) el concepto general es que estos depósitos se corresponden con el MIS 3, es decir, un período cálido comparado con el máximo glacial posterior. La presencia de mamíferos vinculados a contextos tropicales a templados, como tapires (*Tapirus* sp.) y pecaríes (Tayassuidae), entre otros, está de acuerdo con esta propuesta; sin embargo, se encuentran también representantes típicos de otros ambientes tales como *Dolichotis* sp., *Lama* sp., *Vicugna* sp., más frecuentes en climas fríos y áridos como la actual Patagonia (Ubilla et al., 2016; Ubilla & Martínez, 2016). Este modelo mixto se ve representado en algunos biomas actuales, donde la heterogeneidad de hábitats se ve reflejada en los mamíferos, por ejemplo, el cerrado, donde se observa la persistencia de los taxones de climas cálidos o templados en áreas de refugio (Ubilla et al., 2018).

La asociación de la Formación Dolores de la cuenca del Santa Lucía comprende según las edades disponibles los últimos 30 a 7 mil años, que involucran el Último Máximo Glacial (UMG) y la inversión antártica (ver Ubilla et al., 2018). En esta unidad los mamíferos reflejan el efecto del

UMG, como por ejemplo la presencia de taxones que ahora viven en área patagónica.

Moluscos continentales como indicadores paleoambientales

Los moluscos fósiles continentales tienen una amplia aplicación como indicadores paleoclimáticos y paleoecológicos (Dillon, 2004; De Francesco, 2007; Tietze & de Francesco, 2010). A partir del análisis de la asociación de moluscos de una localidad se puede obtener, en el caso de los dulceacuícolas, el tipo de medio acuático (lótico o léntico), velocidad relativa de la corriente (para ambientes lóticos), tipo de sustrato, períodos de desecación (estacionalidad), presencia y abundancia de plantas acuáticas y turbidez relativa, entre otros (Taylor, 2003; Dillon, 2004; Martínez & Rojas, 2004; De Francesco 2007; De Francesco, 2010; Tietze & de Francesco, 2010; De Francesco et al., 2020). En el caso de los gasterópodos terrestres, es posible inferir si se trata de ambientes áridos, rocosos y arbustivos o de ambientes tropicales y húmedos (De Francesco, 2010; Tietze & de Francesco, 2010; Cabrera et al., 2018). En Uruguay se realizaron con estos fines estudios sobre moluscos continentales provenientes de otros depósitos (Formaciones Mercedes, Asencio y Queguay, Cretácico Tardío), lo que permitió llevar a cabo una reconstrucción confiable del ambiente de depositación, un tópico que anteriormente había sido muy discutido y controvertido para estas unidades (Cabrera et al., 2018).

En el caso del Cuaternario de Uruguay, el único antecedente hasta ahora es Martínez & Rojas (2004); los autores realizaron un somero

análisis de los moluscos registrados en varias localidades datadas numéricamente de las Formaciones Sopas y Dolores, analizando sus relaciones paleoecológicas y describiendo de esta forma características del ambiente en estos depósitos. Ese trabajo se enfoca en materiales colectados de forma aislada en varias localidades, o asociados a otros fósiles (restos de vertebrados principalmente).

Hipótesis

1 – Las Formaciones Sopas y Dolores tienen una biodiversidad malacológica mucho mayor a lo que se conoce hasta ahora.

Los estudios hasta ahora tenían identificados seis taxones para la Formación Dolores, y 22 para la Formación Sopas (ver capítulo 4). Dado que los registros provenían de muestras esporádicas, colectadas mayormente de forma aislada en el campo o de colecciones privadas (en general selectivas a la hora de coleccionar y preservar ejemplares), es probable que esté subestimado el número de especies en ambas unidades, pero en particular en la Formación Dolores.

2 – Ambas unidades presentan heterogeneidad de ambientes, y estos pueden ser identificados a partir del conjunto de moluscos que los componen.

Dadas las especies registradas hasta ahora, y en base al trabajo de Martínez & Rojas (2004), es probable que haya heterogeneidad de ambientes entre los diferentes yacimientos de ambas unidades.

2. Materiales y métodos

Como se mencionó anteriormente, al momento de abordar esta tesis el conocimiento sobre los moluscos cuaternarios de Uruguay era escaso. La publicación más reciente era el trabajo de Martínez & Rojas (2004), un trabajo que realizó una puesta a punto de lo que se conocía hasta ese momento, con muestreos esporádicos de algunas localidades, particularmente de la Formación Sopas. En el caso de la Formación Dolores, los conocimientos previos sobre moluscos (y en qué localidades ubicarlos) eran aún más escasos. Ante esta situación, para esta tesis se emplearon diferentes abordajes metodológicos, priorizando el registro de especies y de nuevas localidades. De esta forma, se buscó establecer un marco para futuras investigaciones, ya teniendo una buena noción de qué metodologías son las más adecuadas para trabajar las diferentes localidades, con sus rasgos tafonómicos y paleoecológicos propios.

Selección de los yacimientos

Para seleccionar los yacimientos a explorar se emplearon dos criterios; por un lado, explorar los yacimientos ya conocidos con

contenido de moluscos de las dos unidades litológicas (ver Introducción). Por otro lado, buscar nuevos yacimientos, en particular de la Formación Dolores, menos estudiada hasta el momento.

En el caso de los yacimientos ya conocidos se trató de prospectar todos los que figuraban en la literatura, siendo muchos de ellos frecuentados por otros investigadores. Algunos de los yacimientos conocidos no pudieron ser visitados por diversas causas, entre ellas: inaccesibilidad del lugar, presencia de vegetación cubriendo el área o no conseguir el acceso a propiedades privadas. Los yacimientos nuevos surgieron bien como resultado de prospecciones, tanto en el marco de la tesis como en el de otros proyectos, o por datos brindados por referentes locales.

A cada punto de colecta se le asignó un código para emplear en los trabajos estadísticos posteriores, y especialmente para identificarlos y diferenciarlos dentro de un mismo yacimiento. El código se compone de: inicial(es) del departamento, inicial de la unidad litológica, y numeración de dos dígitos en el orden en que fueron visitadas. Así, por ejemplo, en el caso del Arroyo Itapebí Grande (Salto) que tuvo dos puntos de colecta correspondientes a la Formación Sopas, la denominación de los mismos son SS04 y SS05, la primer S por Salto, la segunda por Sopas. Pero, exceptuando las gráficas y tablas, en general en el transcurso de la tesis se va a emplear el nombre del paraje o accidente geográfico cercano para referirse a los puntos de colecta, siendo esta una referencia más amena para el lector.

Las localidades visitadas se detallan en la tabla 2 y en las figuras 2.1-2.6. Las localidades existentes en la literatura y/o con ejemplares ingresados en colecciones pero que no se pudieron visitar, se detallan en la tabla 3.

Tabla 2. Localidades muestreadas, coordenadas y altura respecto al nivel del mar.

Localidad	Departamento	Código	Coordenadas	Altura (m)
Jones, Arroyo Pedernal	Canelones	CD01	S34° 22,190' W55° 46,321'	52
Cañada Nieto	Soriano	SoD01	S33° 45,875' W58° 03,600'	27
Cañada Farías (Puente)	Soriano	SoD02	S33° 42,487' W58° 05,164'	32
Cañada Farías (Atrás)	Soriano	SoD03	S33° 42,467' W58° 05,154'	40
Cañada Farías (Atrás 2)	Soriano	SoD04	S33° 42,461' W58° 05,106'	38
Estancia Calcaterra 1	Soriano	SoD05	S33° 38,790' W58° 06,404'	37
Estancia Calcaterra (Tortuga)	Soriano	SoD06	S33° 39,612' W58° 05,752'	25
Arroyo El Bravío	Soriano	SoD07	S33° 34,957' W58° 09,962'	21
Cañada La Paraguaya	Soriano	SoD08	S33° 33,035' W58° 02,745'	8
Cañada Perdices	Soriano	SoD09	S33° 34,003' W58° 02,068'	8
Arroyo Gutiérrez Grande	Río Negro	RND01	S32° 38,479' W57° 43,605'	43
Arroyo Tres Árboles	Río Negro	RNS01	S32° 38,392' W56° 43,763'	74
Sitio Baeza	Paysandú	PS01	S32° 16,762' W56° 45,356'	82
Arroyo Malo, Curtina	Tacuarembó	TS01	S32° 09,523' W56° 07,506'	85
Paso del Potrero	Salto	SS01	S31° 26,951' W56° 50,654'	96
Arroyo Itapebí Grande sobre Ruta31	Salto	SS02	S31° 22,178' W57° 32,391'	68
Arroyo Itapebí Grande ruta s/n puente izq	Salto	SS04	S31° 17,811' W57° 42,912'	43
Arroyo Itapebí Grande ruta s/n puente der	Salto	SS05	S31° 17,790' W57° 42,573'	48
Buey Negro, Río Arapey Chico	Salto	HS01	S30° 57,113' W57° 27,309'	40
Paso Farías, Arroyo Zanja Honda	Artigas	AS01	S30° 29,522' W57° 07,486'	72

Tabla 3. Localidades citadas en la literatura y/o con muestras ingresadas en colecciones científicas pero que no fueron visitadas.

Localidad	Departamento	Fósiles en colección	Motivos de no acceso
Arroyo Gutiérrez Chico	Río Negro	Si	Muy vegetado, sin márgenes en el arroyo
Arroyo Laureles	Salto	No	No se llegó a procesar
Paso Colman	Tacuarembó	Si	No se pudo incluir en los itinerarios de salidas de campo
Arroyo Urumbeba	Artigas	Si	No se pudo incluir en los itinerarios de salidas de campo
Arroyo Yucutujá	Artigas	No	No se pudo incluir en los itinerarios de salidas de campo
Arroyo Solís Chico, Ruta 8	Canelones	Si	No se pudo incluir en los itinerarios de salidas de campo

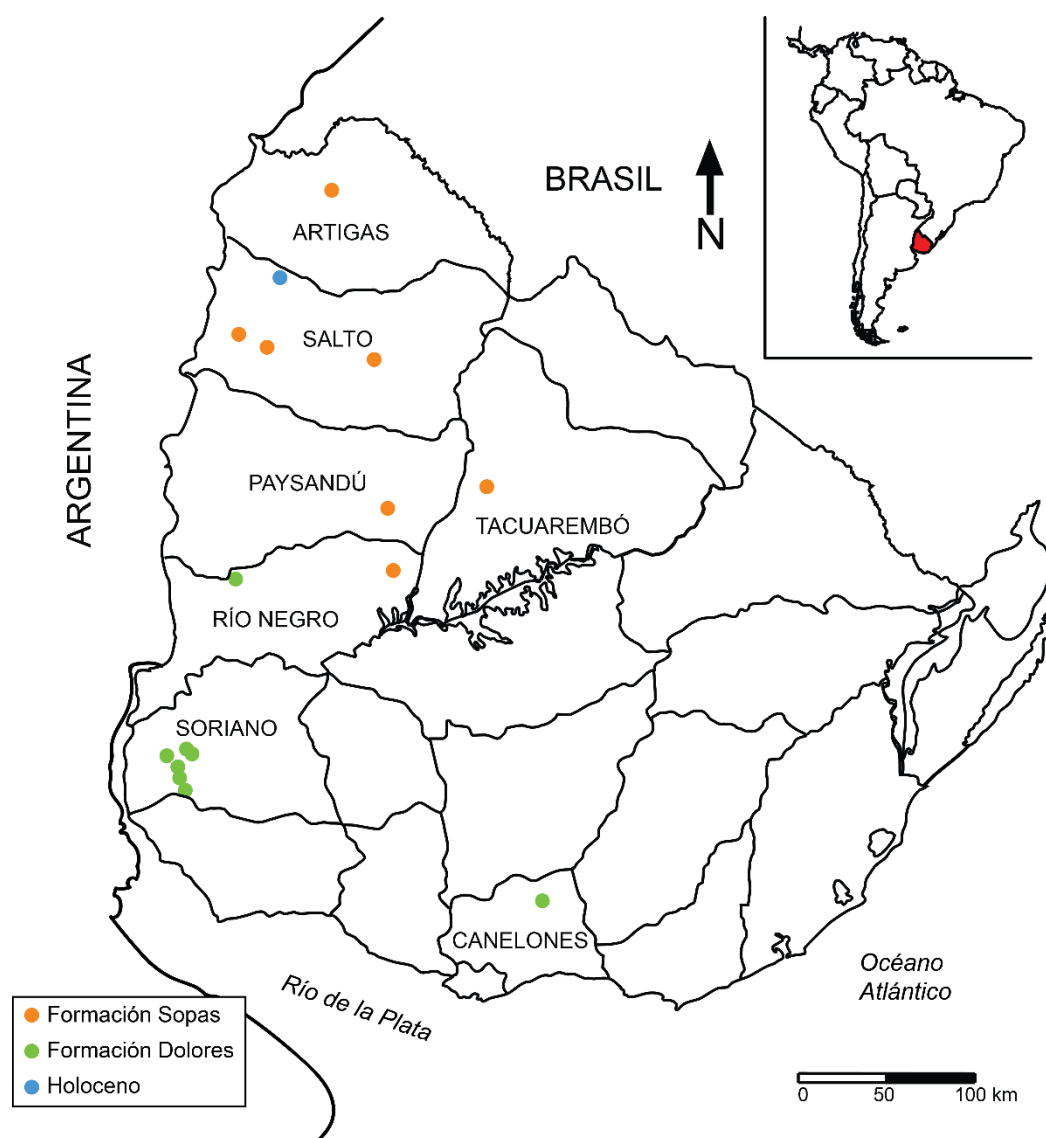


Figura 2.1. Ubicación geográfica de las localidades visitadas.



Figura 2.2. Ubicación geográfica de la localidad Jones (punto verde), sobre el Arroyo Pedernal, Ciudad de Tala (Departamento de Canelones), Formación Dolores.



Figura 2.3. Ubicación geográfica de las localidades del Departamento de Soriano (puntos verdes), Formación Dolores.

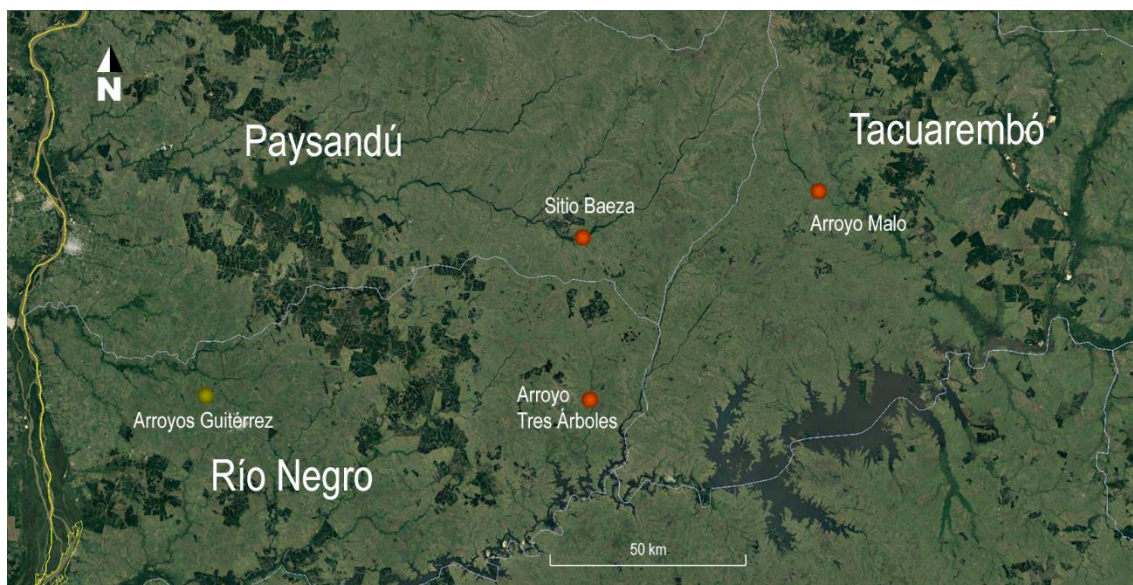


Figura 2.4. Ubicación geográfica de las localidades de Formación Sopas: Arroyo Tres Árboles (Río Negro), Sitio Baeza (Paysandú), Arroyo Malo (Tacuarembó); y la localidad de Formación Dolores Arroyos Gutiérrez (Río Negro).

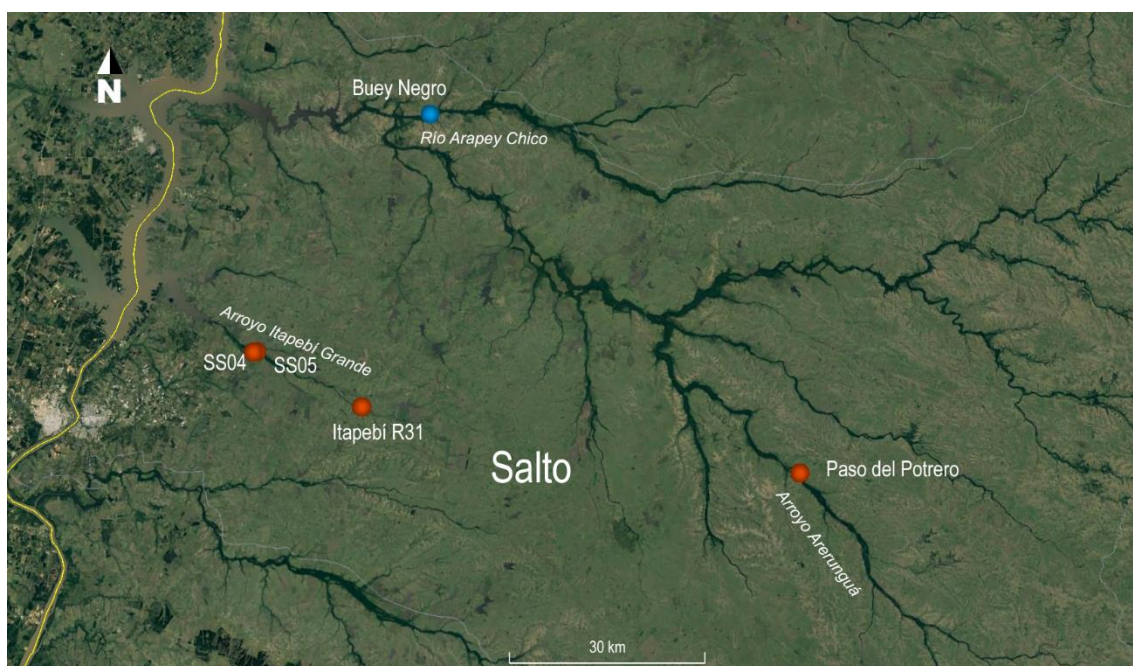


Figura 2.5. Ubicación geográfica de las localidades de Formación Sopas en el Departamento de Salto: Paso del Potrero (Arroyo Arerunguá), SS04, SS05 y R31 (Arroyo Itapebí Grande); ubicación de la localidad del Holoceno, Buey Negro (Río Arapey Chico,



Figura 2.6. Ubicación geográfica de la localidad Arroyo Zanja Honda, Paso Farías (Artigas), Formación Sopas.

Trabajo de campo

Al estar estudiando dos unidades diferentes, se necesitó adaptar las técnicas de muestreo para cada localidad y para cada unidad. No todas las localidades presentaron las mismas condiciones tafonómicas y litológicas.

Hubo que tener en cuenta varios factores a la hora de trabajar los yacimientos, por ejemplo, no todos presentaron la misma densidad de fósiles, algo que era esperable. Además, el estado de conservación de muchos fósiles varió de un yacimiento a otro e incluso dentro del mismo yacimiento. En muchas localidades el muestreo masivo y aleatorio no fue posible, por lo que hubo que seleccionar las muestras a tomar y otros materiales fueron solo registrados en campo (fotografía o apuntes en diario de campo).

Por estar razones, los análisis estadísticos elegidos para comparar la composición faunística de los yacimientos se basaron principalmente en presencia-ausencia de especies y en aproximaciones a la abundancia de las mismas. Al mismo tiempo, algunas localidades están subrepresentadas, debido a que fueron visitadas y muestreadas en el pasado, pero como se mencionó anteriormente no pudieron ser visitadas en el marco de esta tesis.

Tipos de muestreo

De acuerdo con las características de los yacimientos se emplearon dos técnicas:

Muestreo selectivo

En caso de que los especímenes aparecieran muy aislados (ej. Arroyo Guitérrez Grande), o sumamente frágiles (ej. Arroyo El Bravío), se extraían ejemplares aislados o se tomaban fotos y el dato en el lugar sin remover el ejemplar. Muchos ejemplares extraídos de esta forma no llegaron al laboratorio (ver capítulo 3). En todos estos casos se tomaron muestras de sedimento junto con el material para búsqueda en laboratorio de micromoluscos u otro tipo de microfósiles calcáreos, tales como ostrácodos o girogonitos de carofitas.

Muestreo en masa (bulk-sample)

En los casos en que los ejemplares se registran de forma abundante en la roca, se tomaron fotografías primero para registrar la disposición y distribución de los fósiles en el sedimento, y luego se colectó todo junto, sedimento y fósiles indiscriminadamente, para de esta forma tener un panorama general de la diversidad presente en ese punto de colecta.

En estos yacimientos, los fósiles se encuentran en lentes o parches, pero difícilmente se pueden identificar niveles continuos (la excepción es Arroyo Malo), por lo que transectas o muestreos seriados no fueron factibles, y tampoco coleccionar volúmenes similares de sedimento y fósiles. Se optó por recuperar todo lo posible de cada localidad, para tener una buena representatividad de especies, manteniendo la identidad de los diferentes puntos de colecta (parches o lentes con fósiles) dentro del yacimiento.

Otros datos de campo

En todas las localidades visitadas se tomaron las coordenadas geográficas del lugar (georreferencia) y la altura respecto al nivel del mar, medido con GPS con altímetro barométrico Garmin eTrex 30 (tabla 2). También se registró la sedimentología, estratigrafía y características tafonómicas del lugar, y de permitirlo el afloramiento se realizó una sección estratigráfica esquemática (ver capítulo 3).

En caso de que hubiese restos de moluscos actuales y autóctonos, se tomaron muestras de conchillas vacías como referencia (no se muestrearon ejemplares vivos).

Preparación en laboratorio

Debido a la variedad de muestras que se tomaron, de acuerdo con el tipo de yacimiento y a la preservación de los fósiles, se aplicaron diferentes técnicas para poder recuperar la mayor cantidad de especímenes.

Una de las principales dificultades fue la fragilidad que presentaron varios ejemplares, sobre todo uniónidos (*Diplodon* y *Anodontites*) y algunos gasterópodos.

Ejemplares aislados

A los individuos aislados se los limpió. En caso de ser muy frágiles, se optó por incorporarles elementos adhesivos como cianocrilato líquido, para consolidarlos con un medio reversible y no invasivo o por dejarles parte del sedimento. Esto último era lo menos deseable porque elementos diagnósticos podían quedar tapados por el sedimento, lo que dificultaría la determinación posterior, pero en los casos en que la conchilla era muy friable (se disgregaba al tacto) el uso de cianocrilato no era efectivo, por lo que se optó por dejar el sedimento. En caso de bivalvos con las valvas conjugadas, en la medida de lo posible se los preservó articulados.

Muestras masivas (*Bulk-samples*)

Las muestras tomadas con este procedimiento se dejaron secar al aire primero, y luego se evaluó la fragilidad de los especímenes. Si éstos presentaban una buena mineralización y los sedimentos no eran demasiado plásticos (contenido bajo de arcillas), se realizó tamizado bajo agua, utilizando dos medidas de malla (1680 micrones y 1.18 mm) para aislar los ejemplares más grandes de los pequeños y luego el residuo de elementos más finos para separar los microfósiles (en general micromoluscos, ostrácodos y restos de algas). Luego se separaron todos los fósiles mediante *picking* a ojo desnudo o bajo lupa binocular en los tres tamaños de sedimento. En el caso del residuo más fino, se realizó cuarteo y luego exploración. Esta técnica se empleó principalmente en *bulk-samples* de la Formación Sopas.

Cuando los ejemplares de estas muestras eran muy frágiles, el proceso consistió en dejar secar el sedimento y los fósiles al aire libre, para luego rehidratar. Esto permitió que los elementos más plásticos como la arcilla se disgregaran en lugar de formar masas compactas. Luego se fueron separando los fósiles directamente del sedimento, mientras este estaba aún húmedo. Esta técnica disminuyó notablemente la pérdida de especímenes muy frágiles por rotura al manipular, y se aplicó principalmente a las muestras de la Formación Dolores.

Dataciones

De todas las localidades que fue posible se separaron materiales para realizar dataciones mediante ^{14}C AMS (ver capítulo 3) en el Laboratorio de AMS de la Universidad de Arizona (Estados Unidos). Los resultados fueron calibrados (2 sigmas) usando la curva SHCal20 (Hogg et al., 2020) mediante el programa Calib v. 8.1 (Stuiver & Reimer, 1993).

Identificación taxonómica e ingreso en colección

Luego de recuperados los fósiles, se procedió a clasificarlos taxonómicamente. Luego de identificados a nivel de género o especie, se realizaron comparaciones con materiales colectados previamente y disponibles en la Colección de Paleontología – Invertebrados (FCDPI), o en publicaciones anteriores, tanto de Uruguay como de la región (Martínez & Rojas, 2004; De Francesco et al., 2007; Erthal et al., 2011; De Francesco & Hassan, 2013; Steffan et al., 2014; Pisano & Fucks, 2015). Luego se compararon los ejemplares con las especies que habitan en la región. Para esto se usó material comparativo actual, disponible tanto por colectas realizadas en las mismas localidades donde se encontraron los fósiles, como por donaciones, presente la Colección de

Material Comparativo de Moluscos de la Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias (FCCI), y en listados gráficos de materiales de colecciones de otros lados (Simone, 2006; Graf & Cummings, 2013; 2021). Al mismo tiempo, se fue comparando con los listados de especies actuales (Scarabino, 2003; Scarabino, 2004a; Scarabino & Mansur, 2007; Clavijo & Scarabino, 2013) y corroborando su presencia.

Una vez corroborada la validez nomenclatural de la especie (WoRMS, MusselP, ver capítulo 4 Taxonomía), se ingresaron individualmente o por lotes, según el material, en la colección de invertebrados fósiles (FCDPI) del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias.

Acrónimos

- Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias, invertebrados (Montevideo) – **FCDPI**
- Colección de Material Comparativo de Moluscos de la Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias (Montevideo) – **FCCI**

Ejemplares de Mussel Project (Graf & Cummings, 2013; 2021; <http://mussel-project.uwsp.edu/db/index.html> visitado entre 2019-2021):

- National Museum of Natural History (Washington) – **USNM**
- Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris) – **MNHN**
- Senckenberg Museum (Frankfurt) – **SMF**
- Academy of Natural Sciences (Philadelphia) – **ANSP**

Taxonomía

En el capítulo 4 (Taxonomía) se detallan las especies registradas para el Cuaternario de Uruguay. Las especies se determinaron primariamente mediante comparación con material actual, tanto gráfico (e.g., Simone, 2006; MusselP Mussel Project: mussel-project.uwsp.edu, visitada en mayo y junio de 2021) cómo ejemplares en colección (Colección de material comparativo de la Colección de Paleontología, Facultad de Ciencias – FCCI); teniendo en cuenta su presencia en la región, especialmente en Uruguay (Scarabino, 2003; 2004a; Scarabino & Mansur, 2007; Clavijo & Scarabino, 2013).

Luego de identificado el material de forma preliminar, se comparó con la diagnosis y/o descripción original de la especie y revisiones posteriores. En la mayoría de las descripciones originales hay diagnosis o descripción, pero no ambas. Para cada registro se transcribe o la diagnosis o la descripción original, según fuera lo suficientemente explicativa. En los casos que la descripción original de la especie no fuera suficiente (o fuera inexistente) se incluye también descripciones completas realizadas en revisiones posteriores, y en caso de tampoco contar con esta información, se incluye una descripción del material en la sección comentarios. Estos casos incluyen: diagnosis enfocada a las partes blandas (órganos reproductores, masticatorios, etc.) y diagnosis que describen caracteres de la conchilla no preservables en los fósiles, tales como coloración y patrones de coloración o el grosor del periostraco. Por último, se discuten los casos en que el fósil presenta alguna diferencia mínima respecto a las descripciones de las especies actuales, ya que en todos los casos se están asimilando a estas, y la distancia

temporal no admite pensar que las fósiles sean especies nuevas. Las variaciones morfológicas mínimas parecen ser más producto de variedad intraespecífica a que se trate de especies diferentes o nuevas para la ciencia (e.g. *Heleobia robusta*).

En el caso de las descripciones o diagnosis originales no se cambiaron los términos de sus autores; de ser necesario se incluyeron palabras para darle coherencia a la oración [señaladas con paréntesis rectos], en particular para las traducciones del latín y del alemán, y solo en casos puntuales se cambió la palabra a un término más comprensible, también señalado con paréntesis rectos.

La clasificación supragenérica se realizó de acuerdo con Bouchet et al. (2017) para gasterópodos, y para bivalvos de acuerdo con Bouchet & Rocroi (2010) y Bieler et al. (2010).

En la figura 4.1 se presentan las abreviaturas y los términos utilizados en la sección “comentarios” y en las medidas anatómicas de cada especie a modo de referencia. En cuanto a las dimensiones, debido a la fragilidad de algunos ejemplares, se priorizó tomar las medidas principales y evitar la manipulación excesiva. Las medidas se obtuvieron a partir del software ImageJ v. 1.53k (Rasband, 1997-2018) (tablas 9 y 10).

Abreviaturas:

LC: Largo Conchilla, distancia axial entre el ápice y la base para gasterópodos, y distancia mayor en sentido antero-posterior en bivalvos y pateliformes (lapas).

AnC: Ancho Conchilla, distancia mayor tomada perpendicular al eje en gasterópodos (diámetro mayor en caso de planoespirales, figura 4.1E); distancia mayor entre valvas conjugadas en bivalvos; distancia mayor en sentido lateral en pateliformes.

AIC: Alto Conchilla, distancia mayor en sentido dorso-ventral en pateliformes y bivalvos.

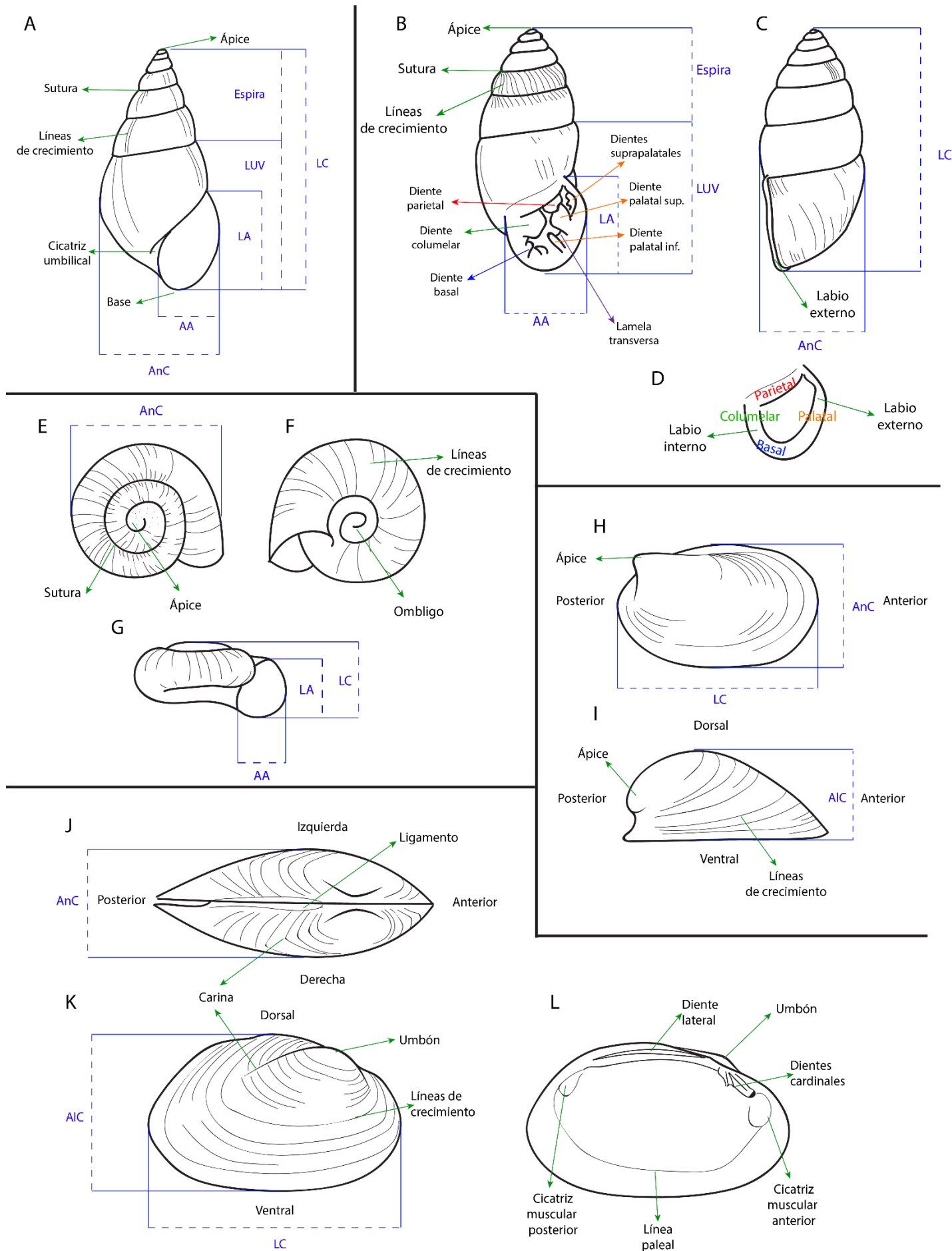
E: Espira, distancia axial entre el ápice y la última sutura en vista apertural en gasterópodos conoespirales (figuras 4.1A y 4.1B).

LUV: Largo Última Vuelta, distancia entre la última sutura y la base en gasterópodos conoespirales.

LA: Largo Abertura, distancia mayor de la abertura en sentido axial (gasterópodos).

AA: Ancho Abertura, distancia mayor de la abertura en sentido perpendicular al eje.

Figura 4.1. Términos anatómicos y abreviaturas utilizadas en las medidas y en la sección “comentarios” de cada especie. **A** gasterópodos conoespirales; **B-D** *Plagiodontes dentatus*, **B** vista apertural, **C** vista lateral, **D** detalle abertura; **E-G** gasterópodos planoespirales o subplanoespirales (scolodontiformes), **E** vista apical, **F** vista umbilical, **G** vista apertural; **H-I** pateliformes, **H** vista dorsal, **I** vista lateral; **J-L** bivalvos, **J** vista dorsal, **K** vista externa de la valva, **L** vista interna de la valva.



Análisis estadísticos

Luego de identificados los ejemplares de todas las localidades, se realizó una tabla que incluyera tanto las especies obtenidas en los muestreos, como las registradas previamente en la literatura y las presentes en las colecciones científicas (tabla 4 anexo).

A partir de esta tabla se separaron tres tablas más. Una de ellas contiene la abundancia registrada por localidad y por especie (más allá del sesgo existente en estos registros) (tabla 5 anexo). Para los casos en los que el registro se debe únicamente a observaciones en campo, o ejemplares extraviados en colección o durante el preparado, se indicó la abundancia con valor 1, dado que al menos un ejemplar del género o especie fue identificado. Asimismo, se realizó una tabla de frecuencias de especies con el siguiente criterio: D (dominante) aquellas especies con más de 50% de registro en una localidad, A (abundante) las que presentan una abundancia de 49 - 25 %, C (común) las que presentan una abundancia de entre 24 - 5 % y R (rara) las que presentan una abundancia menor al 4,9 % respecto al registro total de la localidad (tabla 6 anexo). La tercera tabla toma en cuenta la presencia-ausencia, también por especie y por localidad (tabla 7 anexo). En estas tres tablas se eliminaron las localidades que presentaban un claro sesgo de muestreo, con pocas especies (tres o menos) y con dos o menos registros.

Análisis de diversidad

Los estimadores de diversidad fueron los siguientes:

Índice de riqueza (S)

El número de especies para cada localidad.

Índice de Shannon (H)

Para estimar la diversidad de especies considerando su uniformidad (Harper, 1999; Hammer & Harper, 2006):

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

dónde p_i es la abundancia proporcional de cada especie.

Índice de Simpson (1-D)

Se empleó como la contrapartida a la dominancia (D), dado que ambos resultados son redundantes, y es la probabilidad de obtener dos individuos de la misma especie en un muestreo aleatorio. Nos da una idea de si una especie domina en una localidad (es más abundante) sobre otras. Se calcula según la ecuación:

$$1-D = 1 - (\sum (n_i/n)^2)$$

dónde n_i es el número de individuos de una especie, y n el número total de individuos de todas las especies.

Índice de equitatividad (J)

Similar al índice de Simpson, nos indica que tan equitativamente están representadas las especies en una localidad. Cuanto más cercano a 1 la equitatividad es mayor mientras que cuanto más cercano a 0, hay dominancia de una especie sobre otras. La equitatividad se calcula a partir de la diversidad de Shannon (H) dividida por la riqueza (S).

Estimadores de diversidad

Para las localidades en las que se realizaron muestreos masivos: Calcaterra 1, Calcaterra Tortuga, Cañada Nieto, Farías Puente, Farías Atrás 2, SS04, SS05, AS01, A° Malo, Tres Árboles y Paso del Potrero, se evaluó la robustez del registro mediante dos métodos:

Rarefacción individual

Rarefacción individual para la riqueza (S), Shannon (H) y Simpson (1-D). La rarefacción representa de forma gráfica si la intensidad de muestreo fue suficiente y la diversidad expresada es representativa de la diversidad de la localidad. Cuánto más asintótica sea la curva, más representativa es la muestra, esto quiere decir que por más que se aumente el número de especímenes, no aumentará el número de taxones representados.

Índice de Chao 1

Este índice realiza una estimación teórica acerca de cuál debería ser la riqueza de una localidad. Se calcula como:

$$\text{Chao 1} = S + F_1(F_1 - 1) / (2 (F_2 + 1))$$

donde F_1 es el número de taxones representados por un solo individuo y F_2 es el número de taxones representados por dos individuos.

Se graficó con intervalo de confianza analítico del 95% según la ecuación (Hammer & Harper, 2006):

$$\text{var}(S_{\text{Chao1}}) = F_2 \left[\frac{1}{2} \left(\frac{n-1}{n} \right) \left(\frac{F_1}{F_2} \right)^2 + \left(\frac{n-1}{n} \right)^2 \left(\frac{F_1}{F_2} \right)^3 + \frac{1}{4} \left(\frac{n-1}{n} \right)^2 \left(\frac{F_1}{F_2} \right)^4 \right]$$

Análisis multivariados

Non-metric Multidimensional Scaling - NMDS.

Con las matrices de abundancias y de frecuencias (tablas 5 y 6 - anexo) se realizó NMDS (*Non-metric Multidimensional Scaling*) de tres dimensiones con índice de similaridad de Manhattan. Se realizó rotación del NMDS, aplicando un Análisis de Componentes Principales (PCA) a los valores de los ejes (scores) para corroborar que los ejes se alinean a lo largo de la máxima dispersión (NMDS, capítulo 5). El NMDS analiza las disimilitudes entre los ítems de la matriz y las distancias euclidianas entre ellos y su ubicación en un espacio n-dimensional (tres dimensiones en este caso). Por último, se mide el *stress* del análisis, o sea cuantas veces las coordenadas para cada ítem tienen que ser encontradas, en otras palabras, cuántas dimensiones (ejes) hay que agregar al análisis. Los valores de *stress* bajos (~0,05 – 0,1) indican un buen ajuste de los datos al análisis, valores de 0,2 y 0,3 indican que los datos se ajustan de manera arbitraria (Hammer & Harper, 2006).

El *stress* se calcula según la fórmula:

$$Stress = \sqrt{\frac{\sum (f(x) - d)^2}{\sum d^2}}$$

dónde x es el vector de proximidades, $f(x)$ una transformación monotónica de x , y d la distancia entre los puntos.

Análisis de correspondencia

Este análisis se aplicó como complemento al NMDS. Es análogo al Análisis de Componentes Principales, pero es más adecuado para datos de conteo (abundancia) o frecuencias. Se empleó para analizar la matriz

de frecuencias, el ordenamiento de las localidades, y el ordenamiento de las especies respecto a las localidades.

Análisis de agrupamiento (Cluster analysis)

Este método de agrupamiento se aplicó a las tablas de frecuencias (tabla 6 anexo) y la tabla de presencia-ausencia (tabla 7 anexo) usando distancias de Chord e índice de similaridad de Bray-Curtis para las primeras, y el índice de similaridad de Kulczynski (Kulczynski, 1927; Hubáleck, 1982) para la segunda. Este último se realizó para todos los afloramientos entre sí, y luego para cada formación. El método de ligamiento usado fue UPGMA.

3. Distribución y geocronología

En este capítulo se presentan las localidades visitadas en el marco de la tesis (tabla 2, capítulo 2), su distribución geográfica y temporal, marco geológico y rasgos tafonómicos del contenido fosilífero.

Tafonomía y litología de las localidades

Formación Sopas

Arroyo Tres Árboles - Río Negro

Este yacimiento se ubica cercano al límite con Paysandú, en la localidad de Tres Árboles, en las cercanías de pueblo Morató, S32° 38,392' W56° 43,763'. En esta localidad se observaron tres niveles. El inferior presenta arena fina de matriz limosa, masivo, sin fósiles o bioturbación. El siguiente corresponde a un conglomerado con matriz compuesta por arena y limo, también sin estructuras sedimentarias; en este nivel se registraron bivalvos con las valvas conjugadas pero muy

deterioradas, presentan corrosión y fragmentación probablemente debido a retrabajo y exposición al intemperismo. El tercer y último nivel es similar al primero, masivo y de arena fina con matriz limosa, presentando hacia la base gasterópodos aislados del género *Chilina* y estructuras de bioturbación, como por ejemplo restos de hormigueros (Verde et al., 2016). Los gasterópodos están enteros o poco fragmentados. Hacia el tope de este nivel se observan rizolitos y carbonatos (figuras 3.1, 3.2).

Rango edades calibradas (SHCal20) ¹⁴C AMS: cal BP 14.520: cal BP 14.721

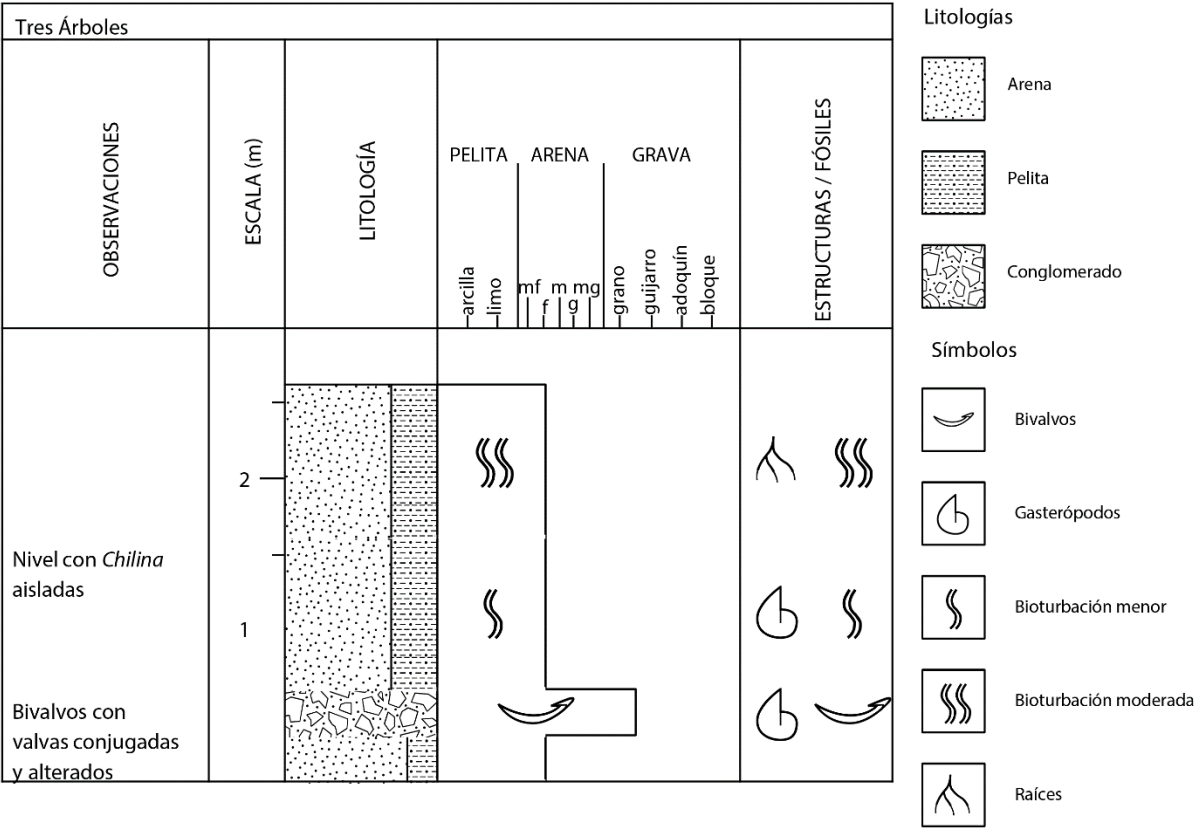


Figura 3.1. Perfil de la localidad del Arroyo Tres Árboles, Río Negro.



Figura 3.2. Localidad del Arroyo Tres Árboles, Río Negro. Arriba vista general de la barranca; abajo detalle del nivel de bivalvos.

Arroyo Malo – Curtina, Tacuarembó

Esta localidad se ubica cercana al pueblo Curtina (Departamento de Tacuarembó), dentro del campo de una estancia (Lavié). Se trata de barrancas al costado del Arroyo Malo, y parches en islotes del arroyo. En las barrancas se observa un nivel inferior conglomerádico, con matriz arenosa y limosa y restos de *Diplodon* con la mayoría de las conchillas desarticuladas. Sobre esta capa se encuentran dos niveles con *Cyanocyclas*, el inferior de litología más fina (arena fina con matriz pelítica); los bivalvos se encuentran articulados, pero no en posición de vida. El nivel superior es un poco más grueso y las *Cyanocyclas* están desarticuladas, en muy pocos casos se registran fragmentadas. A este nivel con bivalvos lo sucede uno masivo, de arena fina con matriz pelítica, con presencia de carbonatos y rizolitos (figuras 3.3 y 3.4). Todos los restos de moluscos de este afloramiento presentan muy poca alteración y en el caso de los uniónidos, las valvas son muy gruesas y están muy mineralizadas.

Rango edades calibradas (SHCal20) ¹⁴C AMS: cal BP 42.867: cal BP 48.264

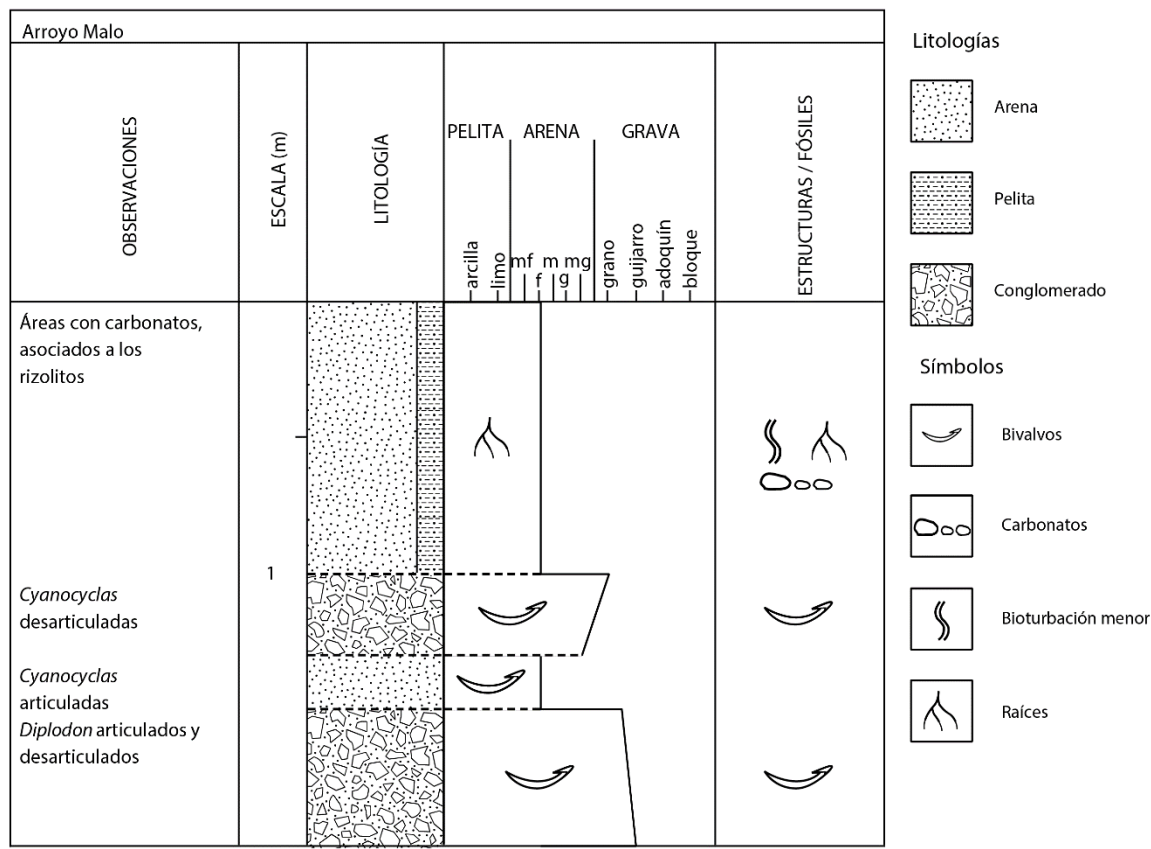


Figura 3.3. Perfil de la localidad del Arroyo Malo, Tacuarembó.



Figura 3.4. Arroyo Malo, izquierda foto general de la barranca dónde se destacan los tres primeros niveles (A, B, C); derecha, detalle de bivalvo articulado *in situ*.

Sítio Baeza - Paysandú

Afloramiento de gran extensión, casi todo masivo, de arena fina con matriz pelítica, color pardo-rojizo. Presenta hacia el tope niveles de carbonatos con bioturbación. Hay parches conglomerádicos en la base del afloramiento. Los restos de moluscos son muy pocos, y están muy deteriorados, fragmentados, poco reconocibles en la mayoría de los casos. En este yacimiento se colectaron varios restos de vertebrados, tales como restos de roedores y de xenartros principalmente.

Rango edades calibradas (SHCal20) ^{14}C AMS: cal BP 41.978: cal BP 44.471

Itapebí Grande (SS04 izquierda) - Salto

Localidad ubicada cerca de una ruta secundaria, en un puente sobre el Arroyo Itapebí Grande (ver tabla 2 y figura 2.5, capítulo 2). El afloramiento está al costado del arroyo, mayormente en planta, elevándose apenas unos barrancos de menos de medio metro. Los sedimentos (arena fina con abundante matriz pelítica) presentan color marrón oscuro, bastante diferente de lo típico de la Fm. Sopas. La mayoría de los moluscos en este afloramiento son de pequeño tamaño: *Heleobia*, *Potamolithus*, *Pisidium* (entre otros), sobre todo hacia el final del mismo (figura 3.5). En la mitad se registran *Cyanocyclas* (escasas) en posición de vida.

Rango edades calibradas (SHCal20) ^{14}C AMS: cal BP 40.932: cal BP 42.788



Figura 3.5. Arroyo Itapebí Grande. Punto SS04. Arriba vista general del lugar, abajo detalle de la acumulación de moluscos.

Itapebí Grande (SS05 derecha) - Salto

Este afloramiento es la continuación del descrito anteriormente, se encuentra del otro lado de la ruta, sobre la misma margen del Arroyo Itapebí Grande, aproximadamente a un kilómetro (800 a 1000 metros) del SS04. Este sector es más parecido a lo típico de la Fm. Sopas, niveles conglomerádicos con bivalvos de gran tamaño (*Diplodon*) en gran proporción enteros y articulados, sin posición preferencial en el sedimento, ninguno en posición de vida. También se registran moluscos de pequeño tamaño al igual que en SS04.

En ambos afloramientos los moluscos presentan muy poca alteración, y bastante mineralización.

Rango edades calibradas (SHCal20) ¹⁴C AMS: cal BP 42.579: cal BP 47.012

Arroyo Itapebí Grande cerca de Ruta 31 – Salto

Este es un pequeño afloramiento próximo al Arroyo Itapebí Grande, lejos de los dos anteriores. Es diferente a los otros dos, la litología consiste en un conglomerado muy grueso, con matriz pelítica de color marrón muy claro, con abundantes carbonatos. Los moluscos son escasos (principalmente *Cyanocyclas*) y están muy deteriorados, fragmentados y corrasionados.

Rango edades calibradas (SHCal20) ¹⁴C AMS: cal BP 39.819: cal BP 42.077

Paso del Potrero - Salto

Este afloramiento transcurre a unos metros y hacia un lado del Arroyo Arerunguá (S31° 26,951' W56° 50,654'). La unidad aflora en

planta, el sedimento está compuesto por arena fina, limosa, con lentes un poco más gruesos. Los moluscos se encuentran en parches en estos lentes. En cuanto a los rasgos tafonómicos, en el caso de los bivalvos se encuentran algunos desarticulados y muy pocos articulados, ninguno en posición de vida. En general no presentan fragmentación o corrosión. Las conchillas están bastante firmes, mineralizadas, no presentan deterioro diagenético o procesos de disolución (figura 3.6).

Rango edades calibradas (SHCal20) ^{14}C AMS 1: cal BP 42.490: cal BP 46.367

Edad ^{14}C AMS 2: cal BP 42.694: cal BP 47.272

Arroyo Zanja Honda, Paso Farías - Artigas

Barranca al costado del arroyo, sedimento masivo (arena fina limosa) con parches conglomerádicos. En los parches se registran abundantes moluscos con las conchillas enteras, en el caso de los bivalvos (*Cyanocyclas*) casi siempre articuladas, aunque no en posición de vida.

Rango edades calibradas (SHCal20) ^{14}C AMS 1: cal BP 19.918: cal BP 20.372

Edad ^{14}C AMS 2: cal BP 19.980: cal BP 20.407



Figura 3.6. Paso del Potrero, próximo a Arroyo Arerunguá. Punto SS01. Arriba vista general del lugar, abajo detalle de la acumulación de moluscos.

Formación Dolores

Jones, Canelones

Esta localidad se ubicó a partir de una referencia en Jones (1956) dónde describía moluscos articulados en una barranca sobre el Arroyo Pedernal Grande, cerca del camino a Tala. Efectivamente se ubicaron varias barrancas con sedimentos de la Formación Dolores, sobre el Arroyo Pedernal Grande, por la Ruta 7 a poca distancia de la ciudad de Tala. Los afloramientos son escasos, y están muy cubiertos por vegetación, e inaccesibles en la mayoría de los tramos. Se encontraron muy pocos lugares despejados como para observar la barranca. En uno de ellos se identificaron moluscos del género *Diplodon*. La barranca en ese punto tiene cerca de 3,5 metros de alto. Se alternan estratos conglomerádicos finos con matriz limosa con estratos pelíticos masivos, algunos de estos con presencia de carbonatos. Los bivalvos están en los niveles conglomerádicos (figuras 3.7 y 3.8). Los fósiles presentan las conchillas muy alteradas, que se deshacen con facilidad, presentando textura tizosa. Los bivalvos se encontraron con las valvas conjugadas.



Figura 3.7. Localidad Jones en el Arroyo Pedernal, cerca de la ciudad de Tala, Canelones.

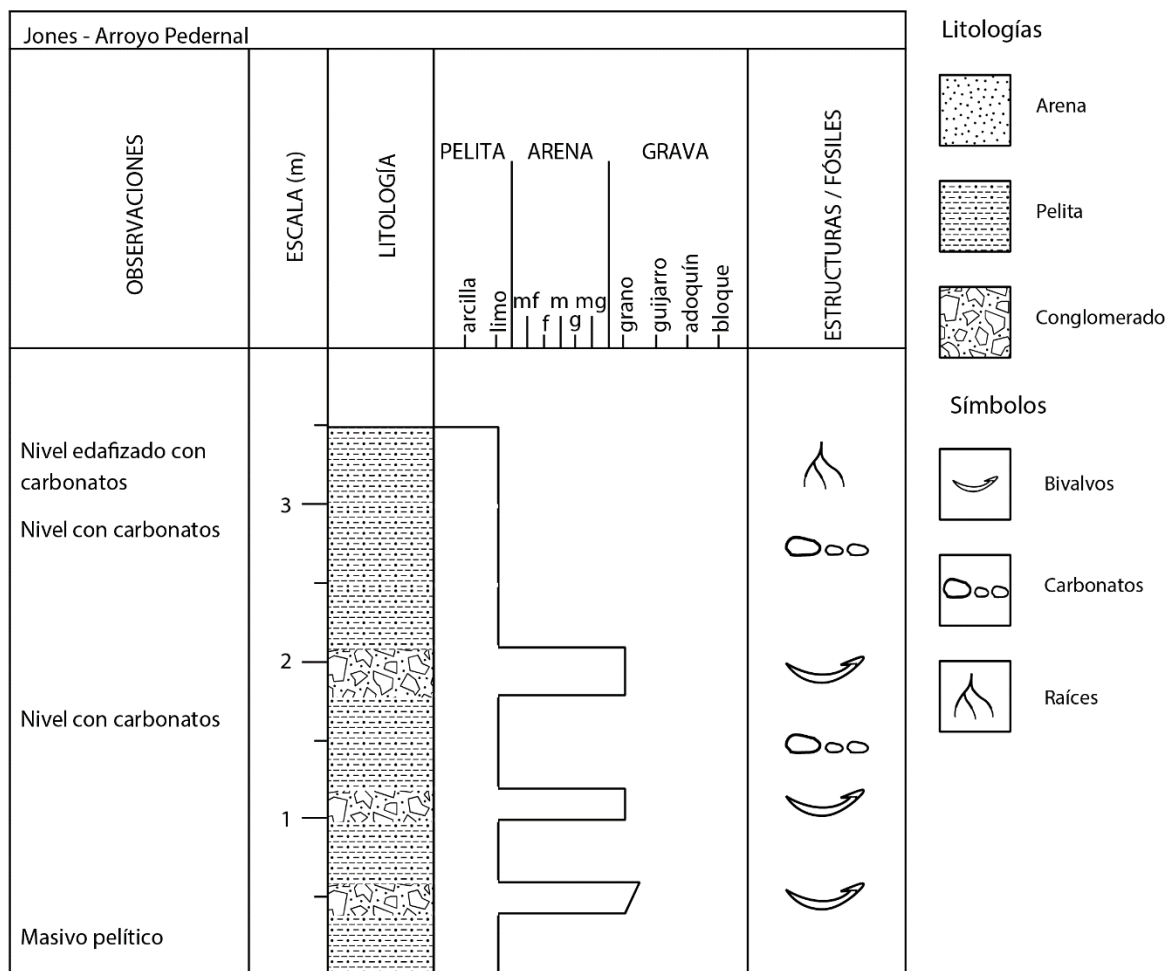


Figura 3.8. Perfil de la localidad Jones en el Arroyo Pedernal, cerca de la ciudad de Tala, Canelones.

Cañada Nieto, Dolores - Soriano

Yacimiento ubicado en los márgenes de la Cañada Nieto. En esta localidad, coleccionistas locales ubicaron una cola completa y coraza de *Glyptodon reticulatus* y cerca de este material, en varios lentes y en el sedimento circundante al gliptodonte se extrajeron las conchillas. Las barrancas tienen entre medio metro y un metro y medio por encima del nivel del agua de la cañada. El sedimento es de color marrón claro,

masivo, de arena fina con abundantes pelitas. Los fósiles no presentaron una ordenación preferencial en el sedimento, y se encontraron con poca alteración y sin fragmentación.

Rango edades calibradas (SHCal20)¹⁴C AMS: cal BP 12.975: cal BP 12.991

Cañada Farías, Dolores - Soriano

Esta localidad se ubica hacia el oeste del puente que corta la Ruta sobre la Cañada Farías (S33° 42,487' W58° 05,164') (ver tabla 2, capítulo 2). El afloramiento se encuentra en las márgenes y a lo largo del curso de agua. En este lugar se realizaron colectas en tres puntos: el primer punto (Puente, figura 3.9A, B) próximo al puente, de donde salieron principalmente unionidos articulados, con las valvas muy alteradas, tizosas. El siguiente es un poco más atrás del primero (Atrás 1, figura 3.9C); en este lugar el afloramiento tiene unos tres metros de alto y se identificaron cuatro niveles, el basal es un conglomerado fino, masivo, cubierto por un nivel de arena fina con abundante matriz pelítica, al que sigue un nivel conglomerádico con moluscos y restos de huesos (figura 3.10). Los moluscos son principalmente bivalvos desarticulados, y los restos de huesos corresponden a huesos largos de ungulados y placas de gliptodonte. Tanto los huesos como los moluscos están orientados en sentido horizontal, acompañando la estratificación; sobre este nivel se presenta el último, que es similar al segundo nivel, pero con más contenido de pelitas y menor proporción de arena (figura 3.10). Las litologías de este punto y del primero son similares. El tercer punto queda a unos 500 metros del segundo siguiendo la cañada (Atrás 2; figura 3.9D), en este el barranco es más alto, unos cuatro metros, y el nivel inferior es diferente a los observados en los otros puntos, aunque está

topográficamente a la misma altura de donde se colectó en los anteriores. El color es grisáceo y con mucho más contenido de arena que los niveles superiores y respecto a los puntos anteriores; la principal diferencia es que acá se colectó principalmente *Biomphalaria tenagophila*, que no se registra en los otros sitios (solo *B. peregrina*). En todos los casos, las conchillas están sumamente frágiles, y tizosas.

Cabe destacar que, de las muestras colectadas en esta localidad, solo se presentan los resultados de las tomadas en Puente y en el punto Atrás 2, debido a que fueron priorizadas dado el volumen y el estado de conservación de los fósiles.

Rango edades calibradas (SHCal20)¹⁴C AMS (puente): cal BP 14.187: cal BP 14.906

Edad ¹⁴C AMS (atrás 2): cal BP 13.884: cal BP 13.913



Figura 3.9. Puntos de la localidad de Cañada Farías, Departamento de Soriano. **A** Farías Puente vista general; **B** Farías Puente, detalle de uniónido *in situ*; **C** Farías Atrás 1; **D** Farías Atrás 2.

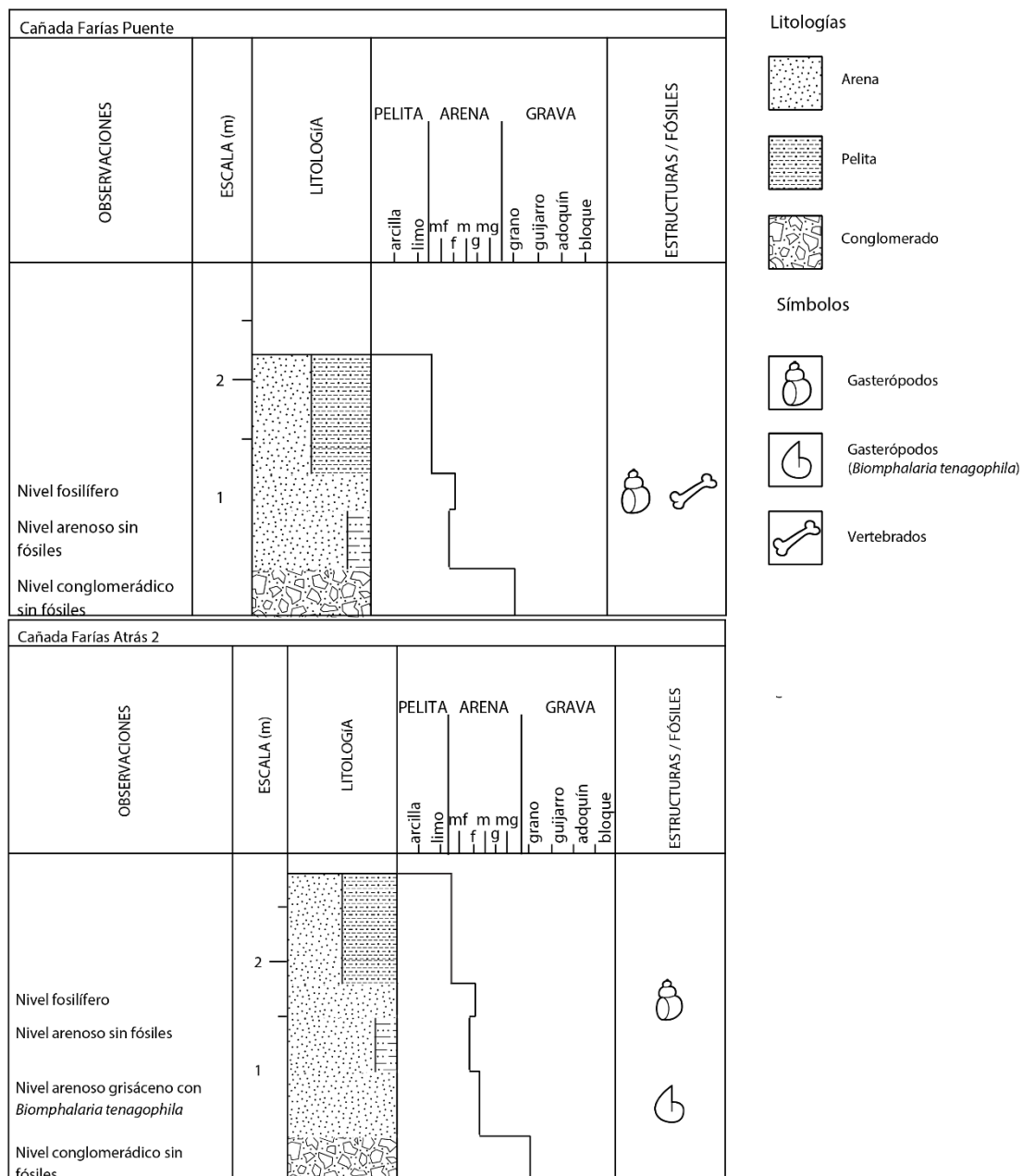


Figura 3.10. Perfiles de dos puntos de la localidad de Cañada Fariás, Departamento de Soriano, arriba perfil compuesto de Puente y Atrás 1, abajo perfil de Atrás 2.

Estancia Calcaterra, Dolores – Soriano

Este afloramiento se encuentra a orillas de un ramal del Río San Salvador, dentro del campo de la Estancia Calcaterra. En este lugar se colectó en dos puntos, uno ($S33^{\circ} 38,790'$ $W58^{\circ} 06,404'$, figura 3.11A, B) dónde se hallaron moluscos (principalmente *Pomacea*) en dos niveles, el inferior es marrón, de arena fina, con matriz pelítica y masivo (típico de la Fm. Dolores) y el sobreyacente está edafizado y es de color negro. Del sedimento marrón también se colectaron restos de perezosos. Este afloramiento ya no existe debido a que la zona fue inundada para crear un tajar. Hacia la entrada a la estancia se colectó en un segundo punto (Tortuga, $33^{\circ}39'36,7''$ S – $58^{\circ}05'45,1''$ W, figura 3.11C, D) dónde aparecieron restos de una tortuga terrestre. En este punto se pudieron



Figura 3.11. Estancia Calcaterra. **A** Calcaterra 1, detalle de los dos sedimentos, flecha azul sedimento “negro”, flecha roja, sedimento “marrón”; **B** Calcaterra 1, detalle del nivel con moluscos; **C** Calcaterra Tortuga, vista general; **D** Calcaterra Tortuga, detalle del nivel conglomerádico con *Heleobia*.

reconocer más niveles, ya que el afloramiento aquí tenía más altura que el anterior; se reconoció un nivel conglomerádico dónde estaban los restos de la tortuga, y encima de este un nivel de arena fina con abundante pelita, masivo, con restos principalmente de *Heleobia* (figura 3.12). Los fósiles del sedimento marrón presentan poca alteración y los gasterópodos se encuentran enteros en general.

Rango edades calibradas (SHCal20) ¹⁴C AMS (sedimento marrón): cal BP 13.798: cal BP 14.028

Edad ¹⁴C AMS (sedimento negro): cal BP 146: cal BP 219

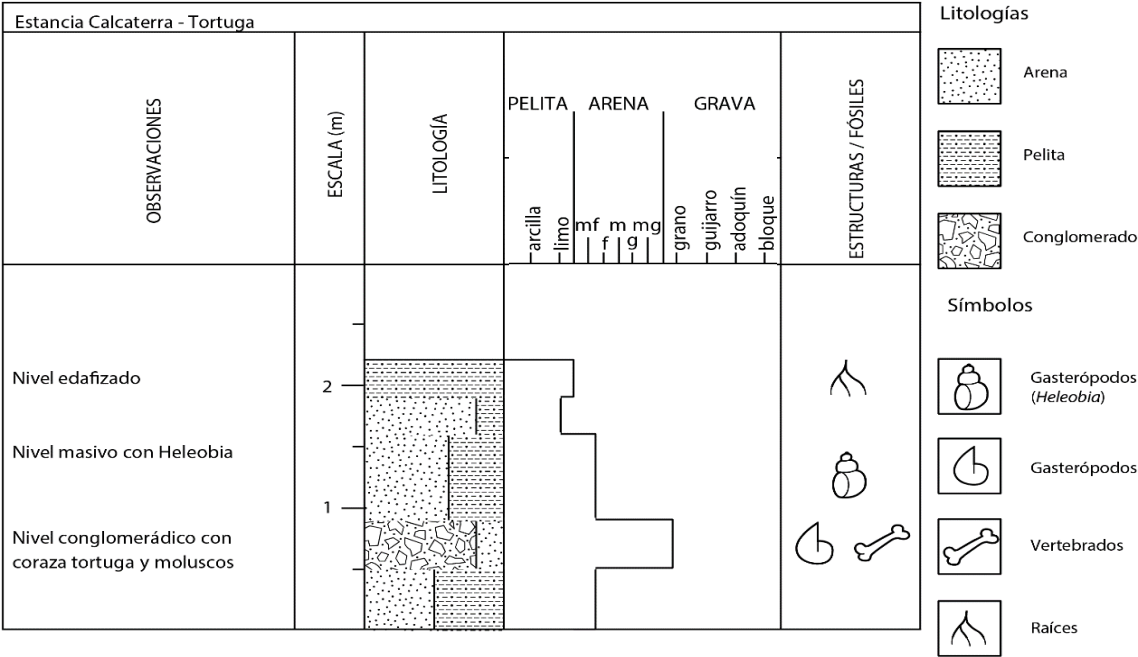


Figura 3.12. Perfil del punto Tortuga en Estancia Calcaterra, Departamento de Soriano.

Arroyo El Bravío, Dolores – Soriano

Arroyo de poco caudal, con barrancas altas a los lados (cerca de tres metros de altura en algunos puntos). A todo lo largo se repiten los siguientes niveles: nivel basal masivo, pelítico color marrón claro con

Heleobia a lo largo de todo el estrato. Le sigue un nivel de poco espesor, conglomerado de poca granulometría (gravilla), con *Diplodon rhuacoicus* en su mayoría articulados (figura 3.13), pero no en posición de vida. Hacia arriba sigue un nivel similar al primero en litología y restos fósiles, pero que tiene ocasionalmente algún resto de *Diplodon* desarticulado. El sedimento tiene mucha humedad, y los restos de bivalvos tienden a deteriorarse rápidamente una vez extraídos, presentando una textura



Figura 3.13. Arroyo El Bravío; izquierda vista general; derecha, detalle de uniónido articulado.

tizosa.

Cañada Perdices, Dolores - Soriano

Barrancas muy bajas a los lados de la Cañada Perdices. La base es verdosa, compuesta por una arena fina con matriz pelítica, conteniendo gasterópodos de los géneros *Pomacea* y *Biomphalaria*. El nivel siguiente es de color marrón, compuesto de arena muy fina con abundante matriz arcillosa, muy plástico (figura 3.14). Se colectaron ejemplares completos y sin alteraciones de *Biomphalaria*, *Cyanocyclas* y *Heleobia*. El último nivel no presentó fósiles, se observa un paleosuelo marrón, que va de

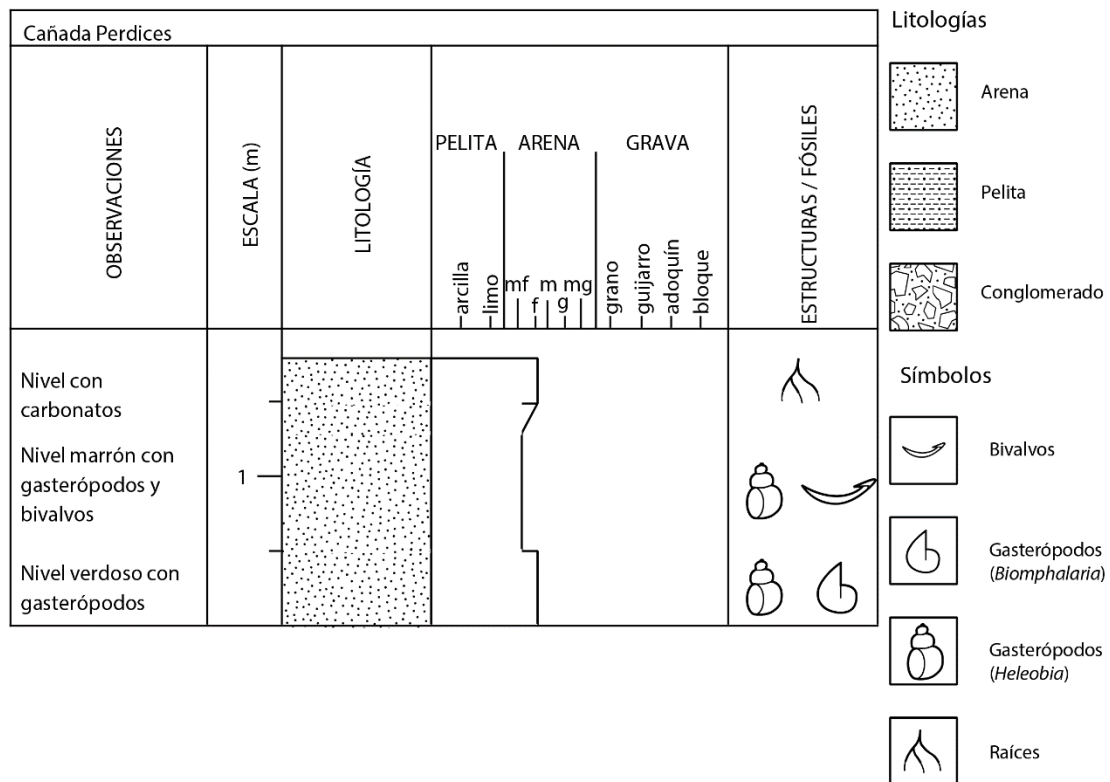


Figura 3.14. Perfil de la localidad del Arroyo Perdices, Departamento de Soriano.

arena muy fina a fina hacia el tope, con matriz pelítica, costras carbonáticas y rizolitos.

Arroyo Gutiérrez Grande – Río Negro

Barrancas en las márgenes de dicho arroyo, que presentan sedimentos limosos color marrón claro rojizo. Los fósiles se registran como conchillas aisladas, no hay niveles con acumulación. Se colectaron restos de bivalvos y de gasterópodos en al menos tres puntos diferentes. En general no están fragmentados, pero la mayoría de los restos tienden a romperse fácilmente al extraerlos.

Al Arroyo Gutiérrez Chico, del cual se registraron ejemplares fósiles en colección y registrados en la literatura, no se pudo acceder debido a que el lugar estaba muy vegetado. Debido a esto, y a que los pocos materiales obtenidos en el Arroyo Gutiérrez Grande, fueron producto de colectas aisladas, y a que ambos Arroyos ocurren casi en el mismo paraje, es que se trabajaran en conjunto como una sola localidad “Arroyos Gutiérrez”.

Holoceno

Buey Negro, Río Arapey Chico – Salto

Este afloramiento se daba en el tope de las barrancas a los lados del Río Arapey Chico, en la localidad de Buey Negro (S30° 57,113' W57° 27,309'). El mismo se presentaba en forma discontinua y relictual sobre La Formación Sopas, constando de sedimentos de color muy negro, con moluscos algo alterados y fragmentados. Este afloramiento fue erosionado completamente por el río, por lo que los materiales colectados son los últimos recuperados de la localidad (figura 3.15).

Rango edades calibradas (SHCal20) ^{14}C AMS (sedimento negro): cal BP 6.505: cal BP 6.513

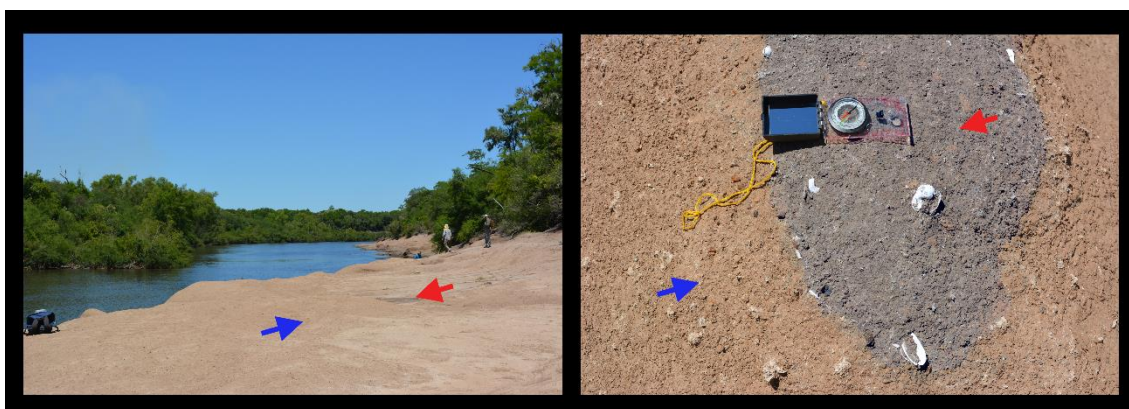


Figura 3.15. Buey Negro, Río Arapey Chico. Izquierda, vista general; derecha detalle de los sedimentos, flechas azules señalan Formación Sopas, flechas rojas señalan el sedimento holocénico.

Discusión

Tafonomía

Excepto en algunas localidades de la Formación Dolores y el nivel de *Chilina* de la localidad Tres Árboles, los moluscos están por lo general en los niveles más gruesos (arena gruesa a grava), principalmente los bivalvos y los ampuláridos. También se registran en parches, formando lentes, con la excepción de Arroyo Malo donde se encuentran en niveles algo continuos, pero que no tienen más de unos pocos metros. En pocas localidades hay una sucesión vertical de niveles de fósiles; en general el nivel fosilífero tiende a ser único, distribuido en uno o varios parches dentro del área. Estos parches pueden estar muy cerca entre sí (Tres Árboles) o distanciados varios metros (Paso del Potrero).

Hay una clara diferenciación entre los rasgos tafonómicos de las formaciones Sopas y Dolores (la vinculación de esto con el ambiente se discutirá en el capítulo 6). Los fósiles de la Fm. Sopas se registraron en general con una buena mineralización (e.g., Arroyo Malo, Itapebí SS05), las conchillas tienen una tenacidad alta, y tienden a presentar un cierto ordenamiento en los estratos en algunas localidades (e.g. Arroyo Malo e Itapebí SS04). En la Formación Dolores, la gran mayoría presenta una textura tizosa, las conchillas se disgregan al tocarlas, tienden a romperse fácilmente al ser manipuladas (por ejemplo, las extraídas en las localidades de Jones y El Bravío), en general están de forma masiva en los estratos y sin una ordenación preferencial (e.g., Estancia Calcaterra, Cañada Nieto, Cañada Farías).

Edad

Las localidades de la Formación Dolores tienen una edad numérica en el entorno de los 13.000 – 16.000 años, mientras que las de la Formación Sopas presentan edades variadas, algunas agrupadas en el entorno de los 38.000 – 48.000 años (edades mínimas, ya que se encuentran en el límite de la resolución del ^{14}C), y otras en el entorno de los 14.000 - 20.000 años (tabla 8). No hay un patrón notable acerca de la distribución geográfica de las edades, ni su relación con las formaciones, excepto por el hecho de que las localidades de la Formación Dolores presentan una edad homogénea en el entorno de los 14.000 años, en tanto que la Formación Sopas presenta un rango más amplio distribuido en dos grupos, uno de ellos con edades mínimas.

Tabla 8. Tabla con las edades numéricas ^{14}C AMS obtenida para las localidades, el error (d), calibración por curva SHCal20 (Hogg et al. 2020), número AA de identificación de la datación y especie datada.

Localidad	Formación	14C edad AP	d14C edad	Calibración SHCal 20, 2 sigmas	Número AA	Especie
Cañada Nieto, Dolores	Dolores	11.190	39	cal BP 12.975: cal BP 12.991	AA114758	<i>Biomphalaria peregrina</i>
Estancia Calcaterra, sedimento marrón	Dolores	12.057	36	cal BP 13.798: cal BP 14.028	AA112320	<i>Pomacea</i> sp.
Cañada Farías, Atrás 2	Dolores	12.282	74	cal BP 13.884: cal BP 13.913	AA114759	<i>Biomphalaria tenagophila</i>
Cañada Farías, puente	Dolores	12.437	59	cal BP 14.187: cal BP 14.906	AA114193	<i>Biomphalaria peregrina</i>
Estancia Calcaterra, sedimento negro	Holoceno	227	18	cal BP 146: cal BP 219	AA112321	<i>Pomacea</i> sp.
Buey Negro, Río Arapey Chico	Holoceno	5.869	23	cal BP 6.505: cal BP 6.513	AA108856	<i>Cyanocyclas</i> sp.
Tres Árboles	Sopas	12.577	38	cal BP 14.520: cal BP 14.721	AA113027	<i>Diplodon</i> sp.
AS01	Sopas	16.710	75	cal BP 19.918: cal BP 20.372	AA114189	<i>Cyanocyclas</i> sp.
AS01	Sopas	16.746	65	cal BP 19.980: cal BP 20.407	AA113028	<i>Cyanocyclas</i> sp.

Itapebí Ruta	Sopas	36.110	720	cal BP 39.819: cal BP 42.077	AA113029	Ampularidae
SS04	Sopas	37.600	870	cal BP 40.932: cal BP 42.788	AA108857	<i>Cyanocyclas</i> sp.
Sitio Baeza	Sopas	39.400	1.100	cal BP 41.978: cal BP 44.471	AA114188	<i>Cyanocyclas</i> sp.
Paso del Potrero	Sopas	41.500	1.400	cal BP 42.490: cal BP 46.367	AA113030	<i>Cyanocyclas</i> sp.
SS05	Sopas	41.900	1.500	cal BP 42.579: cal BP 47.012	AA108858	<i>Cyanocyclas</i> sp.
Paso del Potrero	Sopas	42.100	1.500	cal BP 42.694: cal BP 47.272	AA108855	<i>Cyanocyclas</i> sp.
Arroyo Malo	Sopas	42.800	1.700	cal BP 42.867: cal BP 48.264	AA114190	<i>Cyanocyclas</i> sp.

Las dataciones presentadas en la tabla 8 son originales y obtenidas para esta tesis. Las nuevas edades obtenidas para ambas unidades están en concordancia con estudios previos (Ubilla & Martínez, 2016; Ubilla et al., 2017).

4. Taxonomía

Bivalvos

Clase Bivalvia Linnaeus, 1758

Subclase Autobranchia Grobben, 1894

Infraclasse Heteroconchia Gray, 1854

Subterclase Euheterodonta Giribet & Distel, 2003

Superorden Imparidentia Bieler, Mikkelsen & Giribet, 2014

Orden Sphaeriida Lemer, Bieler & Giribet, 2019

Superfamilia Sphaerioidea Deshayes, 1855 (1820)

Familia Sphaeriidae Deshayes, 1855 (1820)

Subfamilia Sphaeriinae Deshayes, 1855 (1820)

Género *Musculium* Link, 1807

Musculium argentinum (d'Orbigny, 1835)

Cyclas argentina d'Orbigny, 1835

Descripción original: “(...) parte anterior redonda, posterior casi angulosa; interior blanco; sin diente cardinal; dientes laterales simples.

Largo 8 ½ mm, alto 7 mm, grosor 5 mm.” (original en latín, d’Orbigny, 1835 :44).

Material: FCDPI 2099 (una valva izquierda), 2323 (dos valvas fragmentadas), 6391 (una valva izquierda), 8771 (dos valvas derechas, tres valvas izquierdas), 8824 (dos valvas izquierdas, una valva derecha), 8849 (dos valvas izquierdas, una derecha), 8873 (dos ejemplares, dos valvas derechas, dos valvas izquierdas), 8887 (dos valvas izquierdas, dos valvas derechas), 8888 (un ejemplar), 8896 (dos valvas fragmentadas), 8985 (cuatro ejemplares), 8986 (dos valvas izquierdas, una derecha), 8990 (12 valvas izquierdas, cuatro valvas derechas), 9014 (una valva izquierda), 9016 (un ejemplar), 9024 (5 valvas izquierdas, 5 valvas derechas), 9036 (1 valva derecha).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Malo (Curtina, Tacuarembó); Arroyo Itapebí Grande (Salto); Arroyo Zanja Honda (Paso Farías, Artigas). Formación Sopas. Arroyo Gutiérrez Chico (Río Negro); Cañada Nieto, Arroyo El Bravío, Arroyo Perdices, Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Los ejemplares identificados en todas las localidades mencionadas se corresponden con la descripción de d’Orbigny (1835), así como con la revisión de Ituarte (1996) y otros autores (Simone, 2006; Parada et al., 2009; Graf & Cummings, 2013). En la Formación Sopas están registrados en los niveles de *Cyanocyclas* en el punto SS04 (Itapebí Grande) y Arroyo Malo, y hay un único registro para el punto de Artigas (Paso Farías). En la Formación Dolores se registran en casi todas las localidades excepto en los dos puntos de Estancia Calcaterra y el punto de Canelones (Jones).

Medidas: Ejemplar FCDPI 8985 AIC 5,674 mm, LC 6,82 mm (figura 4.2A, B); ejemplar FCDPI 8990 LC 8,023 mm, AnC 4,664 mm (figura 4.2C).

Género *Afropisidium* Kuiper, 1962

Afropisidium sterkianum (Pilsbry, 1897)

Pisidium sterkianum Pilsbry, 1897

Diagnosis original: “Conchilla algo inequilateral, globosa, brillante, amarillento claro. Márgenes dorsales y ventrales [...] igualmente arqueados; extremo anterior decididamente y en general truncado; extremo posterior moderadamente producido y redondeado oblicuamente. Umbones completos pero algo pequeños, y no sobresalen demasiado por arriba de la línea de la charnela. Superficie estriada finamente, volviéndose un poco más gruesas [las estriás] cerca del margen basal; interior grisáceo-blanco. Valva derecha con dos dientes cardinales, paralelos, lamelares, apenas curvados o sinuosos, los [dientes] laterales cortos, altos y algo delicados. En la valva izquierda, los [dientes] laterales son bajos y largos. Largo 6, alto 5, diámetro 3.8 mm” (original en inglés, Pilsbry, 1897 :291).

Material: FCDPI 8773 (dos ejemplares y 67 valvas), 8856 (seis valvas), 8864 (55 valvas y tres ejemplares), 8886 (cuatro valvas), 8918 (un ejemplar), 8946 (65 valvas), 8947 (siete ejemplares), 8951 (una valva), 8991 (~330 valvas), 9028 (dos valvas, un ejemplar articulado).

Ocurrencia geográfica y geológica: Cañada Nieto, Arroyo El Bravío, Arroyo Perdices, Estancia Calcaterra y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Los ejemplares registrados para el Cuaternario se corresponden con la descripción de Pilsbry (1897), y con las revisiones

posteriores de Ituarte (1996; 2007). El género asignado es *Afropisidium* (Kuiper, 1962) de acuerdo con Kuiper (1962) y Lee & Foighil (2003). Esta especie se registró en abundancia (107 ejemplares) en Cañada Nieto (Formación Dolores), mientras que en otras localidades de esta unidad se registró con pocos ejemplares (tres valvas o menos). El único registro para Formación Sopas es para el punto SS04 (Itapebí Grande) con solo cuatro valvas.

Medidas: Corresponden a dos ejemplares del lote FCDPI 8773, AIC 1,761 mm, LC 2,188 mm (figura 4.2D); AIC 1,291 mm; LC 1,644 mm (figura 4.2E).

Género *Pisidium* Pfeiffer, 1821

Pisidium vile (Pilsbry, 1897)

Pisidium vile Pilsbry, 1897

Diagnosis original: “Conchilla algo inequilateral, algo globosa, de un color amarillento córneo. Superficie brillante, finamente y parejamente estriada; extremo anterior apenas [recto] o truncado; extremo posterior más angosto, (...) redondeado; márgenes basales y dorsales igualmente curvados. Umbones grandes y completos, proyectándose por encima del margen dorsal. Interior blanco-azulado. Dientes en valva derecha: cardinal posterior fuerte y grande, emarginado en la punta y un [diente] cardinal anterior-superior estrecho e inconspicuo; [dientes] laterales fuertes y altos. En la valva izquierda un [diente] cardinal anterior bajo y un posterior más bajo, la foseta entre ambos amplia y profunda; laterales dobles, raramente gruesos y fuertes. Largo 2.6, alto 2.4, diámetro 2 mm.” (original en inglés, Pilsbry, 1897: 292).

Material: FCDPI 8750 (siete valvas), 8777 (un ejemplar), 8820 (12 valvas), 8854 (dos ejemplares), 8855 (siete valvas), 8895 (12 valvas y un ejemplar), 8905 (una valva), 8955 (15 valvas), 8960 (40 valvas), 9026 (siete valvas).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Itapebí Grande (Salto); Arroyo Malo (Curtina, Tacuarembó); Arroyo Tres Árboles (Río Negro). Formación Sopas. Cañada Nieto, Arroyo El Bravío, Estancia Calcaterra (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Los ejemplares registrados para el Cuaternario se corresponden con la descripción de Pilsbry (1897), y con las revisiones de Ituarte (1996; 2007). Esta especie se registró tanto en la Formación Sopas como en la Formación Dolores, aunque fue notoriamente más abundante en ésta (202 ejemplares). En la región, el género *Pisidium* está registrado para el Cuaternario de Argentina (Steffan et al., 2014).

Medidas: Ejemplar del lote FCDPI 8991, AIC 3,054 mm, LC 3,554 mm (figura 4.2F, G).

Orden Venerida Gray, 1854

Superfamilia Cyrenoidea Gray, 1840

Familia Cyrenidae Gray, 1840

Género *Cyanocyclus* Blainville, 1818

Cyanocyclus cf. *C. limosa* (Maton, 1811)

Tellina limosa Maton, 1811

Diagnosis original: “*Tellina* con conchilla equivalva, ovalada, estriada transversalmente, interior púrpura, umbones prominentes, agudos.

Habita los ríos en América del Sur. Conchilla algo frágil, epidermis verde, margen completo. Largo $\frac{3}{4}$ pulgada, alto $\frac{1}{2}$ pulgada.” (original en latín, Maton, 1811).

Material: FCDPI 2101 (27 valvas derechas , 36 valvas izquierdas), 2137 (20 valvas, siete completas), 2287 (28 valvas izquierdas, 23 valvas derechas y 16 ejemplares), 2596 (un ejemplar), 2654 (siete valvas derechas, tres valvas izquierdas), 7192 (dos valvas izquierdas), 7197 (una valva izquierda, una valva derecha), 8743 (32 valvas izquierdas, 22 valvas derechas), 8747 (35 valvas izquierdas), 8748 (26 valvas derechas), 8749 (seis valvas derechas y nueve valvas izquierdas), 8779 (282 valvas izquierdas), 8780 (315 valvas derechas), 8781 (175 valvas izquierdas), 8782 (179 valvas derechas), 8794 (un ejemplar completo), 8799 (70 valvas izquierdas), 8800 (68 valvas derechas), 8812 (10 valvas derechas, nueve valvas izquierdas), 8818 (38 valvas izquierdas), 8819 (45 valvas derechas), 8826 (47 valvas izquierdas), 8827 (46 valvas derechas), 8835 (una valva derecha y una valva izquierda), 8897 (12 valvas izquierdas, cinco valvas derechas), 8901 (127 valvas derechas), 8902 (81 valvas izquierdas), 8912 (cuatro valvas izquierdas, una derecha), 8926 (12 valvas izquierdas), 8927 (siete valvas derechas), 9021 (siete valvas izquierdas), 9022 (seis valvas derechas), 9023 (tres ejemplares articulados), 9025 (cinco valvas izquierdas, siete valvas derechas).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Itapebí Grande, Paso del Potrero y Río Arapey Grande (Salto); Arroyo Malo (Curtina, Tacuarembó); A° Zanja Honda (Paso Farías) y Arroyo Zanja de la Comisaría (Artigas); Tres Árboles (Río Negro). Formación Sopas. Arroyo Gutiérrez Chico (Río Negro). Formación Dolores. Buey Negro (Río Arapey Chico, Salto). Holoceno.

Comentarios: Los ejemplares identificados corresponden con la descripción de Maton (1811) y con la redescrípción de Clavijo (2014). De acuerdo con Clavijo (2014) hay varias especies de este género que son muy similares en cuanto a la morfología de la conchilla, como *C. guahybensis* y *C. iheringi*, diferenciables entre ellas y de la especie *C. limosa* a partir de las partes blandas (Clavijo, 2014). Debido a que en el caso de los fósiles solo se cuenta con la conchilla, se las asigna cómo cf. *C. limosa* (Parodiz & Hennings, 1965; Clavijo, 2014). Esta especie se encuentra en todas las localidades de la Formación Sopas excepto Paso Colman (Tacuarembó), para el Arroyo Gutiérrez Chico de la Formación Dolores, y para la localidad del Holoceno. Se identificaron tanto ejemplares adultos como juveniles, y los tamaños varían entre ~16 mm y ~24 mm (adultos) y menores a 15 mm (juveniles). En el Cuaternario de la región, esta especie se registra para la Formación Touro Passo de Brasil (Erthal et al., 2011).

Medidas: Ejemplares del lote FCDPI 2287, a AlC 17,765 mm, LC 21,294 mm, c AlC 14,944 mm, LC 17,411, b AlC 19,067 mm, LC 22,707 mm, d AlC 18,483 mm, LC 21,294 mm, e AlC 18,596 mm, LC 22,242 mm, AnC 10,588 mm (figuras 4.2H-P); ejemplar de AS01 articulado s/n LC 25,75 mm, AlC 21,6 mm, AnC 12,35 mm.

Subterclase Palaeoheterodonta Newell, 1965

Superorden Imparidentia Bieler, Mikkelsen & Giribet, 2014

Orden Unionida Gray, 1854

Superfamilia Etherioidea Deshayes, 1832

Familia Mycetopodidae Gray, 1840

Subfamilia Anodontitinae Modell, 1942

Género *Anodontites* Bruguière, 1792

Diagnosis original: “Conchilla bivalva, transversa, regular, libre. Valvas iguales, inequilaterales, completamente cerrada, nacarado en el interior. Impresiones musculares, tres en cada valva; una sobre el borde anterior, dos diferentes juntas o distantes sobre el borde posterior. Ápices siempre erosionados. Charnela sin dientes ni fosetas. Ligamento exterior, poco prominente. Conchilla oval, marcada por estrías longitudinales y por otras transversales elevadas, cancelada [...]” (original en francés y latín, Bruguière, 1792: 134-135).

Anodontites sp.

Material: FCDPI 7194 (una valva izquierda fragmentada).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Zanja Honda (Paso Farías, Artigas); Paso del Potrero (Salto). Formación Sopas.

Comentarios: El material identificado se corresponde con la diagnosis del género por la charnela lisa, sin dentición, y por comparación con ejemplares actuales colectados en campo. Además del material de Paso Farías, se identificó otro material en Paso del Potrero (Salto), que no se pudo coleccionar por su gran fragilidad. Ambos ejemplares estaban muy fragmentados y tizosos, por esta razón es que no se tomaron medidas del ejemplar (figuras 4.2Q, R). Actualmente la especie está presente en la región, y para el Cuaternario regional está registrada para la Formación Touro Passo de Brasil (Erthal et al., 2011).

Superfamilia Unionoidea Rafinesque, 1820

Familia Hyriidae Swainson, 1840

Subfamilia Hyriinae Swainson, 1840

Tribu Rhipidodontini Starobogatov, 1970

Género *Diplodon* Spix, 1827

Diplodon charruanus (d'Orbigny, 1835)

Unio charruana d'Orbigny, 1835

Diagnosis original: “Conchilla oval-oblonga, comprimida, algo gruesa, algo rugosa, verdosa; lado anterior redondo, posterior corto redondeado; [umbón] oscuro, agudo, divergente, costillas pequeñas irregulares; interior blanco-cerúleo, diente cardinal oblicuo, partido en dos, rugoso; laterales crenulados, elongados. Alto 42 mm; largo 70 mm, grosor 33 mm.” (original en latín, d'Orbigny, 1835: 35).

Material: FCDPI 2341 (un ejemplar), 8738 (un ejemplar), 8739 (un ejemplar), 8740 (un ejemplar), 8741 (una valva derecha, dos valvas izquierdas), 8760 (un ejemplar fragmentado).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Itapebí Grande (Salto). Formación Sopas. Ruta 8 Km 51,5 sobre Arroyo Solís Chico (Canelones). Formación Dolores.

Comentarios: Los ejemplares identificados se corresponden con la descripción de d'Orbigny (1835), y con las imágenes de Graf & Cummings (2013; 2021 – Mussel Project: SMF 11155, SMF 3917, USNM 340887, USNM 340886). Los ejemplares del Cuaternario tienen un tamaño mayor al de la descripción original, y las valvas son notoriamente gruesas. Algo que llama la atención es que el ligamento tiene tal grado de calcificación, que permite la muy frecuente preservación de las valvas articuladas. Esta especie se registró únicamente para la localidad Itapebí Grande (Salto –

SS05) de la Formación Sopas, y para la localidad del Arroyo Solís Chico en Canelones (Formación Dolores).

Medidas: Ejemplares con número FCDPI 8739, a AlC 38,526 mm, LC 61,798 mm, b AlC 42,579 mm, LC 75,618 mm (figuras 4.3A-D); ejemplares FCDPI 8740, a AlC 52,741 mm, LC 83,94 mm, b AlC 57,062 mm, LC 93,806 mm (figuras 4.3E-H).

Diplodon peraeformis (Lea, 1860)

Unio peraeformis Lea, 1860

Diagnosis original: “Conchilla ligera, subredondeada, inflada, valvas inequilaterales, [borde] posterior obtuso algo anguloso, anterior oblicuo y redondeado; valvas algo gruesas, [borde] anterior algo grueso; umbones poco sobresalientes, inflados; periostraco estriado, negro-verdoso, erosionado; dientes cardinales pequeños, comprimidos, crenulados; [dientes] laterales poco largos, algo rectos; nácar platinada e irisdicente.” (original en latín, Lea, 1860: 90-91).

Material: FCDPI 2136 (un ejemplar), 2291 (cuatro valvas derechas, cuatro valvas izquierdas, dos ejemplares), 2383 (dos valvas izquierdas, tres valvas derechas, todas muy fragmentadas), 2593 (un ejemplar), 7195 (un ejemplar), 7198 (un ejemplar).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Itapebí Grande y Arroyo las Cañas (Salto); Arroyo Malo (Curtina, Tacuarembó); Arroyo Zanja Honda (Paso Farías, Artigas). Formación Sopas.

Comentarios: Los ejemplares se corresponden con la descripción original, con especímenes depositados en la colección de Facultad de Ciencias, y con las imágenes de Graf & Cummings (2013; 2021 – Mussel

Project: AMNH 92249, USNM 85774, INHS 24770). Esta es una especie de *Diplodon* similar a la anterior (*D. charruanus*) en cuanto a su gran tamaño y valvas gruesas, pero es un poco menos elongada y más cuadrangular. Fue registrada únicamente para la Formación Sopas y en general se la encuentra en asociación con *D. charruanus*. También presenta el ligamento calcificado por lo que es frecuente encontrarla con las valvas conjugadas.

Medidas: Ejemplar completo con número FCDPI 2136, a AIC 53,222 mm, LC 76,881 mm, b AIC 57,803 mm, LC 86,056 mm (figuras 4.4A, B); ejemplar FCDPI 7198, AIC 43,313 mm, LC 74,4 mm (figuras 4.4C, D). Promedios de las medidas de las valvas del lote FCDPI 2291: LC 102,8 mm, AIC 65,3 mm, AnC 46,6 mm (cuatro valvas izquierdas, cuatro valvas derechas y dos ejemplares con las valvas conjugadas)

Diplodon wymanii (Lea, 1860)

Unio wymanii Lea, 1860

Diagnosis original: “Conchilla ligera, [extremo] anterior algo surcado, cuadrado, comprimido, hacia el lateral plano, inequilateral, posterior con ángulo obtuso, anterior redondeado; valvas algo gruesas, anterior más grueso; umbones sobresalientes, desde los ápices [surgen] estrías onduladas; [periostraco] oscuro-oliváceo, a veces erosionado, a veces con [estrías] radiales sin brillo; dientes cardinales comprimidos, elevados, crenulados, en una y otra valva duplicados; [dientes] laterales largos, crenulados algo sinuosos; nácar platinado y algo iridiscente.” (original en latín, Lea, 1860 :90).

Material: FCDPI 2340 (una valva izquierda fragmentada), 8759 (una valva izquierda), 8828 (lote de valvas fragmentadas), 8829 (dos valvas izquierdas y fragmentos).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Itapebí Grande y Paso del Potrero (Salto). Formación Sopas. Ruta 8 Km 51,5 (sobre Arroyo Solís Chico, Canelones). Formación Dolores.

Comentarios: Esta especie posee una conchilla muy característica, inequilateral, con borde posterior anguloso, tal como describe Lea (1860) y se observa en ejemplares registrados por Graf & Cummings (2013; 2021: ANSP 324682, USNM 322391, USNM 380479, USNM 381384). Al igual que *D. peraeformis* y *D. charruanus* esta especie posee una conchilla gruesa, y de tamaño relativamente grande, un poco menor que las otras dos especies, pero de mayor tamaño en general que *D. rhuacoicus*. El tamaño de los especímenes colectados varía entre LC ~55 mm y ~85 mm. Esta especie se registró para dos localidades de la Formación Sopas (Paso del Potrero y Arroyo Itapebí Grande), y para la localidad Arroyo Solís Chico de la Formación Dolores.

Medidas: Ejemplares FCDPI 8898, a AIC 66,888 mm, LC 84,872 mm, b AIC 45,985 mm, LC 60,665 mm (figuras 4.4E-H).

Diplodon rhuacoicus (d'Orbigny, 1835)

Unio rhuacoica d'Orbigny, 1835

Diagnosis original: “Conchilla oblonga, inflada, gruesa, algo ligera, amarronada, parte posterior elongada, con terminación redondeada, parte anterior muy corta, redonda; [umbón] con costillas elevadas, divergentes y regulares; diente cardinal tenue, elongado, lameloso; diente lateral muy elongado, partido en dos a veces uno solo; interior blanco-

cerúleo. Largo 63 mm, alto 31 mm, grosor 36 mm.” (original en latín, d’Orbigny, 1835: 36).

Material: FCDPI 2288 (tres valvas derechas, una valva izquierda), 2289 (dos valvas derechas, una valva izquierda y dos ejemplares conjugados), 2590 (una valva izquierda, una valva derecha), 2594 (una valva derecha), 8742 (un ejemplar), 8758 (tres valvas derechas, cinco valvas izquierdas), 8813 (una valva derecha), 8814 (dos valvas izquierdas), 8836 (un ejemplar), 8843 (un ejemplar), 8844 (dos valvas fragmentadas), 8845 (una valva fragmentada), 8846 (dos valvas fragmentadas), 8859 (tres valvas fragmentadas), 8867 (una valva fragmentada), 8868 (dos ejemplares fragmentados), 8870 (un valva derecha), 8871 (una valva izquierda fragmentada), 8872 (un ejemplar, tres valvas derechas, una valva izquierda), 8909 (una valva derecha, una valva izquierda), 8910 (un ejemplar), 8928 (tres valvas izquierdas, una valva derecha), 8933 (un ejemplar y fragmentos), 8971 (valva izquierda), 8972 (cuatro valvas izquierdas, dos valvas derechas).

Ocurrencia geográfica y geológica: Paso Colman y Arroyo Malo (Curtina, Tacuarembó); Arroyo Itapebí Grande y Paso del Potrero (Salto); Tres Árboles (Río Negro) y Sitio Baeza (Paysandú). Formación Sopas. Arroyo El Bravío y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores. Buey Negro (Río Arapey Chico, Salto). Holoceno.

Comentarios: Los ejemplares estudiados son similares a la diagnosis original, excepto por la descripción de conchilla “gruesa” que hace d’Orbigny (1835), sí se corresponden con ejemplares estudiados por otros autores (Simone, 2006; Graf & Cummings, 2013; 2021: ANSP 334569, USNM 380554, USNM 380756). Comparados con otras especies (*D. charruanus*, *D. peraeformis*, *D. wymanii*) ciertamente los ejemplares de *D. rhuacoicus* son mucho más gráciles, delgados (en cuanto al grosor de la

conchilla) y de menor tamaño. Las valvas son elongadas y redondeadas en los extremos anterior y posterior. Esto se observó tanto en los ejemplares fósiles como en ejemplares actuales en colección y colectados ahora en el campo. Esta especie de *Diplodon* es la más abundante, y ocurre en ambas unidades (Sopas y Dolores). Se colectaron tanto ejemplares adultos como juveniles, y los tamaños de la conchilla varían entre LC ~45 y ~65 mm en los adultos, y los juveniles miden menos de ~30 mm. En el caso de los juveniles las medidas son estimativas porque casi todos los ejemplares de *D. rhuacoicus* presentaban un estado de preservación muy quebradizo y tizoso, lo que impidió su manipulación. La especie se conoce actualmente para la región. Para el Cuaternario regional está registrada para la Formación Touro Passo de Brasil (Erthal et al., 2011).

Medidas: Ejemplar FCDPI 2288, AIC 27,6 mm, LC 48,622 mm (figuras 4.5A-D); ejemplares FCDPI 8968, AIC 30,403 mm, LC 62,309 mm, AnC 21,538 mm (figuras 4.5E-G).

Tabla 9. Medidas en milímetros (mm) de las especies de bivalvos (figuras 4.2-4.5). Abreviaturas: AIC alto conchilla, LC largo conchilla, AnC ancho.

	AIC	LC	AnC
<i>Musculium argentinum</i> 8985	5,674	6,82	-
<i>Musculium argentinum</i> 8990	-	8,023	4,664
<i>Afropisidium sterkianum</i> a	1,761	2,188	-
<i>Afropisidium sterkianum</i> b	1,291	1,644	-
<i>Pisidium vile</i>	3,054	3,554	-
<i>Cyanocylcas limosa</i> a	17,765	21,294	-
<i>Cyanocylcas limosa</i> b	14,944	17,411	-
<i>Cyanocylcas limosa</i> c	19,067	22,707	-
<i>Cyanocylcas limosa</i> d	18,483	21,294	-
<i>Cyanocylcas limosa</i> e	18,596	22,242	10,588
<i>Diplodon charruanus</i> 8739 a	38,526	61,798	-

<i>Diplodon charruanus</i> 8739 b	42,579	75,618	-
<i>Diplodon charruanus</i> 8740 a	52,741	83,94	-
<i>Diplodon charruanus</i> 8740 b	57,062	93,806	-
<i>Diplodon peraeformis</i> 2136 a	53,222	76,881	-
<i>Diplodon peraeformis</i> 2136 b	57,803	86,056	-
<i>Diplodon peraeformis</i> 7198	43,313	74,4	-
<i>Diplodon wymanii</i> a	66,888	84,872	-
<i>Diplodon wymanii</i> b	45,985	60,665	-
<i>Diplodon rhuacoicus</i> 2288	27,6	48,622	-
<i>Diplodon rhuacoicus</i> 8968	30,403	62,309	21,538

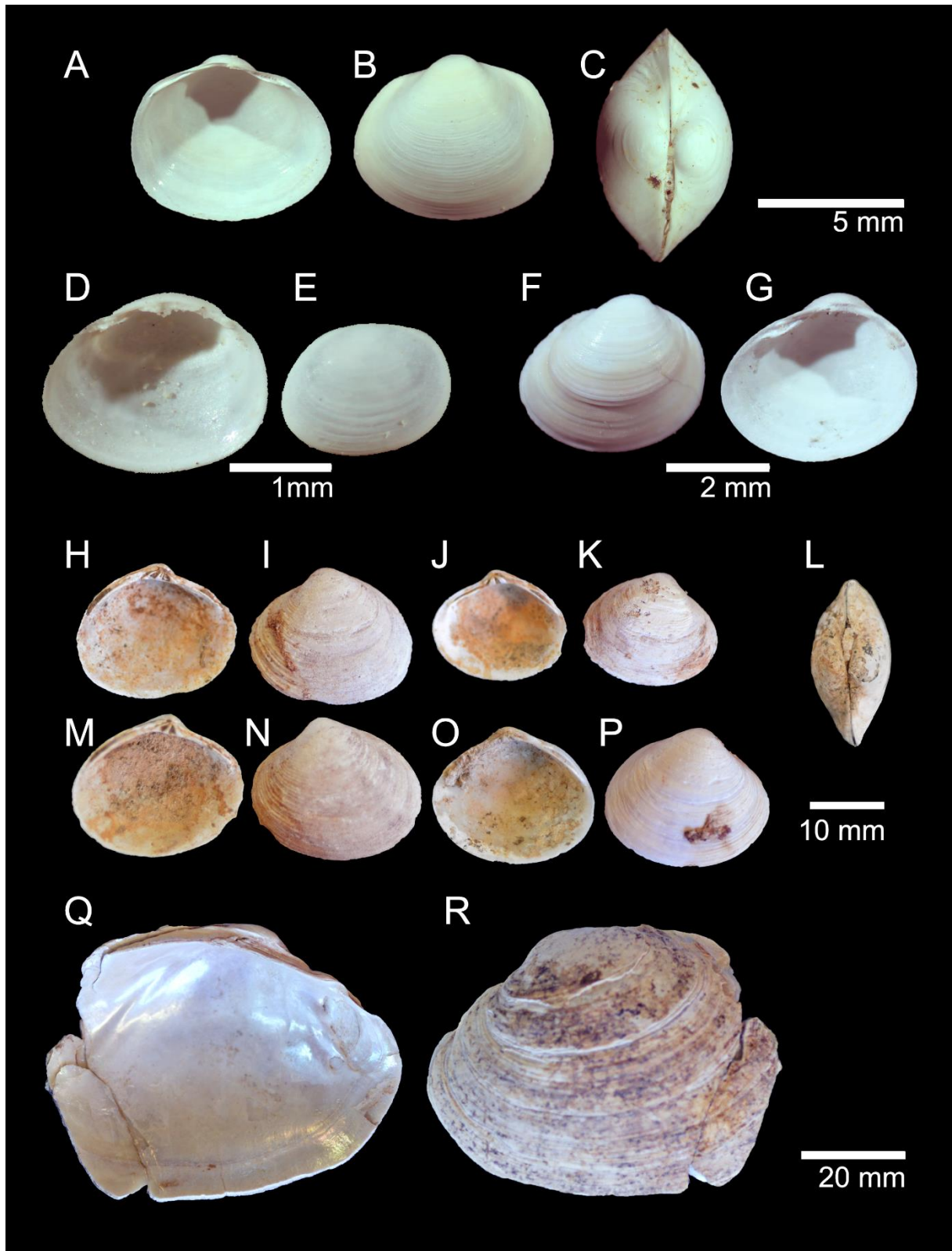


Figura 4.2. A-C *Musculium argentinum*, A y B vista interna y externa de ejemplar FCDPI 8985, C vista dorsal de ejemplar FCDPI 8990; D-E *Afropisidium sterkianum* FCDPI 8773 (dos ejemplares), D vista interna, E vista externa de la valva; F-G *Pisidium vile* FCDPI 8991 (mismo ejemplar), F vista externa, G vista interna; H-P *Cyanocyclas limosa* FCDPI 2287, H, I, M, N vista interna y externa de valva izquierda, J, K, O, P vista interna y externa de valva izquierda de valva derecha, L vista dorsal de ejemplar conjugado; Q-R *Anodontites* sp. FCDPI 7194 (mismo ejemplar), Q vista interna, R vista externa de la valva.

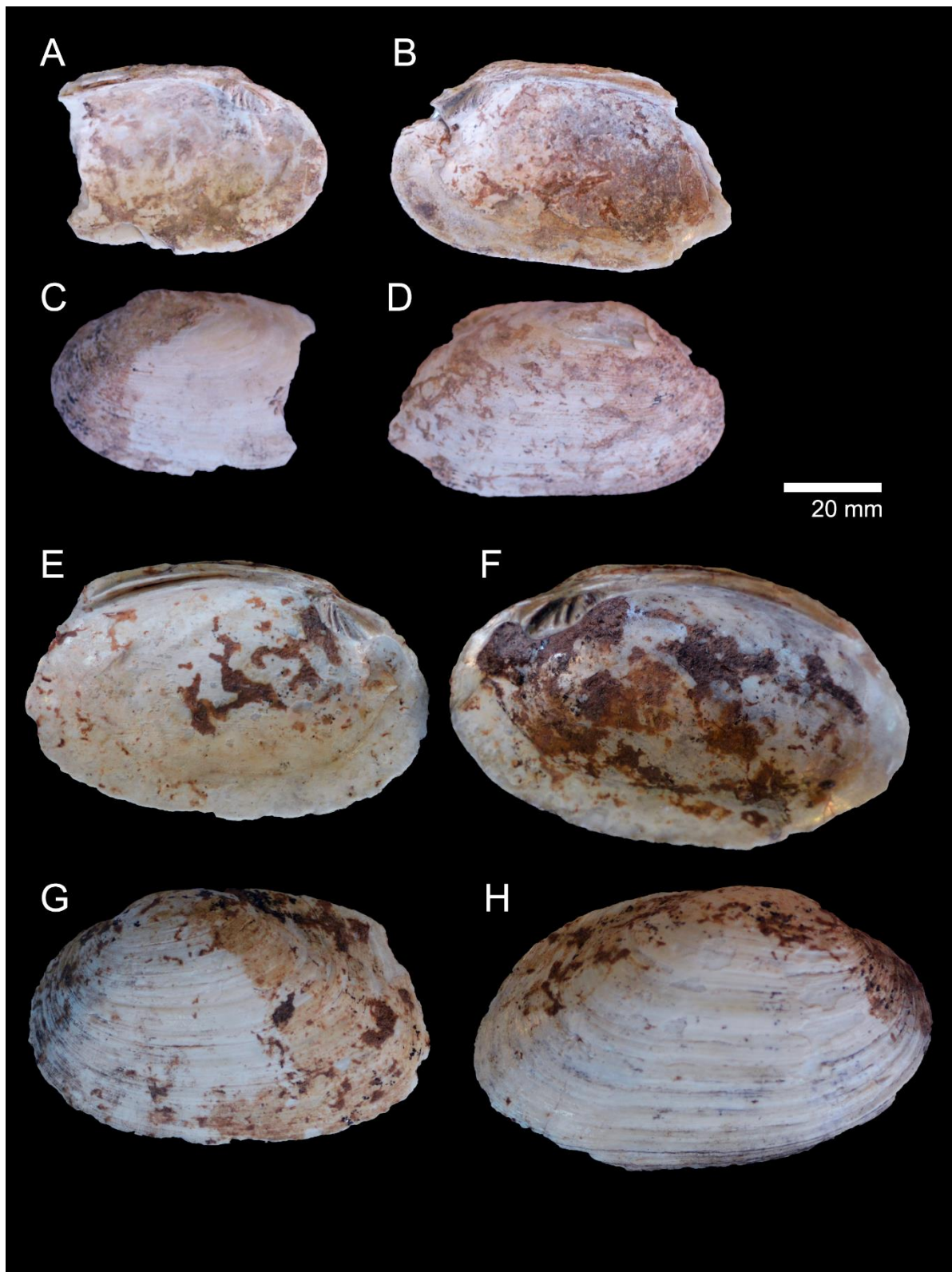


Figura 4.3. *Diplodon charruanus*. **A-D** Ejemplares FCDPI 8739, **A y B** vista interna, **C y D** vista externa de la valva; **E-H** Ejemplares FCDPI 8740, **E y F** vista interna de la valva, **G y H** vista externa.

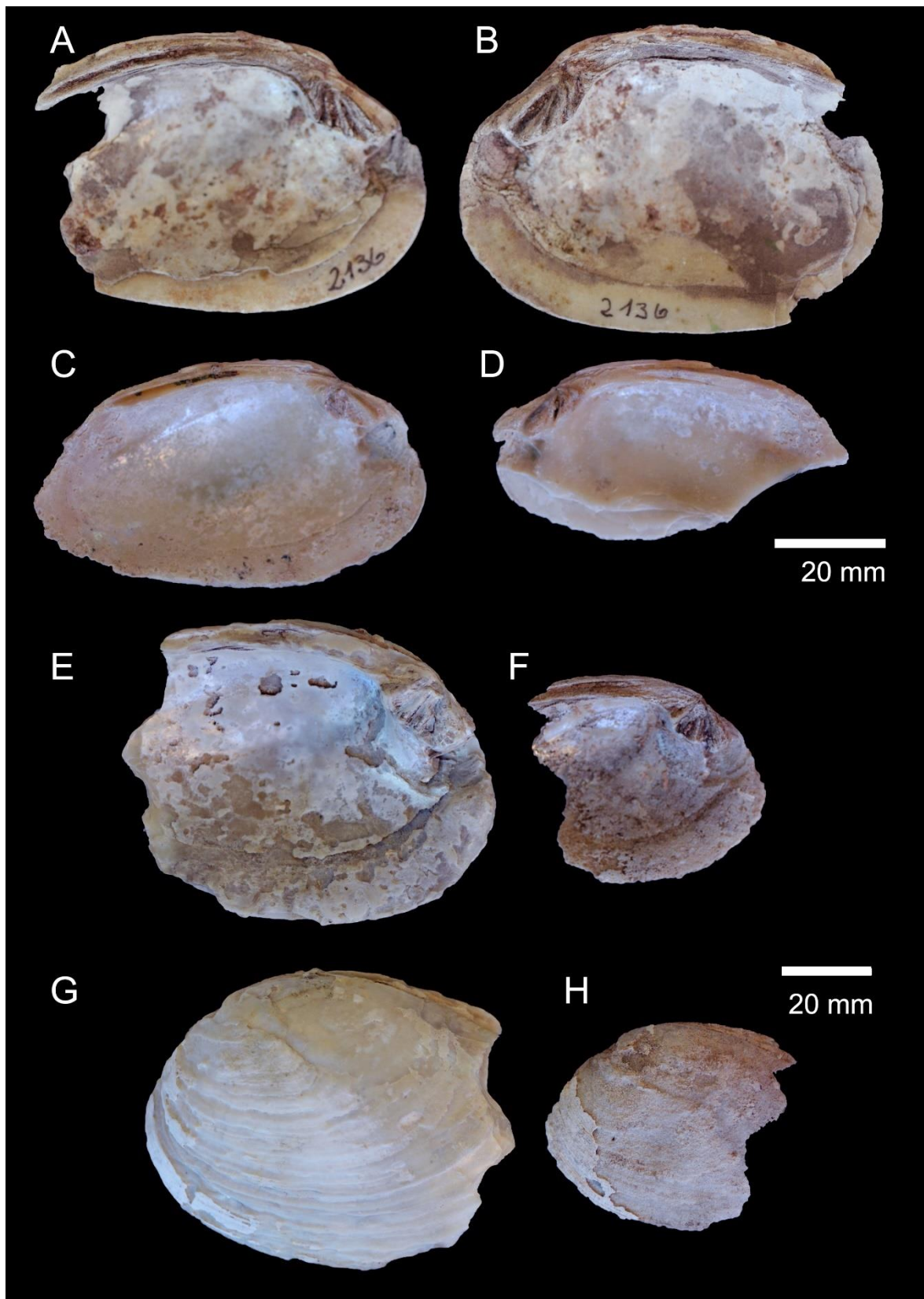


Figura 4.4. A-D *Diplodon peraeiformis*, A-B ejemplar FCDPI 2136 vista interna de valva derecha e izquierda, C-D ejemplar 7198 vista interna de valva derecha e izquierda. E-H *Diplodon wymanii* valvas izquierdas de FCDPI 8898, E-F vista interna, G-H vista externa de la valva.

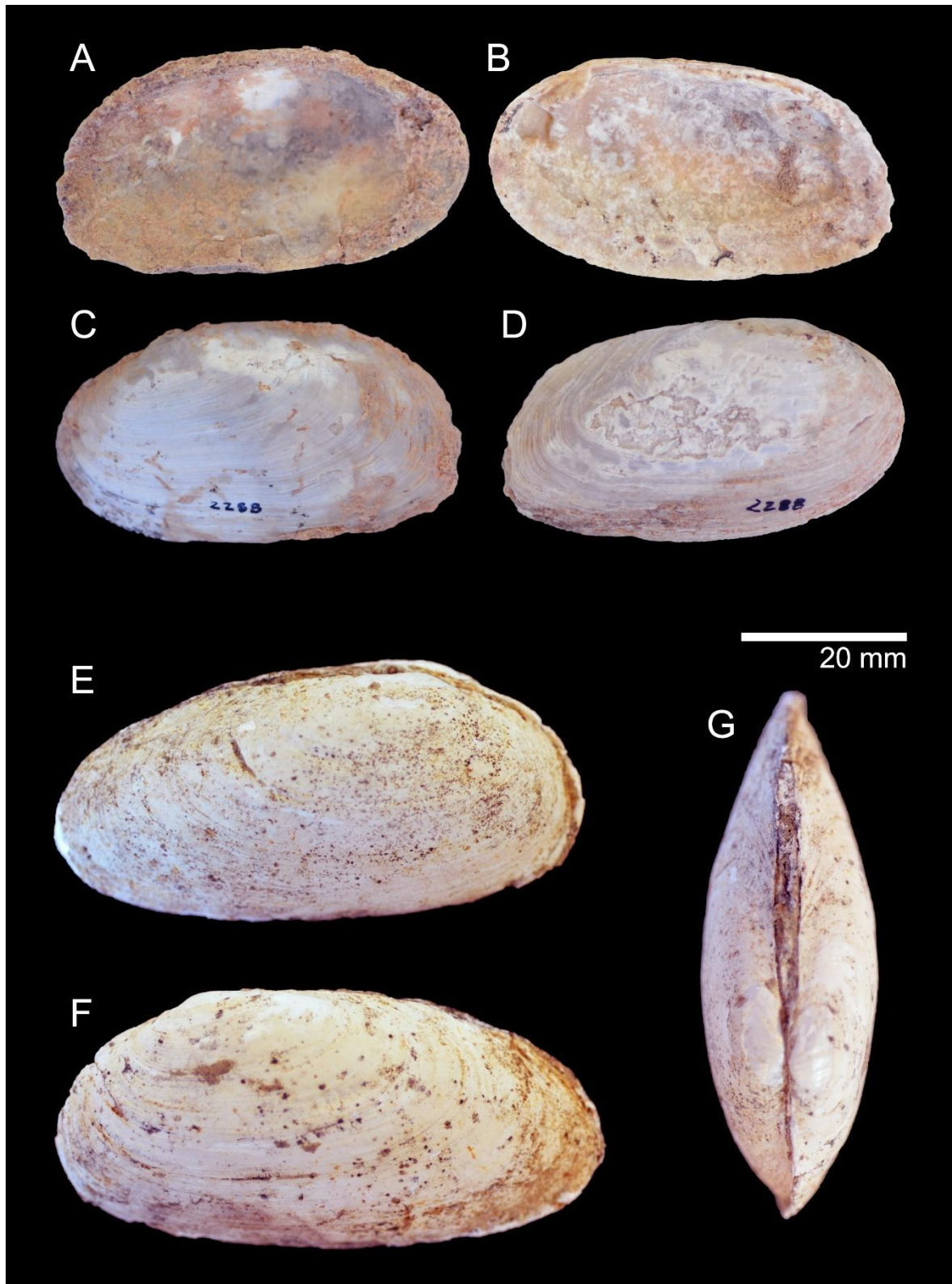


Figura 4.5. *Diplodon rhuacoicus*. **A-D** Ejemplares FCDPI 2288, **A** vista interna de valva izquierda, **B** vista interna de valva derecha, **C** vista externa de valva izquierda, **D** vista externa de valva derecha; **E-G** Ejemplar FCDPI 8968, **E** lateral derecho, **F** lateral izquierdo, **G** vista dorsal.

Clase Gastropoda Cuvier, 1795

Subclase Caenogastropoda Cox, 1960

Orden Architaenioglossa Haller, 1892

Superfamilia Ampullarioidea Gray, 1824

Familia Ampullariidae Gray, 1824

Subfamilia Pomaceinae Starobogatov, 1983

Género *Asolene* d'Orbigny, 1838

Asolene cf. *A. platae* (Maton, 1811)

Helix platae Maton, 1811

Diagnosis original: “Conchilla perforada, subglobosa, ligera, blanca, líneas transversales dobles, abertura interrumpida-oval, labio agudo. Conchilla de $\frac{3}{4}$ pulgadas de diámetro, compacta, epidermis amarillenta, bandas purpuras-amarronadas a veces dobles, a veces una sola rodeando de forma transversal, labio lechoso en columela y cerca del ombligo.” (original en latín, Maton, 1811).

Material: FCDPI 8768 (nueve ejemplares).

Ocurrencia geográfica y geológica: Cañada Nieto, Dolores (Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Los ejemplares identificados pueden ser asignados tentativamente a la especie *A. platae*. La descripción original de Maton (1811) hace mayor énfasis en la coloración, por lo que la identificación se basó en otros autores (Simone, 2006; Rohrdanz, 2017). Para el Cuaternario se identificó esta especie únicamente en Cañada Nieto

(Soriano, Formación Dolores). Actualmente se distribuye en el litoral hacia el sur del Río Negro, en los departamentos de Soriano, Colonia y San José (Clavijo & Scarabino, 2013; Rohrdanz, 2017). Los ejemplares estudiados difieren de los de *A. spixii* encontrados en la misma área en la forma de la abertura, más elongada, y en el ángulo de los hombros de la espira, que es más recto en estos especímenes que en *A. spixii*.

Medidas: Ejemplares FCDPI 8768, LC 13,082 mm, AnC 10,901 mm, E 1,446 mm, LUV 11,69 mm, LA 9,704 mm, AA 6,494 mm, LC 13,059 mm, AnC 10,845 mm, E 1,372 mm, LUV 11,58 mm, LA 10,063 mm, AA 6,086 mm (figuras 4.6A, B).

Asolene spixii (d'Orbigny, 1838)

Ampullaria spixii d'Orbigny, 1838

Diagnosis original: “Conchilla corta, ombligo amplio, subestriada, amarillenta, [rodean la conchilla] bandas anchas amarronadas-negruzcas; espira corta, ápice desgastado, cuatro vueltas, convexas; suturas ligeras; abertura dorada a violácea. Longitud: 47 mm.” (Original en latín, d'Orbigny, 1838).

Material: FCDPI 2595 (un ejemplar), 8764 (cuatro ejemplares), 8788 (tres ejemplares), 8924 (un ejemplar), 8974 (dos ejemplares), 9010 (dos ejemplares), 9011 (un ejemplar), 9027 (un ejemplar).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Malo y Paso Colman (Curtina, Tacuarembó); Itapebí Grande (Salto). Formación Sopas. Estancia Calcaterra, Cañada Nieto y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Al igual que ocurre con la especie anterior, la descripción original de d'Orbigny (1838) no fue suficiente para la identificación de la especie, por lo que la identificación se basó en autores posteriores (Simone, 2006: fig. 134A sintipo); Hayes et al., 2015; Rohrdanz, 2017). Las especies *A. platae* y *A. spixii* son muy similares, se diferencian principalmente por la forma de la conchilla, más elongada en sentido axial en *A. platae*, mientras que *A. spixii* es más redondeada. Los hombros de *A. platae* son más redondeados y en ángulo obtuso respecto a la espiral, mientras que en *A. spixii* los hombros de la espira son más rectos y de forma casi perpendicular al eje de la conchilla. La abertura de *A. platae* es oblonga y elongada en sentido axial (forma de “gota”), mientras que en *A. spixii* es algo más redondeada, y la región supra-palatal es perpendicular al eje de la conchilla. Esta especie actualmente se encuentra distribuida en el norte y este del país (Clavijo & Scarabino, 2013; Rohrdanz, 2017). Para el Cuaternario se registró en varias localidades de ambas formaciones geológicas (Sopas y Dolores).

Medidas: Ejemplar FCDPI 8974, LC 12,7 mm, AnC 13,89 mm, E 2,14 mm, LUV 11,91 mm, LA 9,52 mm, AA 7,46 mm (figura 4.6C).

Género *Pomacea* Perry, 1810

Pomacea canaliculata (Lamarck, 1822)

Ampullaria canaliculata Lamarck, 1822

Diagnosis original: “Conchilla hinchada, delicada, estriada longitudinalmente, sub-epidermis verdosa con bandas transversas; espira corta, aguda; vueltas concavo-canaliculadas por la parte superior; abertura cerúlea” (original en latín, Lamarck, 1822).

Material: FCDPI 2292 (un ejemplar), 2592 (un ejemplar), 7196 (cuatro ejemplares completos y dos ejemplares fragmentados), 8766 (cuatro ejemplares), 8775 (un ejemplar), 8783 (tres ejemplares), 8793 (un ejemplar fragmentado), 8923 (tres ejemplares), 8934 (un ejemplar fragmentado).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Malo y Paso Colman (Curtina, Tacuarembó); Arroyo Tres Árboles (Río Negro). Formación Sopas. Cañada Nieto y Estancia Calcaterra (Dolores, Soriano). Formación Dolores. Buey Negro (Río Arapey Chico, Salto). Holoceno.

Comentarios: *Pomacea canaliculata* es una especie muy extendida y de fácil reconocimiento. Posee conchilla globosa, espira corta con suturas acanaladas, abertura oval que inicia apenas por debajo de la última sutura y ocupa casi toda la última vuelta. Los especímenes reconocidos coinciden con la descripción de Lamarck (1822), y trabajos taxonómicos posteriores (e.g. Cazzaniga, 2002; Cowie et al., 2017). Esta especie está muy estudiada hoy en día debido a su gran adaptación y capacidad de colonización que la ha convertido en invasora en otras partes del mundo como Asia, América del Norte o Europa (Litsinger & Estano, 1993; Cazzaniga, 2006; Cowie et al., 2017; de Silva et al., 2019). Para el Cuaternario de Uruguay se registró en localidades de las formaciones Sopas y Dolores, y para la localidad holocénica. Cabe destacar que pocos de los ejemplares están completos, debido a que la conchilla de *P. canaliculata* es relativamente delgada, lo que sumado a su forma globosa propician la fragmentación. En el Cuaternario de la región esta especie se registra en la Formación Touro Passo de Brasil (Erthal et al., 2011), y en la Cuenca del Río Salado de Argentina (Martín & De Francesco, 2006; Pisano & Fucks, 2015).

Medidas: Ejemplares FCDPI 7193, LC 49,991 mm, AnC 45,508 mm, E 4,29 mm, LUV 46,521 mm, LA 38,802 mm, AA 27,138 mm, (figura 4.6D, E); LC 37,137 mm, AnC 34,075 mm, E 3,469 mm, LUV 34,483 mm, LA 28,566 mm, AA 21,02 mm (figura 18F, G).

Pomacea lineata (Spix in Wagner, 1827)

Ampullaria lineata Spix in Wagner, 1827

Descripción original: “Conchilla oval-globosa, oliváceo-verdosa a amarillenta, ornamentaciones en forma de bandas purpúreas oscuras; ombligo regular; abertura blanca, con bandas transversales” (original en latín, Spix, 1827: 3-4).

Redescripción: “Conchilla globosa, moderadamente pesada, color [amarillento] con bandas espirales marrones; ápice sub-elevado, 4-5 vueltas redondas, que aumenta de tamaño rápidamente, separadas por una sutura profunda. Abertura grande, ovoide; labio externo afilado; ombligo estrecho y profundo (...)” (original en inglés, Thiengo, 1987).

Material: FCDPI 8792 (un ejemplar), 8925 (dos ejemplares), 8970 (dos ejemplares), 9020 (un ejemplar).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Itapebí Grande (Salto). Formación Sopas. Estancia Calcaterra, Cañada Nieto y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Los especímenes identificados corresponden con las figuras en la descripción original (Spix, 1827), con la redescripción de Thiengo (1987) y sintipo y otros ejemplares en Simone (2006: fig. 89A). Esta especie se diferencia de *P. canaliculata*, por ser en general un poco más pequeña, la espira es angulosa y más sobresaliente que en *P.*

canaliculata; la abertura inicia hacia la mitad de la última vuelta. Esta especie no se encuentra actualmente en Uruguay, estando registrada para el estado de Bahía en Brasil (Scarabino, 2004a; Simone, 2006; Clavijo & Scarabino, 2013). La especie se registró para las formaciones Sopas y Dolores.

Medidas: Ejemplar FCDPI 8970, LC 34,48 mm, AnC 27,528 mm, E 5,973 mm, LUV 28,31 mm, LA 20,149 mm, AA 15,39 mm (figura 4.6H, I).

Orden Littorinimorpha Golikov & Starobogatov, 1975

Superfamilia Truncatelloidea Gray, 1840

Familia Cochliopidae Tryon, 1866

Subfamilia Semisalsinae Giusti & Pezzoli, 1980

Género *Heleobia* Stimpson, 1865

Observaciones: La morfología de las especies de *Heleobia* puede variar mucho entre poblaciones, y por lo tanto poblaciones de la misma especie pueden ser diferentes entre sí; por otra parte, poblaciones de diferentes especies pueden asemejarse (De Francesco, 2007). No contando con las partes blandas para su identificación, se asignaron todas las especies de *Heleobia* de forma tentativa (cf.). Esta determinación tentativa en todos los casos implica que la especie fósil se asemeja morfológicamente a la especie actual asignada, pero no necesariamente se asume que corresponda a dicha especie biológica. Las determinaciones se realizaron a partir de material actual colectado por A. Figueiras (*H. piscium*, *H. australis*, *H. charruana* y *H. parchappii*) y por especímenes donados por C. De Francesco (*H. australis*, *H. parchappii* y *H. conexa*), asimismo se

compararon con las descripciones originales de las especies y la revisión de da Silva y Davis (1983).

Heleobia cf. *H. australis* (d'Orbigny, 1835)

Paludina australis d'Orbigny, 1835

Diagnosis original: “Conchilla elongada, cónica, gruesa, subestriada, verdosa; espira plana; ápice agudo; suturas leves; seis vueltas; abertura oblonga; labio delgado. Largo 6 mm, ancho 3 mm” (original en latín, d'Orbigny, 1835: 30).

Material: FCDPI 2098 (cuatro ejemplares), 2326 (dos ejemplares), 2656 (seis ejemplares rotos), 7199 (dos ejemplares), 8753 (155 ejemplares), 8754 (230 ejemplares), 8765 (13 ejemplares), 8772 (nueve ejemplares), 8790 (seis ejemplares), 8798 (55 ejemplares), 8821 (26 ejemplares), 8848 (siete ejemplares), 8877 (21 ejemplares), 8900 (tres ejemplares y fragmentos), 8958 (233 ejemplares), 8959 (265 ejemplares), 8976 (24 ejemplares), 8984 (dos ejemplares fragmentados), 8996 (404 ejemplares), 9007 (dos ejemplares), 9032 (60 ejemplares).

Ocurrencia geográfica y geológica: Río Arapey Grande, Arroyo Itapebí Grande y Paso del Potrero (Salto); Paso Farías y Arroyo Zanja Honda (Artigas). Formación Sopas. Cañada Nieto, Estancia Calcaterra, Arroyo El Bravío y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Los ejemplares identificados se asignan tentativamente a la especie *Heleobia* cf. *H. australis*, poseen conchilla cónica y la espira con vueltas rectas o poco redondeadas (figura 4.7A-D), pero cabe recordar la variabilidad a la que se hizo referencia más arriba (De Francesco, 2007). Los ejemplares presentan variación en la morfología dentro del espectro de *H. australis* (da Silva & Davis, 1983; De Francesco, 2007) y

de la especie *H. ameghini* (Doering, 1884-; De Francesco & Blasi, 2012). No se corresponden con la especie *H. charruana* en la forma y tamaño de la conchilla, más pequeña y elongada, mientras que *H. charruana* presenta una conchilla ligeramente mayor en tamaño, y de forma cónica, y la última vuelta mucho más ancha. No se corresponden con *H. piscium* ni con *H. parchappii* por la forma de la abertura, más abierta y elevada en *H. australis*, y por la forma de las vueltas de la espira, rectas o sub curvadas en *H. australis*. Como fue referido anteriormente, los ejemplares registrados presentan una morfología afin a *H. australis* y *H. ameghini*, en tanto que el análisis de las proporciones de la conchilla (ver la sección Discusión en este mismo capítulo), indica que las dimensiones del morfotipo del Cuaternario de Uruguay son intermedias entre las de aquellas dos especies. Debido a que *H. cf. australis* ya estaba mencionada para el Cuaternario de Uruguay (Martínez & Rojas, 2004) y que no hay registros previos de *H. ameghini*, se mantiene provisoriamente aquel nombre, hasta reunir más evidencia respecto a este morfotipo. *Heleobia cf. H. australis* fue la más abundante de las cuatro especies de *Heleobia* identificadas, con 1526 ejemplares en ambas unidades (Sopas y Dolores), no hubo registros en la localidad holocénica. En el Cuaternario regional, esta especie se encuentra en la cuenca del Río Salado (De Francesco, 2007; Pisano & Fucks, 2015).

Medidas: Medidas FCDPI 9032 LC 6,135 mm, AnC 3,113 mm, E 2,135 mm, LUV 3,98 mm, LA 2,361 mm, AA 1,578 mm (tabla 10, figura 4.7A-D).

Heleobia cf. H. parchappii (d'Orbigny, 1835)

Paludina parchappii d'Orbigny, 1835

Diagnosis original: “Conchilla elongada, cónica, tenue, liviana, blancuzca; espira elevada; ápice subagudo; suturas profundas; siete vueltas; abertura oval; labio tenue, agudo. Largo 6 ½ mm, ancho 3 mm” (original en latín, d’Orbigny, 1835: 30).

Material: FCDPI 8811 (17 ejemplares), 8853 (45 ejemplares), 8876 (15 ejemplares), 8952 (dos ejemplares).

Ocurrencia geográfica y geológica: Paso del Potrero (Salto). Formación Sopas. Estancia Calcaterra y Arroyo El Bravío (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Esta especie de *Heleobia* es bastante característica en cuanto a su morfología, de pequeño tamaño y con vueltas redondeadas, los ejemplares identificados se corresponden con su descripción (d’Orbigny, 1835), y con la descripción de da Silva & Davis (1983), pero por lo mencionado respecto a la variabilidad de la conchilla, se asigna la especie con duda. *Heleobia* cf. *H. parchappii* se registró en dos localidades de la Formación Dolores y en una de la Formación Sopas. En el Cuaternario regional, esta especie se encuentra en Argentina (De Francesco, 2007; De Francesco & Hassan, 2013; Steffan et al., 2014; Pisano & Fucks, 2015) y en Brasil (Formación Touro Passo, Erthal et al., 2011).

Medidas: Ejemplar FCDPI 8811, LC 4,341 mm, AnC 1,943 mm, E 1,75 mm, LUV 2,568 mm, LA 1,364 mm, AA 0,943 mm (figura 4.7E).

Heleobia cf. *H. piscium* (d’Orbigny, 1835)

Paludina piscium d’Orbigny, 1835

Diagnosis original: “Conchilla oblonga, subcónica, subgruesa, inflada, ligera, blancuzca a verdosa; espira elevada; ápice obtuso; suturas profundas; cinco vueltas; abertura oblonga; labio grueso. Largo 3 mm, ancho 2 mm” (original en latín, d’Orbigny, 1835: 30).

Material: FCDPI 2325 (seis ejemplares), 7200 (siete ejemplares), 8810 (48 ejemplares), 8837 (dos ejemplares), 8865 (cuatro ejemplares), 8894 (33 ejemplares y fragmentos), 8903 (12 ejemplares y fragmentos), 8921 (seis ejemplares), 8930 (dos ejemplares), 8948 (cinco ejemplares y fragmentos), 8983 (cuatro ejemplares), 8989 (dos ejemplares), 9017 (dos ejemplares), 9033 (30 ejemplares).

Ocurrencia geográfica y geológica: Paso del Potrero (Salto); Sitio Baeza y Arroyo Tres Árboles (Río Negro); Estancia Lavié (Curtina, Tacuarembó). Formación Sopas. Cañada Nieto y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores. Buey Negro (Río Arapey Chico, Salto). Holoceno.

Comentarios: Los ejemplares identificados pueden ser asignados a la especie *H. piscium* de acuerdo a la descripción original (d’Orbigny, 1835), y a la descripción de da Silva y Davis (1983), aunque igualmente se asignan con duda por las consideraciones morfológicas ya realizadas. Cabe destacar que la morfología de esta especie es relativamente similar a la de *H. cf. australis*; se diferencia de esta por tener menor número de vueltas, y más redondeadas, pero algunos ejemplares de *H. cf. australis* presentaron cierta curvatura en las vueltas, hecho también observado por De Francesco (2007) para algunas poblaciones de la misma especie. Esto genera la incertidumbre de si algunos de los ejemplares identificados como *H. cf. piscium* son en realidad juveniles de *H. cf. australis*. *Heleobia cf. piscium* fue la segunda especie más abundante después de *H. cf. australis*, con 163 especímenes. También, al igual que la otra especie se registró para varias localidades de ambas unidades, y

fue la única *Heleobia* registrada en la localidad Buey Negro (Holoceno). En el Cuaternario regional, se registra para la Formación Touro Passo de Brasil (Erthal et al., 2011).

Medidas: Ejemplares del lote FCDPI 9033, LC 4,01 mm, AnC 1,981 mm, E 1,677 mm, LUV 2,334 mm, LA 1,333 mm, AA 1,051 mm (figura 4.7F); LC 4,134 mm, AnC 2,162 mm, E 1,243 mm, LUV 2,92 mm, LA 1,505 mm, AA 1,051 mm (figura 4.7G).

Heleobia cf. *H. robusta* (da Silva & Veitenheimer-Mendes, 2004)

Descripción original: “Concha oval-cónica, contorno convexo, periostraco castaño, frecuentemente con deposición de material ennegrecido; sin el periostraco la conchilla es blanca; en adultos el largo es de 4.26 a 5.93 [mm]; el número de vueltas varía de 6 a 7; protoconcha lisa, achatada, con cerca de 1.5 vueltas; teleoconcha lisa, líneas de crecimiento francamente marcadas, a partir de la segunda vuelta pueden presentar líneas espirales, no siempre presentes en todas las vueltas; vueltas convexas. Abertura oval, peristoma completo, labio externo simple con pared gruesa, prosoclina; labio interno engrosado; ombligo o depresión umbilical ausente. Hay dimorfismo sexual en cuanto a las dimensiones de la concha, con excepción del ancho.” (original en portugués, da Silva & Veitenheimer-Mendes, 2004).

Material: FCDPI 8863 (ocho ejemplares), 8935 (18 ejemplares y fragmentos), 8998 (seis ejemplares).

Ocurrencia geográfica y geológica: Cañada Nieto y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Los especímenes se corresponden con la descripción original (da Silva & Veitenheimer-Mendes, 2004), excepto porque presentan depresión umbilical (ausente de acuerdo con las autoras); a pesar de ello, los ejemplares se asignaron con dudas esta especie porque no coinciden con ninguna otra de la región. Una revisión taxonómica más profunda en el futuro resolverá si estamos ante una *Heleobia* no representada actualmente, pero por el momento parece más prudente la actitud tomada. *Heleobia robusta* actualmente se encuentra registrada para Uruguay en la región este, en lagunas salobres (Clavijo et al., 2011). En el Cuaternario se la identificó únicamente en dos localidades de la Formación Dolores: Cañada Nieto y Cañada Farías.

Medidas: Medidas ejemplares del lote FCDPI 8935, LC 5,272 mm, AnC 3,653 mm, E 1,017 mm, LUV 4,22 mm, LA 3,156 mm, AA 1,884 mm (figura 4.7H); LC 3,55 mm, AnC 2,509 mm, E 0,601 mm, LUV 2,936 mm, LA 2,139 mm, AA 1,318 mm (figura 4.7I).

Familia Tateidae Thiele, 1925

Género *Potamolithus* Pilsbry, 1896

Potamolithus catharinae Pilsbry, 1911

Descripción original: “La conchilla es perforada, extremadamente oval, sólida pero fuerte, cubierta por una cutícula olivácea-verdosa. La espira es cónica, las líneas laterales derechas, el ápice pequeño, pero algo obtuso, entero en conchillas de adultos. Tiene 5 ½ vueltas, parejamente convexas, divididas por una sutura marcada, estas [las vueltas] descienden rápidamente hacia la abertura. La última vuelta es fuertemente convexa todo a lo largo; cerca de la abertura se dilata un

poco. La abertura es levemente oblicua, ovalada, carnos-grisácea dentro, azulada-blanca cerca del labio. El labio externo es fino y negro hacia el borde, y [junto] con el labio basal forma un medio círculo; [visto] de perfil, su borde es parejo. La columela es muy callosa, los callos descienden por la pared parietal, donde está menos engrosado. Hay una perforación umbilical distinguible, y una apenas diferenciada área columelar o axial, que es lineal en estadios adultos, pero que se vuelve más amplia en conchillas maduras. Largo 5.7, diámetro 4.3, largo de abertura 3.8 mm” (original en inglés, Pilsbry, 1911).

Material: FCDPI 6390 (ocho ejemplares), 7201 (dos ejemplares), 8752 (26 ejemplares), 8756 (62 ejemplares), 8762 (178 ejemplares), 8795 (19 ejemplares), 8815 (17 ejemplares), 8823 (17 ejemplares), 8893 (seis ejemplares y fragmentos), 8929 (15 ejemplares), 9012 (un ejemplar), 9031 (200) ejemplares.

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Malo (Curtina, Tacuarembó); Arroyo Itapebí Grande y Paso del Potrero (Salto). Formación Sopas. Buey Negro (Río Arapey Chico, Salto). Holoceno.

Comentarios: La morfología de esta especie es muy característica, los ejemplares pueden ser asignados a esta especie de acuerdo a la descripción original (Pilsbry, 1911), y a la revisión de la especie por da Silva & Davis (1983), y la observación del lectotipo y paralectotipo en Simone (2006: fig. 214A, B). *Potamolithus catharinae* fue la especie más abundante de las dos especies identificadas del género, con 651 especímenes. Se registró en varias localidades de la Formación Sopas, y en la localidad del Holoceno. Se debe hacer notar que ambas especies de *Potamolithus* se registraron exclusivamente en la Formación Sopas y el Holoceno (esta especie), mientras que en la Formación Dolores solo se

encontraron unos restos fragmentados (identificados únicamente a nivel de género) en la localidad Cañada Nieto.

Medidas: Ejemplares FCDPI 9031, LC 5,651 mm, AnC 4,651 mm, E 0,873 mm, LUV 4,756 mm, LA 3,419 mm, AA 2,466 mm (figura 4.7J); LC 5,024 mm, AnC 3,989 mm, E 0,733 mm, LUV 4,292 mm, LA 3,105 mm, AA 1,849 mm (figura 4.7K).

Potamolithus lapidum (d'Orbigny, 1835)

Paludina lapidum (d'Orbigny, 1835)

Diagnosis original: “Conchilla cónico-trocoide, corta, gruesa, ligera, carinada, verdosa; espira cónica; ápice obtuso; suturas marginales; cinco vueltas; abertura subredondeada; labio grueso, (sub)replegado, pálido. Largo 5 mm, ancho 4 mm” (original en latín, d'Orbigny, 1835).

Material: FCDPI 2324 (un ejemplar), 2655 (27 ejemplares rotos), 8751 (25 ejemplares), 8755 (79 ejemplares), 8763 (23 ejemplares), 8796 (47 ejemplares), 8816 (ocho ejemplares), 8822 (seis ejemplares), 8904 (tres ejemplares), 9018 (un ejemplar), 9030 (31 ejemplares).

Ocurrencia geográfica y geológica: Río Arapey Grande, Paso del Potrero y Arroyo Itapebí Grande (Salto); Arroyo Tres Árboles (Río Negro); Arroyo Malo (Curtina, Tacuarembó). Formación Sopas.

Comentarios: Especie identificable por su espira baja, vueltas carenadas y abertura inclinada hacia la base de la conchilla. Los ejemplares identificados coinciden con la revisión de da Silva & Davis (1983) y son congruentes con la descripción original y la observación del lectotipo en Simone (2006: fig. 220). Esta especie se registró únicamente en la Formación Sopas. Ambas especies de *Potamolithus* (*P. catharinae* y *P.*

lapidum) se encuentran presentes hoy en día en la región. En el Cuaternario regional, *P. lapidum* se registra para la Formación Touro Passo de Brasil (Erthal et al., 2011).

Medidas: Ejemplares del lote FCDPI 9030, LC 3,845 mm, AnC 4,155 mm, E 0,511 mm, LUV 3,322 mm, LA 2,1 mm, AA 2,166 mm (figura 4.7L); LC 3,577 mm, AnC 3,777 mm, E 0,355 mm, LUV 3,255 mm, LA 1,957 mm, AA 1,6 mm (figura 4.7M).

Subclase Heterobranchia Burmeister, 1837

Superorden Hygrophila Férussac, 1822

Superfamilia Chilinoidea Dall, 1870

Familia Chilinidae Dall, 1870

Género *Chilina* Gray, 1828

Chilina parva Martens, 1868

Diagnosis original: “Conchilla globosa, bastante delicada, oscura, sin brillo a apenas brillante; espira plana, ápice inmerso; apenas tres vueltas, infladas. Abertura oval, redondeada en la parte inferior, angulosa en la parte superior; margen externo tenue, fino; columela muy dilatada, blanca, [con tres senos] (trisinuata), diente superior visible, engrosamiento dentiforme leve en la parte inferior; callo parietal visible, blanco. Largo $5 \frac{1}{2}$ - 6, diámetro mayor $4 \frac{1}{2}$ - 5, menor $3 \frac{1}{2}$, largo de abertura $4 \frac{1}{2}$, ancho 3 mm” (original en latín y alemán, Martens, 1868 :185).

Material: FCDPI 2293 (un ejemplar fragmentado), 6389 (cinco ejemplares), 8906 (un ejemplar), 8907 (un ejemplar fragmentado, especie en duda), 8908 (dos espiras con protoconcha).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Malo (Curtina, Tacuarembó); Arroyo Tres Árboles (Río Negro). Formación Sopas.

Comentarios: Los ejemplares completos corresponden con la descripción de *Chilina parva* Martens, 1868; en tanto que el ejemplar fragmentado probablemente corresponda a la misma especie, dado que fue colectado en el mismo nivel en que salieron los ejemplares completos. Los especímenes que presentan abertura tienen un único diente columelar en posición superior. Esta especie se encuentra presente actualmente en la región (Clavijo & Scarabino, 2013); para el Cuaternario se registró únicamente para dos localidades de la Formación Sopas.

Medidas: Ejemplar FCDPI 6389, LC 12,307 mm, AnC 8,101 mm, E 1,038 mm, LUV 11,271 mm, LA 8,717 mm, AA 4,568 mm (tabla 10, figuras 4.7N-Q).

Superfamilia Lymnaeoidea Rafinesque, 1815

Familia Physidae Fitzinger, 1833

Subfamilia Physinae Fitzinger, 1833

Género *Stenophysa* von Martens, 1898

Stenophysa marmorata (Guilding, 1828)

Aplexa marmorata Guilding, 1828

Descripción original: “Conchilla delgada, oval-oblonga, amarillo-anaranjada a negruzca, transparente, nítida, se oscurece

longitudinalmente hacia el pliegue; columelario ancho, pálido; abertura muchas veces purpurácea; espira sobresaliente, aguda; seis vueltas.” (original en latín, Guilding, 1828).

Material: FCDPI 8769 (cinco ejemplares), 8832 (un ejemplar muy fragmentado), 8941 (dos ejemplares juveniles), 8995 (dos ejemplares).

Ocurrencia geográfica y geológica: Cañada Nieto y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Algo similar a lo que ocurre con la especie anterior. Los ejemplares completos corresponden a la especie *Stenophysa marmorata* (Guilding, 1828; Núñez, 2011), mientras que los fragmentados se han determinado como *Stenophysa* sp. pero probablemente correspondan a la misma especie dado que fueron colectados en las mismas muestras que los ejemplares completos. *Stenophysa marmorata* está presente en la región actualmente. Para el Cuaternario se registró la especie únicamente en dos localidades de la Formación Dolores.

Medidas: En todos los casos, el largo de la conchilla (LC) es estimado al igual que el largo de la espira (E). Ejemplar FCDPI 8769, LC ~9,916 mm, AnC 5,373 mm, E ~1,313, LUV 8,603, LA 7,226 mm, AA 3,367 mm (figura 4.7R, S); ejemplares FCDPI 8995, LC ~16,248 mm, AnC 8,839 mm, E ~1,719 mm, LUV 14,529 mm, LA 11,18 mm, AA 4,798 mm (figura 4.7T, U); LC ~14,293 mm, AnC 7,916 mm, E ~1,596 mm, LUV 12,697 mm, LA 9,983 mm, AA 4,95 mm (figura 4.7V, W).

Familia Planorbidae Rafinesque, 1815

Subfamilia Ancylinae Rafinesque, 1815

Tribu Laevapicini Hannibal, 1912

Observaciones: Todos los ancílidos excepto los ejemplares de *Gundlachia* se asignaron tentativamente hasta poder asignar con más precisión las especies a partir de la observación de la microescultura de la protoconcha por microscopía de barrido. Las especies se asignaron a partir de las descripciones originales, ejemplares colectados previamente (Martínez & Rojas, 2004), material gráfico en Simone (2006) y Santos et al. (2020), y las revisiones de Lanzer (1996) y Santos (2006).

Género *Anisancylus* Pilsbry, 1924

Anisancylus cf. *A. obliquus* (Broderip, 1833)

Ancylus obliquus Broderip, 1833

Descripción original: “*Ancylus* con conchilla sub-ovalada, transparente, con estrías longitudinales muy pequeñas; punta del ápice oblicua. Long 4/12, largo 2/16 pulgadas.” (original en latín, Broderip, 1833).

Material: FCDPI 2591 (seis ejemplares), 8809 (un ejemplar), 8919 (dos ejemplares), 8982 (un ejemplar), 9029 (dos ejemplares).

Ocurrencia geográfica y geológica: Paso Colman (Curtina, Tacuarembó); Paso del Potrero y Arroyo Itapebí Grande (Salto). Formación Sopas. Cañada Nieto y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Los individuos de esta especie se caracterizan por una conchilla pateliforme, elevada, que forma un ángulo recto respecto a la base en la región posterior, el ápice agudo, curvado de posición posterior. Los ejemplares asignados a esta especie se corresponden con la descripción de Broderip (1833), y revisiones posteriores (Lanzer, 1996;

Santos, 2006). Esta especie está presente actualmente en Uruguay (Scarabino, 2004a; Clavijo & Scarabino, 2013), y para el Cuaternario se identificó tanto para la Formación Sopas, como para la Formación Dolores.

Medidas: Ejemplar FCDPI 2591, LC 4,955 mm, AnC 4,148 mm, AIC 3,023 mm (figura 4.8A, B).

Género *Gundlachia* Pfeiffer, 1849

Gundlachia sp.

Diagnosis original del género: “Conchilla pequeña, anciliforme, sin espiral, cónica oblicua, ápice inclinado hacia la parte posterior; lámina basal plana, cierra [la conchilla] horizontalmente en dos porciones; abertura en la parte anterior, horizontal, semicircular. Opérculo ausente.” (original en latín y alemán, Pfeiffer, 1849).

Material: FCDPI 9035 (1 adulto, 1 juvenil).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Malo (Curtina, Tacuarembó); Arroyo Itapebí Grande (Salto).

Comentarios: La “lámina basal plana” de la descripción de Pfeiffer (1849) corresponde al *septum*, estructura característica de este género (aunque no exclusiva) que permitió el reconocimiento de al menos dos ejemplares. Actualmente el género no está registrado para Uruguay de acuerdo con los listados más recientes (Scarabino, 2004a; Clavijo & Scarabino, 2013), pero sí está presente en buena parte de Brasil (Lanzer, 1996; Santos, 2003; Santos et al., 2020). Para el Cuaternario se identificaron dos

ejemplares en Arroyo Itapebí (SS04), uno de ellos juvenil con *septum*, y un registro bibliográfico para el Arroyo Malo (Martínez & Rojas, 2004).

Medidas: Ejemplar FCDPI 9035 (juvenil), LC 1,94 mm, AnC 1,038 mm, AIC 0,559 mm (figura 4.8C, D).

Género *Hebetancylus* Pilsbry, 1914

Hebetancylus cf. *H. moricandi* (d'Orbigny, 1837)

Ancylus moricandi d'Orbigny, 1837

Diagnosis original: “Conchilla oblonga, muy baja, delicada, frágil; epidermis marrón-verdosa; ápice dextrógiro muy obtuso; abertura ovalada, [ocupa toda la conchilla]; labio delgado.” (original en latín y francés, d'Orbigny, 1837).

Material: FCDPI 8767 (11 ejemplares), 8857 (seis ejemplares), 8987 (un ejemplar), 8992 (21 ejemplares).

Ocurrencia geográfica y geológica: Cañada Nieto, Cañada Farías, Arroyo El Bravío (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Especie con conchilla muy delicada, amplia, de espira baja, sin ornamentación. Se identificaron varios ejemplares que coinciden con la descripción de la especie y con las revisiones posteriores (Lanzer, 1996; Santos, 2003). La especie se encuentra presente actualmente en Uruguay (Scarabino, 2004a; Clavijo & Scarabino, 2013). Para el Cuaternario se identificó únicamente para la Formación Dolores.

Medidas: Ejemplar FCDPI 8992, debido a la fragilidad de las conchillas de esta especie, las fotografías y las medidas se tomaron solo en vista apical, LC 3,594 mm, AnC 2,503 mm (figura 4.8E).

Género *Uncancylus* Pilsbry, 1914

Uncancylus cf. *U. concentricus* (d'Orbigny, 1835)

Ancylus concentricus d'Orbigny, 1835

Diagnosis original: “Conchilla semi-ovalada, baja, delicada, transparente, blanco-verdosa, con estrías radiales, más visibles en la parte anterior; ápice recurvado, desplazado a la parte lateral derecha, agudo; abertura ovalada, ocupando toda la conchilla, bordes delgados. Largo 7 mm; altura 4 mm”. (original en latín y francés, d’Orbigny, 1835 :354).

Material: FCDPI 2100 (un ejemplar), 8797 (un ejemplar), 8858 (tres ejemplares), 8875 (un ejemplar fragmentado), 8957 (un ejemplar), 8963 (dos ejemplares y fragmentos), 8988 (un ejemplar), 8993 (27 ejemplares), 9013 (dos ejemplares), 9015 (tres ejemplares).

Ocurrencia geográfica y geológica: Paso del Potrero (Salto); Paso Colman (Curtina, Tacuarembó). Formación Sopas. Arroyo Gutiérrez Chico (Río Negro); Estancia Calcaterra, Arroyo El Bravío y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Los ejemplares pueden ser asignados tentativamente a esta especie, de acuerdo con la descripción original (d'Orbigny, 1835) y trabajos posteriores (Simone, 2006; Santos et al., 2020). Esta especie tiene una amplia distribución, y también presenta variabilidad

morfológica (Martín & Díaz, 2012) lo que puede dificultar la identificación en los fósiles. En general son de mayor tamaño respecto a otros ancílicos, la conchilla es ovalada, y el ápice recurvado hacia la región posterior y hacia el margen derecho de la conchilla (Santos et al., 2020). La especie está presente actualmente en Uruguay (Scarabino, 2004a; Clavijo & Scarabino, 2013), y para el Cuaternario se registró tanto en la Formación Sopas como en la Formación Dolores. En el Cuaternario regional, esta especie es citada para el Holoceno de la región pampeana de Argentina (De Francesco et al., 2013; Steffan et al., 2014; Pisano & Fucks, 2015).

Medidas: Ejemplares FCDPI 8993, LC 8,159 mm, AnC 3,91 mm, ALC 2,776 mm, LC 6,587 mm, AnC 3,117 mm (figuras 4.8F-H).

Subfamilia Planorbinae Rafinesque, 1815

Tribu Drepanotrematini Zilch, 1959

Género *Drepanotrema* Fischer & Crosse, 1880

Drepanotrema heloicum (d'Orbigny, 1835)

Planorbis heloicus d'Orbigny, 1835

Descripción original: “Conchilla discoidal, baja, delicada, estriada, córnea, por encima y por debajo plano-cóncava, periferia [contorno] redonda; cinco vueltas; suturas profundas; abertura redonda, oblicua. Altura 1 ½ mm, diámetro 8 mm.” (original en latín, d'Orbigny, 1835 :27).

Material: FCDPI 8774 (17 ejemplares), 8785 (dos ejemplares), 8831 (un ejemplar), 8861 (nueve ejemplares), 8936 (dos ejemplares), 8981 (un ejemplar), 9004 (un ejemplar).

Ocurrencia geográfica y geológica: Cañada Nieto, Cañada Fariás y Estancia Calcaterra (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Los materiales identificados corresponden con la descripción original de d'Orbigny (1835) y lectotipo de la especie en Simone (2006: fig. 305A). Presentan una conchilla de pequeño tamaño, discoidal, de vueltas redondeadas, líneas de crecimiento notorias, abertura oblicua sub redondeada. Actualmente la especie está presente en la región (Scarabino, 2004a; Clavijo & Scarabino, 2013). Para el Cuaternario sólo se la registró en la Formación Dolores. En el Cuaternario regional, esta especie se registra para la cuenca del Río Salado de Argentina (Pisano & Fucks, 2015).

Medidas: Ejemplar FCDPI 8774, AnC 4,124 mm, AA 1,182 mm, LA 1,333 mm (figuras 4.8I-K).

Drepanotrema kermatoides (d'Orbigny, 1835)

Planorbis kermatoides d'Orbigny, 1835

Descripción original: “Conchilla discoidal, muy baja, frágil, estriada, córnea, zona superior plano-convexa, zona inferior plano cóncava, carinada en la periferia; siete vueltas; suturas planas; abertura angulada, oblicua. Alto 1 $\frac{3}{4}$ mm, diámetro 13 mm.” (original en latín, d'Orbigny, 1835 :27).

Material: FCDPI 8860 (dos ejemplares), 9000 (nueve ejemplares).

Ocurrencia geográfica y geológica: Cañada Nieto y Cañada Fariás (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Esta especie de *Drepanotrema* tiene una conchilla muy distinguible, presenta una carena muy marcada en todo el contorno de las vueltas, la región umbilical es plana hacia al margen y ligeramente cóncava hacia el centro, mientras que la apical es convexa. Los ejemplares identificados se corresponden con la descripción original (d'Orbigny, 1835), revisión de la especie de Rumi et al. (1997) y sintipo de la especie en Simone (2006: fig. 306A). Actualmente se encuentra presente en la región (Scarabino, 2004a; Clavijo & Scarabino, 2013). Al igual que la especie *D. heloicum*, esta solo fue registrada para la Formación Dolores. A nivel regional, se encuentra en el Holoceno de la región pampeana de Argentina (Steffan et al., 2014).

Medidas: Ejemplar FCDPI 9000, AnC 1,571 mm, AA 0,693 mm, LA 0,444 mm (figuras 4.8L-M).

Tribu Helisomatini Baker, 1928

Género *Biomphalaria* Preston, 1910

Biomphalaria peregrina (d'Orbigny, 1835)

Planorbis peregrinus d'Orbigny, 1835

Descripción original: “Conchilla baja, delicada, corneo-verdosa, poco frágil, zona superior plana, zona inferior cóncava, [con] forma de embudo; ombligo grande; cinco vueltas; suturas profundas; abertura redondeada, oblicua. Altura 4 mm, diámetro 13 mm.” (original en latín, d'Orbigny, 1835 :26-27).

Material: FCDPI 2097 (17 ejemplares), 2589 (siete ejemplares), 8770 (85 ejemplares), 8776 (76 ejemplares), 8784 (cuatro ejemplares), 8791 (dos ejemplares), 8840 (un ejemplar), 8862 (77 adultos y 46 juveniles), 8882

(un ejemplar fragmentado), 8884 (tres ejemplares), 8892 (dos ejemplares), 8914 (un ejemplar), 8938 (48 ejemplares), 8939 (15 ejemplares), 8961 (un ejemplar), 8975 (tres ejemplares), 8979 (un ejemplar y fragmentos).

Ocurrencia geográfica y geológica: Paso Colman (Curtina, Tacuarembó). Formación Sopas. Arroyo Gutiérrez Chico (Río Negro); Cañada Nieto, Estancia Calcaterra, Cañada La Paraguaya, Arroyo Perdices y Cañada Farías (Dolores, Soriano); Jones 2 (Canelones). Formación Dolores.

Comentarios: Las especies del género *Biomphalaria* poseen una conchilla simple, planoespiral, y en general considerada no informativa a la hora de identificar especies (Paraense & Deslandes, 1959; Luz et al., 1998; Spatz et al., 1999; Vidigal et al., 2000, 2004; DeJong et al., 2001). A su vez, algunas de las especies de este género están largamente estudiadas por su participación en el ciclo de vida del parásito *Schistosoma mansoni* (e.g. Paraense, 1970; Paraense, 1975; DeJong et al., 2001; Jarne et al., 2011). Más allá de lo poco informativo de la conchilla, las dos especies reconocidas para el Cuaternario de Uruguay tienen características propias que permiten su identificación. Los ejemplares se corresponden con la especie *Biomphalaria peregrina* por su conchilla con vueltas redondeadas, y tanto la zona apical como umbilical están ligeramente deprimidas (d'Orbigny, 1835; Simone, 2006). Esta especie fue la más abundante de las dos de *Biomphalaria* identificadas, y se registró en la mayoría de las localidades de la Formación Dolores, y únicamente en Paso Colman de la Formación Sopas. En el Cuaternario regional, esta especie se encuentra en el Cuaternario de las regiones andina y pampeana de Argentina (De Francesco et al., 2007; De Francesco et al., 2013; Steffan et al., 2014; Pisano & Fucks, 2015).

Medidas: Ejemplar FCDPI 8840 AnC 9,496 mm, AA 3,238 mm (figura 4.9A, B); ejemplares FCDPI 2097 AnC 8,706 mm, AA 2,519 mm, AnC 10,792 mm, AA 3,454, AnC 10,216 mm, AA 3,238 mm (figuras 4.9C-H); ejemplares FCDPI 8791 AnC 10,688 mm, AA 3,641 mm, LA 3,653 mm, AnC 17,461mm, AA 5,931 mm, LA 5,928 mm (figuras 4.9I-N).

Biomphalaria tenagophila (d'Orbigny, 1835)

Planorbis tenagophilus d'Orbigny, 1835

Descripción original: “Conchilla baja, delicada, córnea, castaña, estrías tenues, zona superior plano-cóncava, algo carenada; zona inferior carenada, ampliamente umbilicada, con forma de embudo; cinco vueltas; suturas angulosas, profundas; abertura oblicua, [con forma de] semi luna, Altura 8 mm, diámetro 16 mm.” (original en latín, d’Orbigny, 1835: 26).

Material: FCDPI 2127 (un ejemplar), 8874 (un ejemplar), 8915 (dos ejemplares), 8978 (un ejemplar), 8997 (nueve ejemplares), 9001 (11 ejemplares juveniles).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Catalán Grande (Paso Urumbeba, Artigas). Formación Sopas. Arroyo El Bravío, Cañada Nieto y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Los ejemplares se corresponden con la descripción original de la especie y posteriores (d’Orbigny, 1835, Olazarri, 1981a; Luz et al., 1998; Jarne et al., 2011) y ejemplares actuales colectados en campo (s/n). Esta especie es diferente de la anterior por presentar una carena marcada que se ubica tanto en el margen superior cómo en el inferior de las vueltas, más notoria en el margen inferior, y en general también tiene

una conchilla relativamente más gruesa que *B. peregrina*. En el Cuaternario se registró en varias localidades de la Formación Dolores, y únicamente en la localidad del Arroyo Catalán Grande de la Formación Sopas (registro en colección, FCDPI 2127). En la región, está registrada para el Holoceno del Río Luján (Prieto et al., 2004).

Medidas: Ejemplar FCDPI 8978 AnC 11,903 mm, AA 3,44 mm, LA 5,033 mm (figura 4.9O-Q); ejemplares FCDPI 8997 AnC 12,324 mm, AA 3,659 mm, LA 5,996 mm, AnC 5,212 mm, AA 1,995 mm, LA 3,648 mm (figuras 4.9R-W).

Superorden Eupulmonata Haszprunar & Huber, 1990

Orden Stylommatophora Schmidt, 1855

Suborden Scolodontina Baker, 1925

Superfamilia Scolodontoidea Baker, 1925

Familia Scolodontidae Baker, 1925

Subfamilia Tamayoinae Tillier, 1980

Género *Miradiscops* Baker, 1925

Miradiscops cf. *M. brasiliensis* (Thiele, 1927)

Microhappia brasiliensis Thiele, 1927

Descripción original: “Conchilla muy pequeña, ampliamente umbilicada, abultada en la parte superior, con 4-5 vueltas redondas, densamente estriada; abertura con forma general de media luna (...) Conchilla con muchas estrías estilo costillas, sin pequeñas fosas o nódulos”. (original en alemán e inglés, Thiele, 1927; Thiele, 1929-1935).

Material: FCDPI 8847 (un ejemplar), 8850 (un ejemplar), 8937 (un ejemplar), 9003 (cuatro ejemplares).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo El Bravío, Cañada Nieto y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: La mayoría de los Scolodontidae es de difícil reconocimiento cuando no se cuenta con partes blandas (Miquel & Bellosi, 2007; Miquel et al., 2007; Miquel & Aguirre, 2011). Los ejemplares sin duda corresponden a la familia (Baker, 1925) por el pequeño tamaño, líneas de crecimiento notorias y ápice apenas elevado, pero luego coinciden con dos especies diferentes, por un lado a la que finalmente fueron asignados: *Miradiscops brasiliensis* (Thiele, 1927), y por otro coinciden parcialmente con la descripción de *Scolodonta eliseoduartei* (Weyrauch, 1966). La diferencia de nuestros materiales con esta última es que Weyrauch (1966) describe ornamentación espiral muy fina, perpendicular a las líneas de crecimiento, ausente en los restos fósiles. Adicionalmente, si bien esta especie está descripta para Uruguay (el holotipo procede del Cerro de las Ánimas, Departamento de Maldonado), desde la descripción original no se han realizado nuevos registros de la especie (Clavijo & Scarabino, 2013). Por otro lado, *M. brasiliensis* sí se ha encontrado recientemente (Scarabino, 2003; Clavijo & Scarabino, 2013). En el Cuaternario regional, esta especie se registra para la cuenca del Río Salado (Pisano & Fucks, 2015) y el Holoceno de Argentina (Steffan et al., 2014).

Medidas: Ejemplar FCDPI 9003 AnC 1,669 mm, LC 0,835 mm, AA 0,658 mm, LA 0,614 mm; ejemplar FCDPI 8937 AnC 4,633 mm, LC 2,144 mm, AA 1,914 mm, LA 1,813 mm (figura 4.10A-C).

Suborden Helicina [“Non-Achatinoid Clade”] Bouchet et al., 2017

Infraorden Succineoidei [Elasmognatha] Bouchet et al., 2017

Superfamilia Succineoidea Beck, 1837

Familia Succineidae Beck, 1837

Subfamilia Succineinae Beck, 1837

Género *Omalonyx* d'Orbigny, 1838

Omalonyx convexus (Martens, 1868)

Succinea (Pellicula) convexa Martens, 1868

Descripción original: “Conchilla oval, convexa, groseramente estriada, moderadamente transparente, amarillenta; espira corta, elevada; dos vueltas; columela callosa, torcida; paredes aperturales con escasos apéndices, plegados; abertura oblongo-oval; peristoma simple, margen externo subsinuoso en la parte superior. Largo 12, diámetro mayor 7, menor 4 ½, largo abertura 11 mm.” (original en latín y alemán, von Martens, 1868 :183).

Material: FCDPI 8786 (un ejemplar).

Ocurrencia geográfica y geológica: Estancia Calcaterra (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: El ejemplar coincide con la descripción de Martens (1868), salvo que la estriación es más delicada que lo allí establecido, y es identificable con otros ejemplares de la especie (Simone, 2006; Arruda & Thomé, 2011). El espécimen tiene una espira corta, de una vuelta y media, abertura ovalada, grande, que ocupa todo el largo de la conchilla (LC), estriación delicada. Se encuentra actualmente en la región (Sur de Brasil, Argentina y Uruguay) (Scarabino, 2003; Arruda & Thomé, 2011; Arruda & Barker, 2020) y para el Cuaternario se registró en la Formación Dolores.

Medidas: Ejemplar FCDPI 8786 LC 9,691 mm, AnC 5,656 mm, E 1,207 mm, LUV 9,107 mm, LA 8,525 mm, AA 5,134 mm (figura 4.10D-E).

Género *Succinea* Draparnaud, 1801

Succinea meridionalis d'Orbigny, 1837

Succinea oblonga d'Orbigny, 1837

Succinea meridionalis d'Orbigny, 1837

Descripción original: “Conchilla oval-oblonga, frágil, subestriada irregularmente y longitudinalmente, blancuzca a ambarina; cuatro vueltas convexas; suturas excavadas; abertura apenas más grande que la espira” (original en latín, d'Orbigny, 1837 :231-232, 711).

Material: FCDPI 8789 (dos ejemplares), 8916 (un ejemplar), 8940 (dos ejemplares), 8962 (un ejemplar), 8969 (un ejemplar), 8980 (dos ejemplares), 9002 (un ejemplar juvenil).

Ocurrencia geográfica y geológica: Cañada Nieto, Estancia Calcaterra y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Los ejemplares se corresponden con la descripción original de la especie (d'Orbigny, 1837), y las figuras de otros autores (Simone, 2006: pp. 236; Steffan et al., 2014: fig. 4). *Succinea meridionalis* es una especie muy extendida, y los succineidos en general tienen una distribución global (Arruda & Barker, 2020). La especie se encuentra actualmente presente en la zona. En el caso del Cuaternario de Uruguay, se la registró únicamente para la Formación Dolores. En la región, la especie se encuentra en el Cuaternario pampeano y andino de Argentina

(De Francesco et al., 2007; De Francesco et al., 2013; De Francesco & Hassan, 2013; Steffan et al., 2014; Pisano & Fucks, 2015).

Medidas: Ejemplar FCDPI 8789 LC 7,814 mm, AnC 5,256 mm, E 0,836 mm, LUV 7,059 mm, LA 5,629 mm, AA 3,231 mm (figura 4.10F, G).

Infraorden [Sin asignar] clado de posición incierta (ver Bouchet et al., 2017)

Superfamilia Punctoidea Morse, 1864

Familia Charopidae Hutton, 1884

Subfamilia Trachycystinae Schileyko, 1986

Género *Zilchogyra* Weyrauch, 1965

Zilchogyra costellata (d'Orbigny, 1835)

Helix costellata d'Orbigny, 1835

Descripción original: “Conchilla redondo-convexa, umbilicada, baja, delicada, con costillas, oscura; espira obtusa, cinco vueltas; abertura redonda; labio delicado, afilado. Longitud 3 mm, alto 2 mm.” (original en latín, d'Orbigny, 1835 :5).

Material: FCDPI 8965 (un ejemplar), 9019 (un ejemplar).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Itapebí Grande (Salto). Formación Sopas. Estancia Calcaterra (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Ambos ejemplares pueden ser asignados a la especie de acuerdo con la descripción original (d'Orbigny, 1835), y con otros materiales gráficos (Steffan et al., 2014: fig. 4). La mayor característica es

la ornamentación que consta de costillas axiales paralelas, poco oblicuas. Actualmente la especie se encuentra presente en Uruguay (Scarabino, 2003; Clavijo & Scarabino, 2013). Para el Cuaternario se registró un ejemplar en cada unidad (Sopas y Dolores). En la región está registrada para el Holoceno pampeano de Argentina (Steffan et al., 2014).

Medidas: Ejemplar FCDPI 8965, AnC 2,787 mm, AA 0,718 mm (figura 4.10H).

Infraorden Orthalicoidei Bouchet et al., 2017

Superfamilia Orthalicoidea von Martens, 1860

Familia Bulimulidae Tryon, 1867

Subfamilia Bulimulinae Tryon, 1867

Género *Bulimulus* Leach, 1814

Bulimulus rushii Pilsbry, 1897

Descripción original: “Conchilla umbilicada, globosa-ovalada, bastante delgada pero sólida, clara amarillenta. Superficie con líneas de crecimiento inconspicuas y extremadamente finas, estrechas estrías espirales incisas, solo visibles sobre la periferia. Espira muy corta, cónica, ápice obtuso. Apenas más de 6 vueltas, moderadamente convexas, la sutura poco profunda pero bien marcada. Abertura apenas oblicua, oval, apenas más de la mitad del total del largo de la conchilla; peristoma simple, sin expandir, el margen columelar en general dilatado en la parte superior. Altura $19 \frac{1}{3}$, diámetro 14 mm, altura de la abertura 10 mm.” (original en inglés, Pilsbry, 1897 :18).

Material: FCDPI 2290 (un ejemplar).

Ocurrencia geográfica y geológica: Arroyo Malo (Curtina, Tacuarembó). Formación Sopas.

Comentarios: El material corresponde con la descripción de la especie (Pilsbry, 1897), y coincide también con ejemplares de la misma especie descritos en otros trabajos (Simone, 2006; Cabrera et al., 2021). Por ahora es el único registro de esta especie para el Cuaternario de Uruguay, y corresponde a la Formación Sopas. Actualmente la especie se encuentra en la región.

Medidas: Ejemplar FCDPI 2290, LC 21,992 mm, AnC 15,001 mm, E 4,417 mm, LUV 17,526 mm, LA 12,443 mm, AA 7,736 mm (figura 4.10I, J).

Familia Odontostomidae Pilsbry & Vanatta, 1898

Género *Plagiodontes* Doering, 1876

Plagiodontes dentatus (Wood, 1828)

Pupa dentata Wood, 1828

Descripción original: No tiene (Wood, 1828: 50, pl. 8 fig. 71).

Descripción (Pizá & Cazzaniga, 2003): “Conchilla de 15-23 mm de largo, 7-10 mm de ancho, profundamente perforada, estriada, ovalada, marcada con líneas de crecimiento (...) 6-8 vueltas convexas, la espira es aproximadamente el 15% del largo total de la conchilla, cónica, con ápice obtuso. La protoconcha tiene estrías onduladas (...), apenas cruzadas por líneas espirales en animales jóvenes. Abertura 6-9 mm de largo, 5-8 mm de ancho, subvertical ovalada, con 9-14 dientes (lamelas + pliegues) (...).

Una lamela parietal profunda con forma de L o C; la parte externa de este diente es algo cuadrada y generalmente se une con el pequeño, comprimido diente angular. Una lamela columelar desplegada y parcialmente vertical, que es el diente más grande cerrando la abertura. Un pliegue basal, en el límite entre el labio externo (palatal) y el labio interno (columelar), es pequeño y comprimido agudamente. Uno a tres (usualmente dos) pliegues subpalatales, en la zona derecha del pliegue basal, son paralelos, iguales o semi-iguales en tamaño. Una lamela transversa bien desarrollada, detrás de los pliegues sub-basales. Una lamela suprapalatal, girada hacia adentro, en el medio del labio externo, casi tan larga como la lamela columelar. Dos dientes suprapalatales, conectados a su base. Peristoma engrosado y estrechamente replegado en adultos.” (original en inglés, Pizá & Cazzaniga, 2003).

Material: FCDPI 8787 (un ejemplar), 8839 (un ejemplar), 8841 (un ejemplar), 8977 (un ejemplar).

Ocurrencia geográfica y geológica: Estancia Calcaterra, Cañada La Paraguaya y Cañada Farías (Dolores, Soriano). Formación Dolores.

Comentarios: Los ejemplares se corresponden con las figuras de la descripción original (Wood, 1828), y con la descripción de Pizá & Cazzaniga (2003), también con material actual colectado en campo y con otras referencias bibliográficas (Simone, 2006). La especie se encuentra hoy en día en el territorio uruguayo (Scarabino, 2003; Clavijo & Scarabino, 2013). Para el Cuaternario se registró únicamente para la Formación Dolores.

Medidas: Ejemplar FCDPI 8977 LC 18,611 mm, AnC 8,78 mm, E 6,723 mm, LUV 12,059 mm, LA 7,5 mm, AA 6,278 mm (figura 4.10K); ejemplar FCDPI 8839 LC 17,729 mm, AnC 7,556 mm, E 6,779 mm, LUV 10,84 mm, LA 6,778 mm, AA 4,725 mm (figura 4.10L).

Tabla 10. Medidas en milímetros (mm) de las especies de gasterópodos (figuras 4.6-4.10) organizados por morfología. Abreviaciones: LC: largo conchilla, AnC ancho, E espira, LUV largo última vuelta, LA largo apertura, AA ancho apertura, AIC alto conchilla.

	Conoespirales					
	LC	AnC	E	LUV	LA	AA
<i>Asolene platae a</i>	13,082	10,901	1,446	11,69	9,704	6,494
<i>Asolene platae b</i>	13,059	10,845	1,372	11,58	10,063	6,086
<i>Asolene spixii</i>	12,7	13,89	2,14	11,91	9,52	7,46
<i>Pomacea canaliculata a</i>	49,991	45,508	4,29	46,521	38,802	27,138
<i>Pomacea canaliculata b</i>	37,137	34,075	3,469	34,483	28,566	21,02
<i>Pomacea lineata</i>	34,48	27,528	5,973	28,31	20,149	15,39
<i>Heleobia cf. H. australis a</i>	6,135	3,113	2,135	3,98	2,361	1,578
<i>Heleobia cf. H. australis b</i>	5,753	2,887	1,982	3,794	2,103	1,515
<i>Heleobia cf. H. australis c</i>	5,734	2,928	2,021	3,681	2,309	1,526
<i>Heleobia cf. H. australis d</i>	5,057	2,495	1,887	3,167	2,062	1,402
<i>Heleobia cf. H. parchappii</i>	4,341	1,943	1,75	2,568	1,364	0,943
<i>Heleobia cf. H. piscium a</i>	4,01	1,981	1,677	2,334	1,333	1,051
<i>Heleobia cf. H. piscium b</i>	4,134	2,162	1,243	2,92	1,505	1,051
<i>Heleobia robusta a</i>	5,272	3,653	1,017	4,22	3,156	1,884
<i>Heleobia robusta b</i>	3,55	2,509	0,601	2,936	2,139	1,318
<i>Potamolithus catharinae a</i>	5,651	4,651	0,873	4,756	3,419	2,466
<i>Potamolithus catharinae b</i>	5,024	3,989	0,733	4,292	3,105	1,849
<i>Potamolithus lapidum a</i>	3,845	4,155	0,511	3,322	2,1	2,166
<i>Potamolithus lapidum b</i>	3,577	3,777	0,355	3,255	1,957	1,6
<i>Chilina parva a</i>	12,307	8,101	1,038	11,271	8,717	4,568
<i>Chilina parva b</i>	11,162	7,128	0,91	9,999	8,604	3,657
<i>Chilina parva c</i>	10,623	7,017	0,786	9,948	8,414	3,47
<i>Chilina parva d</i>	13,529	9,812	1,162	12,482	10,427	5,368
<i>Stenophysa marmorata 8769</i>	~9,916	5,373	~1,313	8,603	7,226	3,367
<i>Stenophysa marmorata 8995 a</i>	~16,248	8,839	~1,719	14,529	11,18	4,798
<i>Stenophysa marmorata 8995 b</i>	~414,293	7,916	~1,596	12,697	9,983	4,95
<i>Omlaonyx convexus</i>	9,691	5,656	1,207	9,107	8,525	5,134
<i>Succinea meridionalis</i>	7,814	5,256	0,836	7,059	5,629	3,231
<i>Bulimulus rushi</i>	21,992	15,001	4,417	17,526	12,443	7,736
<i>Plagiodontes dentatus 8977</i>	18,611	8,78	6,723	12,059	7,5	6,278
<i>Plagiodontes dentatus 8839</i>	17,729	7,556	6,779	10,84	6,778	4,725

Pateliformes			
	LC	AnC	AIC
<i>Anisancylus</i> cf. <i>A. obliquus</i>	4,955	4,148	3,023
<i>Gundlachia</i> sp.	1,94	1,038	0,559
<i>Hebetancylus</i> cf. <i>H. moricandi</i>	3,594	2,503	-
<i>Uncancylus</i> cf. <i>U. concentricus</i> a	8,159	3,91	2,776
<i>Uncancylus</i> cf. <i>U. concentricus</i> b	6,587	3,117	-

Planoespirales				
	AnC	AA	LA	LC
<i>Drepanotrema heloicum</i>	4,124	1,182	1,333	-
<i>Drepanotrema kermatoides</i>	1,571	0,693	0,444	-
<i>Biomphalaria peregrina</i> 8840	9,496	3,238	-	-
<i>Biomphalaria peregrina</i> 2097 a	8,706	2,519	-	-
<i>Biomphalaria peregrina</i> 2097 b	10,792	3,454	-	-
<i>Biomphalaria peregrina</i> 2097 c	10,216	3,238	-	-
<i>Biomphalaria peregrina</i> 8791 a	10,688	3,641	3,653	-
<i>Biomphalaria peregrina</i> 8791 b	17,461	5,931	5,928	-
<i>Biomphalaria tenagophila</i> 8978	11,903	3,44	5,033	-
<i>Biomphalaria tenagophila</i> 8997 a	12,324	3,659	5,996	-
<i>Biomphalaria tenagophila</i> 8997 b	5,212	1,995	3,648	-
<i>Miradiscops brasiliensis</i> 9003	1,669	0,658	0,614	0,835
<i>Miradiscops brasiliensis</i> 8937	4,633	1,914	1,813	2,144
<i>Zilchogyra costellata</i>	2,787	0,718	-	-

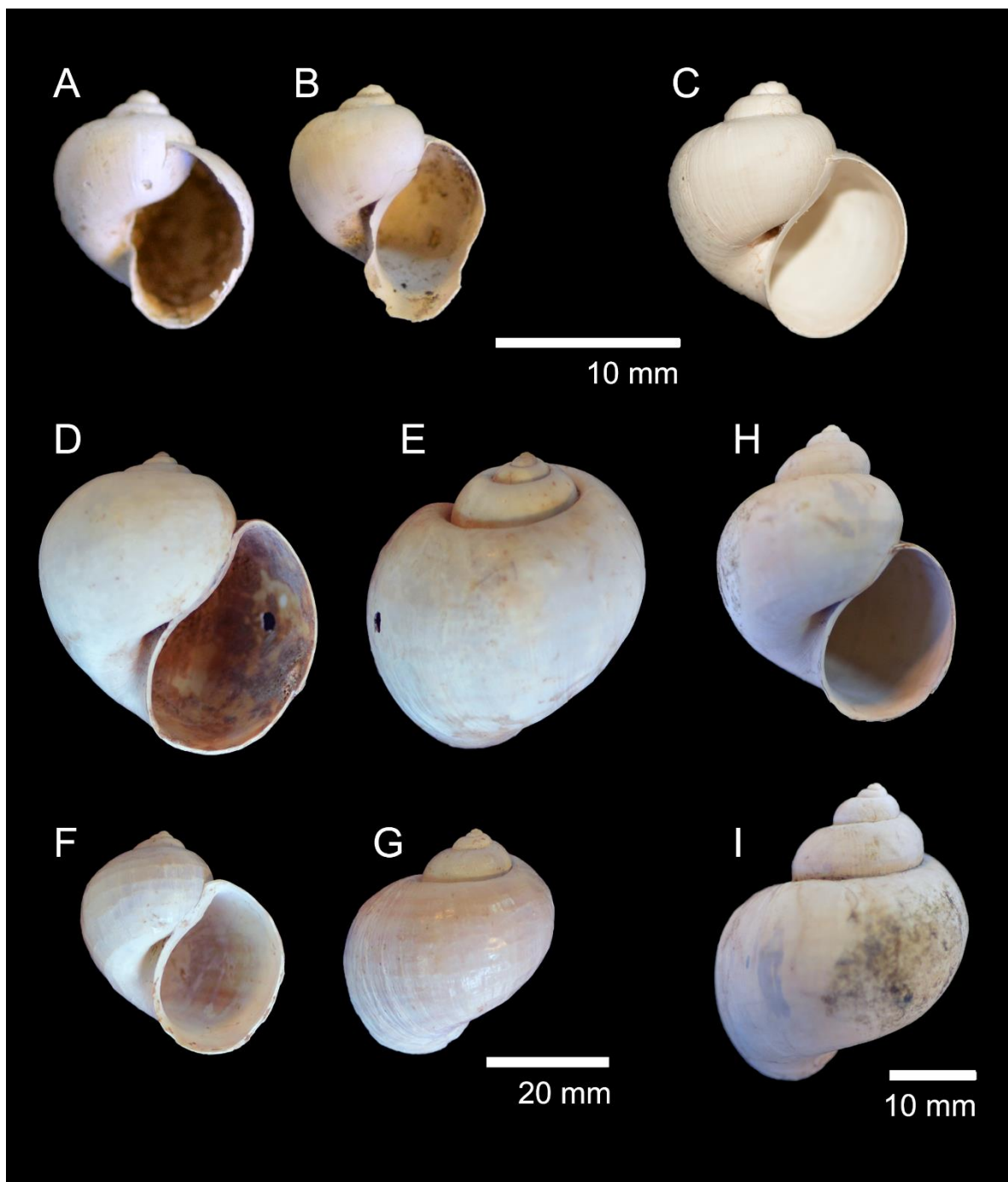


Figura 4.6. **A-B** *Asolene platae* FCDPI 8768; **C** *Asolene spixii* FCDPI 8974; **D-G** *Pomacea canaliculata* FCDPI 7193, **D, F** vista apertural, **E, G** vista posterior; **H-I** *Pomacea lineata* FCDPI 8970, **H** vista apertural, **I** vista posterior.

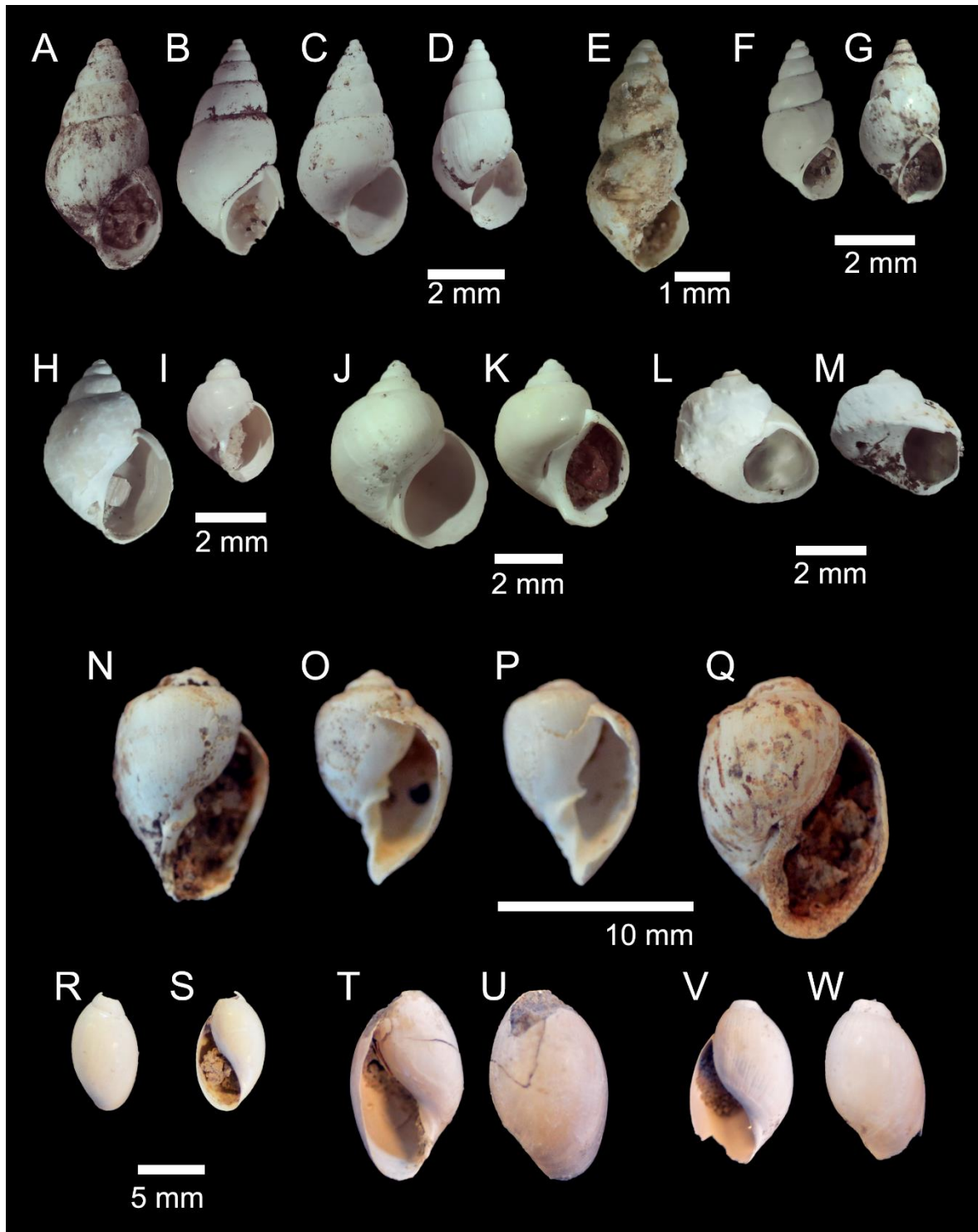


Figura 4.7. A-D *Heleobia* cf. *H. australis* FCDPI 9032; E *H.* cf. *parchappii* FCDPI 8811; F-G *H.* cf. *piscium* FCDPI 9033; H-I *H. robusta* FCDPI 8935; J-K *Potamolithus catharinae* FCDPI 9031; L-M *P. lapidum* FCDPI 9030; N-Q *Chilina parva* FCDPI 6389; R-W *Stenophysa marmorata*, R-S ejemplar FCDPI 8769 vista posterior y apertural, T-W ejemplares del lote FCDPI 8995, vista apertural y vista posterior.



Figura 4.8. **A-B** *Anisancylus obliquus* FCDPI 2591, **A** vista apical, **B** vista lateral derecha; **C-D** *Gundlachia* sp. (juvenil) FCDPI 9035, **C** vista apical, **D** vista basal-derecha con detalle del septum y su abertura; **E** *Hebetancylus moricandi* FCDPI 8992; **F-H** *Uncancylus concentricus* FCDPI 8993, **F-G** vista apical, **H** vista lateral derecha de **F**; **I-K** *Drepanotrema heloicum* FCDPI 8774; **I** vista apical, **J** vista umbilical, **K** vista apertural; **L-N** *D. kermatoides* FCDPI 9000, **L** vista apical, **M** vista umbilical, **N** vista apertural.

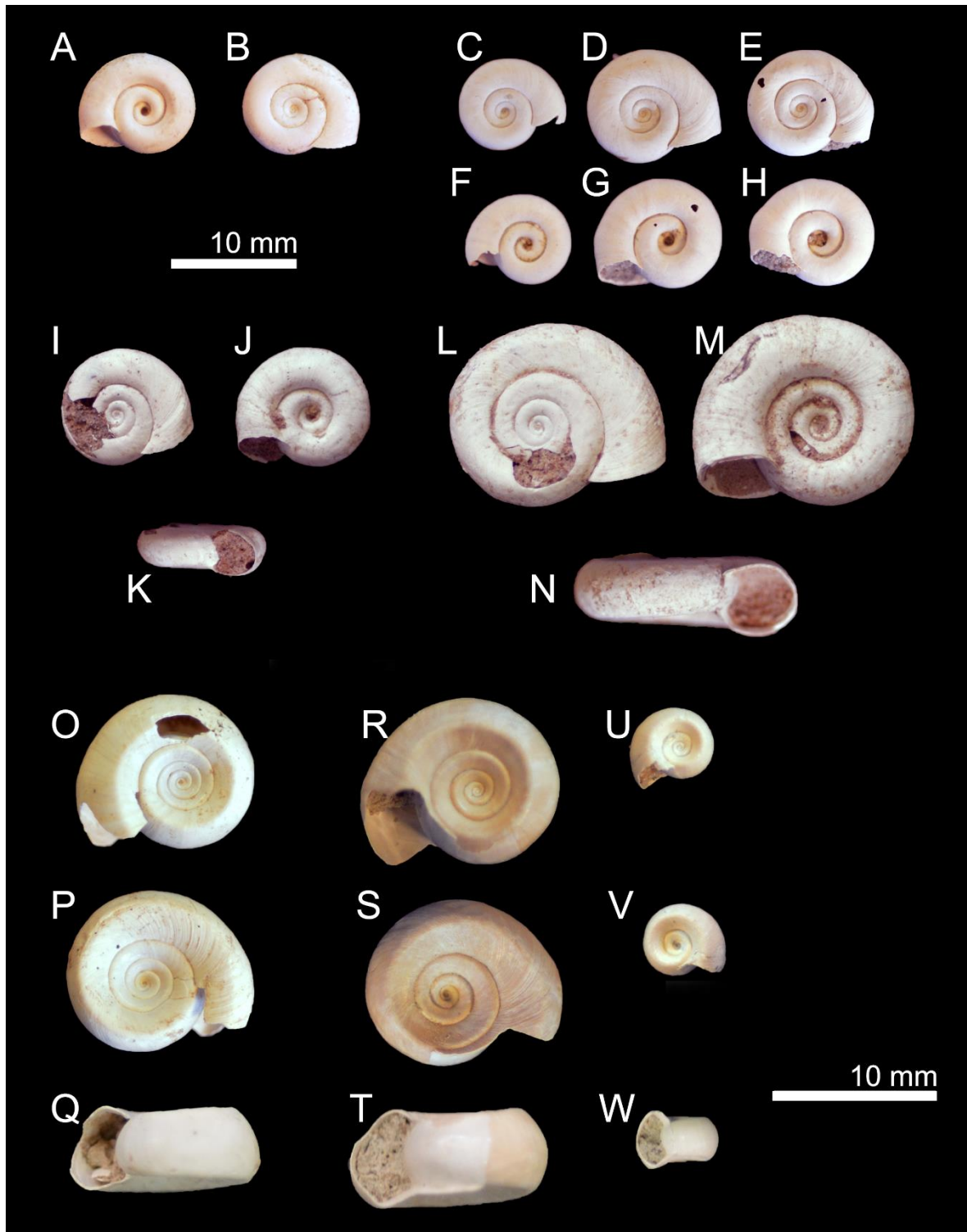


Figura 4.9. A-N *Biomphalaria peregrina*, A-B FCDPI 8840, A vista apical, B vista umbilical; C-H FCDPI 2097, C-E vista apical, F-H vista umbilical; I-N dos ejemplares de lote FCDPI 8791, I, L vista apical, J, M vista umbilical, K, N vista apertural; O-W *Biomphalaria tenagophila*, O-Q FCDPI 8977, O vista apical, P vista umbilical, Q vista apertural, R-W dos ejemplares del lote FCDPI 8997, R, U vista apical, S, V vista umbilical, T, W vista apertural.

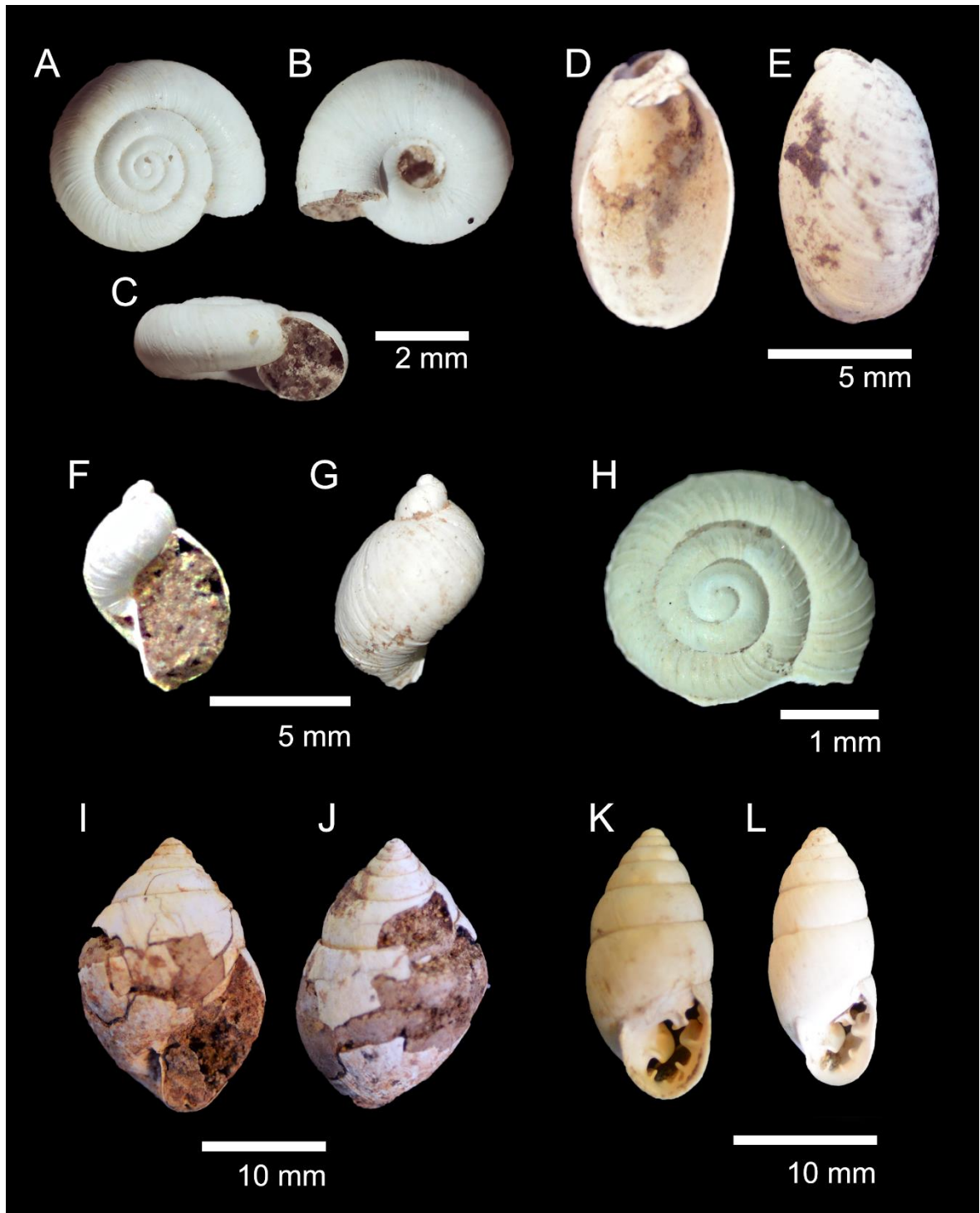


Figura 4.10. A-C *Miradiscops brasiliensis* FCDPI 8937, A vista apical, B vista umbilical, C vista apertural; D-E *Omalonyx convexus* FCDPI 8786, D vista apertural, E vista posterior; F-G *Succinea meridionalis* FCDPI 8789, F vista apertural, G vista posterior; H *Zilchogyra costellata* FCDPI 8965 vista apical; I-J *Bulimulus rushi* FCDPI 2290, I vista apertural, J vista posterior; K-L *Plagiodontes dentatus*, K ejemplar FCDPI 8977 vista apertural, L ejemplar FCDPI 8839 vista apertural.

Otros fósiles

Si bien el énfasis de la tesis es exclusivamente en los moluscos, se destacan algunos registros de otros grupos taxonómicos identificados durante el análisis de las muestras en el laboratorio o colectados en campo. Algunos de estos registros se realizan por primera vez para el Cuaternario continental de Uruguay.

Decapoda

Se identificó un dactylus de decápodo en la localidad Paso del Potrero de la Formación Sopas (figura 4.11A-C). Este material es el primer registro de fósil de cuerpo de Decapoda para el Cuaternario continental de Uruguay. De acuerdo con su morfología corresponde a un dactylus de quela anterior izquierda, pero debido al desgaste que presenta, y por no poseer otros caracteres diagnósticos aún, no se ha podido determinar si corresponde al género *Parastacus* Huxley, 1869 (Parastacidae) o a *Trichodactylus* Latreille, 1828 (Trichodactylidae). Se descarta el género *Aegla* Leach, 1820 (Aeglidae) del que difiere en la forma, y en la presencia de dientes grandes sobre la superficie cortante (la cara dorsal no está preservada); dichos dientes son los que lo ubican en alguno de los otros dos géneros. El material preserva parte de la zona de articulación, con dos cóndilos articulares preservados. El ejemplar fue comparado con ejemplares actuales de *Parastacus*, *Aegla* y *Trichodactylus*.

Tanto *Parastacus* como *Trichodactylus* están presentes hoy en día en la región, habitando ambientes de agua dulce, lóticos (ambos géneros) y lénticos (sólo *Parastacus*) (Verdi, 2007; Mossolin & Mantelatto, 2008; Collins et al., 2011; Almerao et al., 2014; Ribeiro, 2017; Ribeiro et al., 2017; Huber et al., 2018).

Ostracoda

En los residuos de tamiz de las muestras de las localidades Cañada Nieto y Farías Atrás 2 (Formación Dolores), se recuperaron restos de ostrácodos. Si bien el estado de preservación de varios de los ejemplares no permitió una identificación adecuada, de acuerdo con la ornamentación externa de uno de los morfotipos (figura 4.11D), la forma de las valvas (figuras 4.11E) y el patrón de las cicatrices de inserción de los músculos (figura 4.11F) permite asignar al conjunto tentativamente a la superfamilia de ostrácodos dulceacuícolas Cypridoidea (Ostracoda, Podocopa) (Horne et al., 2002; Martens et al., 2008).

Vertebrata

Durante las prospecciones en campo se identificaron en varias localidades algunos restos de macrovertebrados, principalmente mamíferos, correspondientes a taxones ya registrados en la literatura (ver Introducción). Se destacan los restos de una tortuga de gran tamaño (aff. *Geochelone*) en la localidad de la Estancia Calcaterra (punto “Tortuga”, Formación Dolores) colectada por aficionados locales, y una cola de *Glyptodon reticulatus* en el punto de Cañada Nieto, también colectada por los mismos aficionados de la ciudad de Dolores. Ambos restos serán depositados en el Museo Paleontológico Lacán-Guazú de esta ciudad.

Durante los trabajos de laboratorio, se encontraron en los restos del tamizado dientes de roedores de la localidad Paso del Potrero de la Formación Sopas (Salto). También se hallaron restos microscópicos de peces actinopterigios (huesos y dientes) en las localidades Cañada Nieto y Cañada Farías (Formación Dolores).

Restos vegetales

En el caso de restos vegetales, se identificaron únicamente restos de plantas acuáticas en la forma de estructuras reproductoras femeninas calcificadas (girogonitos) de carofitas (Characeae: Charales) (figura 4.11G). Los girogonitos se colectaron en el residuo de las muestras de Cañada Nieto y Cañada Fariás, en conjunto con los ostrácodos. Al ser

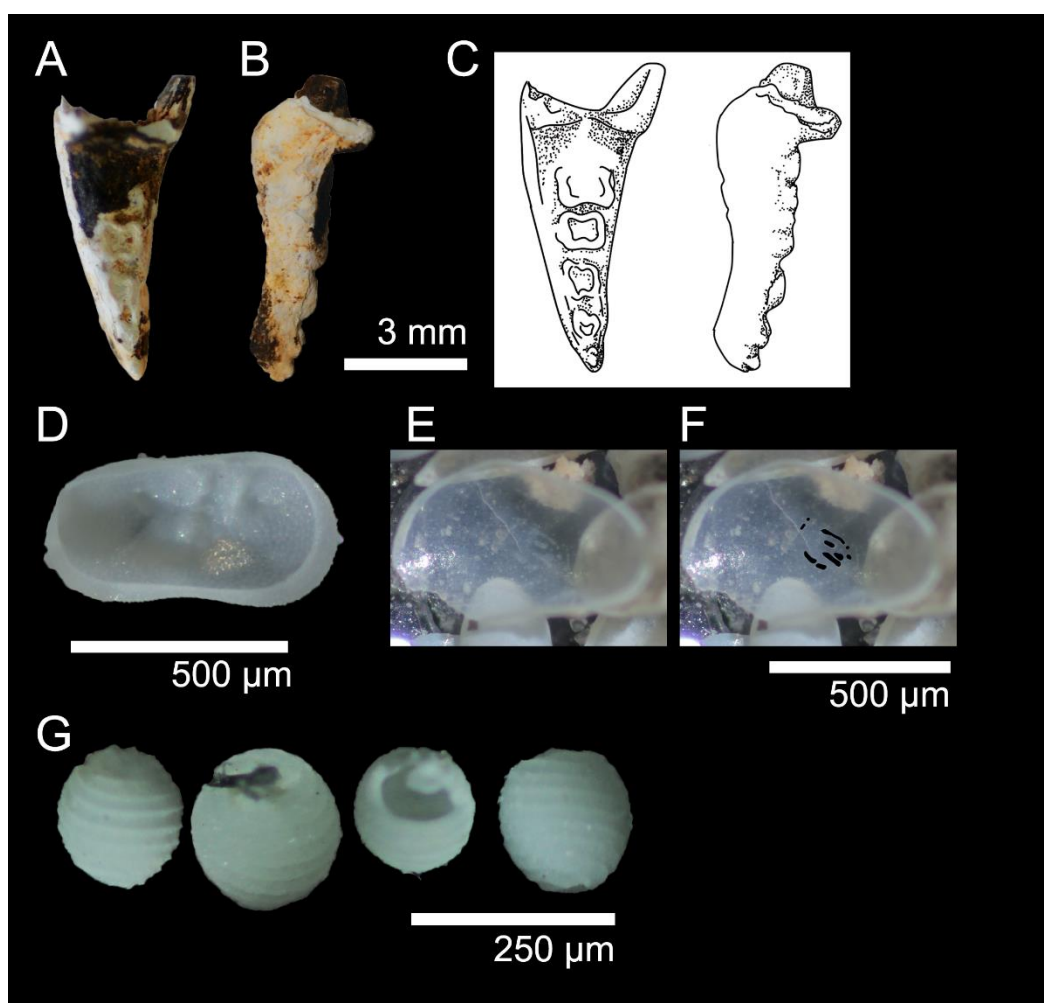


Figura 4.11. A-C Dactylus de quela anterior izquierda de Decapoda, A vista borde cortante, B vista lateral, C detalle de la morfología; D-F Ostracoda, Cypridoidea, D-E detalle de dos morfotipos diferentes, F detalle del patrón de las cicatrices musculares; G girogonitos de carofitas.

estructuras de resistencia calcificadas, es muy frecuente encontrarlas en ensambles fósiles dulceacuícolas, siendo los registros más antiguos a nivel mundial en el Silúrico (Feist et al., 2005) y para Uruguay en el Cretácico Tardío (Cabrera et al., 2018).

Discusión

Nuevas especies registradas

En la tabla 11 se detallan las especies que ya estaban registradas para cada formación y las 17 nuevas especies para el Cuaternario de Uruguay mencionadas en esta tesis, que son: *Pisidium sterkianum*, *P. vile*, *Pomacea lineata*, *Asolene platae*, *A. spixii*, *Stenophysa marmorata*, *Drepanotrema heloicum*, *D. kermatoides*, *Heleobia robusta*, *Potamolithus catharinae*, *Hebetancylus moricandi*, *Uncancylus concentricus*, *Miradiscops brasiliensis*, *Zylchogira costellata*, *Omalonyx convexus*, *Succinea meridionalis* y *Plagiodontes dentatus*. Desde el punto de vista de las unidades estudiadas, la Formación Sopas registra ocho especies nuevas a partir de esta tesis, y la Formación Dolores presenta 23 nuevas especies (tabla 11).

El único género citado para el Cuaternario que no se pudo corroborar fue *Monocondylaea*, que había sido mencionado por Martínez & Rojas (2004). En dicha publicación no está indicado a que colección pertenecía y no se registra en las colecciones visitadas, así como tampoco se colectó ningún ejemplar en el campo.

La frecuencia de las especies por localidad se analizará en detalle en el capítulo 6 (Composición de los ensambles).

	Formación Sopas	Formación Dolores	Holoceno
<i>Musculium argentinum</i>	X	X	
<i>Afropisidium sterkianum</i> *	X	X	
<i>Pisidium vile</i> *	X	X	
<i>Pisidium</i> indet.	X	X	
<i>Cyanocyclas</i> cf. <i>C. limosa</i>	X	X	X
<i>Anodontites</i> sp.	X		
<i>Diplodon charruanus</i>	X		
<i>Diplodon parallelepipedon</i>	X		
<i>Diplodon peraeformis</i>	X		
<i>Diplodon rhuacoicus</i>	X	X	X
<i>Diplodon wymanii</i>	X		
<i>Monocondylaea</i> sp.	X		
<i>Asolene platae</i> *		X	
<i>Asolene spixii</i> *	X	X	
<i>Pomacea canaliculata</i>	X	X	X
<i>Pomacea lineata</i> *	X	X	
<i>Heleobia</i> cf. <i>H. australis</i>	X	X	
<i>Heleobia</i> cf. <i>H. parchappi</i>	X	X	
<i>Heleobia</i> cf. <i>H. piscium</i>	X	X	X
<i>Heleobia robusta</i> *		X	
<i>Potamolithus catharinae</i> *	X		X
<i>Potamolithus lapidum</i>	X		
<i>Potamolithus</i> sp.	X	X	
<i>Anisancylus obliquus</i>	X	X	
<i>Chilina parva</i>	X		
<i>Stenophysa marmorata</i> *		X	
<i>Gundlachia</i> sp.	X	X	
<i>Hebetancylus</i> cf. <i>H. moricandi</i> *		X	
<i>Uncancylus</i> cf. <i>U. concentricus</i> *	X	X	
<i>Drepanotrema heloicum</i> *		X	
<i>Drepanotrema kermatoides</i> *		X	
<i>Biomphalaria peregrina</i>	X	X	
<i>Biomphalaria tenagophila</i>	X	X	
<i>Miradiscops brasiliensis</i> *		X	
<i>Omalonyx convexus</i> *		X	
<i>Succinea meridionalis</i> *		X	
<i>Zylchogira costellata</i> *	X	X	
<i>Bulimulus rushi</i>	X		
<i>Plagiodontes dentatus</i> *		X	

Tabla 11. Listado de especies y su registro en cada unidad. Las especies registradas por primera vez para el Cuaternario de Uruguay se indican con asterisco (*); las especies que se registran por primera vez para cada unidad se indican con una X negra; las especies ya registradas están señaladas con X rojas.

Respecto a los ejemplares de *Heleobia* cf. *H. australis*, se analizaron morfológicamente respecto a especímenes de las especies *H. charruana*, *H. piscium*, *H. ameghini* y *H. parchappii* (datos de C.G. De Francesco *com pers*; Silva & Davis, 1983; De Francesco & Blasi, 2012). Los resultados (figura 4.12) indican que el morfotipo registrado para el Cuaternario de Uruguay se ubica morfológicamente entre las especies *H. australis* y *H. ameghini*, por lo que a partir de esta información únicamente y dada la plasticidad fenotípica que presentan las especies de este género, no es posible asignar fehacientemente el morfotipo a alguna de esas especies, y obviamente tampoco es suficiente para determinar si se trata de una nueva especie. Entonces, se ha optado por llamarla en este trabajo como *Heleobia* cf. *H. australis*, al estar ya mencionada en la literatura (Martínez & Rojas, 2004), y en el entendido de que es una denominación provisoria.

De todas maneras, es interesante destacar que si en estudios futuros se determinara que este morfotipo corresponde a *H. ameghini*, fósil guía del Lujanense (De Francesco & Blasi, 2012), sería otro indicador de edad para las localidades en las que se registra. Por otro lado, si se trata de una nueva especie, sería endémica de las formaciones Sopas y Dolores.

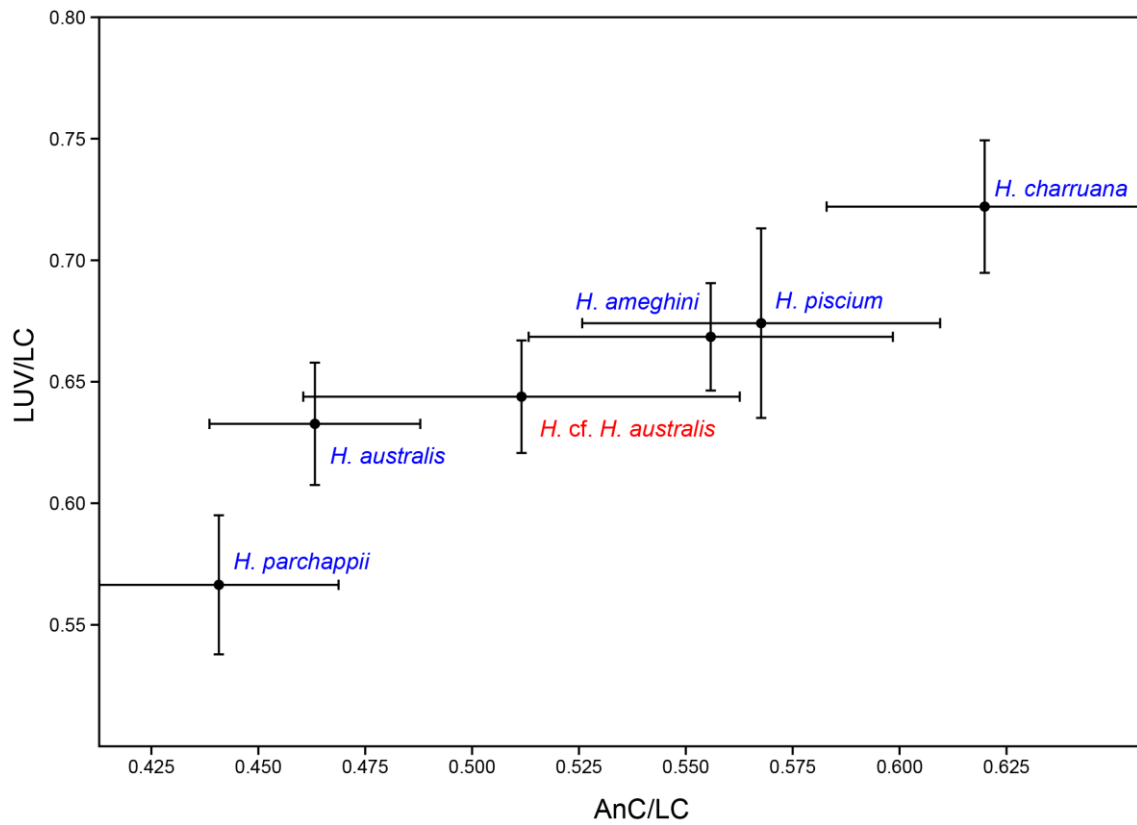


Figura 4.12. Relación AnC/LC vs. LUV/LC de las especies de *Heleobia* *H. charruana*, *H. piscium*, *H. ameghini* y *H. parchappii* y *Heleobia* cf. *H. australis* del Cuaternario de Uruguay (datos de las especies actuales tomados de C.G. De Francesco com pers; Silva & Davis, 1983; De Francesco & Blasi, 2012).

5. Análisis estadísticos

Principales resultados y discusión parcial de los análisis estadísticos aplicados.

Análisis de diversidad

Se obtuvieron índices de diversidad para todas las localidades excepto Las Cañas y Urumbeba (Formación Sopas), Solís Chico y La Paraguaya (Formación Dolores) por no cumplir con las condiciones mínimas establecidas en Materiales y métodos (capítulo 2). Los índices utilizados fueron Simpson (1-D), Shannon (H) y Equitatividad (J), además del conteo del número de taxones (S) (figuras 5.1-5.8). Para todos los índices se aplicó Bootstrap = 9999, y se obtuvieron estimaciones máximas y mínimas para todos los resultados.

Formación Sopas

Cabe destacar que para esta unidad fueron muestreadas en el marco de la tesis las localidades de Itapebí (Itapebí, SS04 y SS05), Paso Farías (AS01), Tres Árboles, Paso del Potrero y Arroyo Malo, siendo por lo tanto las que tienen menor sesgo en el muestreo. Las localidades restantes se analizan por registro en colecciones, colectas de otros investigadores y bibliografía, por lo que los resultados de este último conjunto son exploratorios, y brindan una idea aproximada de lo que se puede esperar si se realizan muestreos exhaustivos (tabla 12).

Tabla 12. Resultados de los índices de diversidad para las localidades de la Formación Sopas.

	Tres Árboles	Paso Malo	Paso Colman	Sitio Baeza	Itapebí	Itapebí SS04	Itapebí SS05	Arape y Gde	Paso del Potrero	Paso Farías AS01
Riqueza (S)	11	18	6	3	3	14	8	3	12	9
Simpson (1-D)	0,85	0,74	0,77	0,80	0,43	0,55	0,62	0,50	0,78	0,05
Shannon (H)	2,20	1,90	1,59	1,26	0,73	1,30	1,26	0,88	1,75	0,17
Equitatividad (J)	0,92	0,66	0,89	1,14	0,67	0,49	0,60	0,80	0,71	0,08

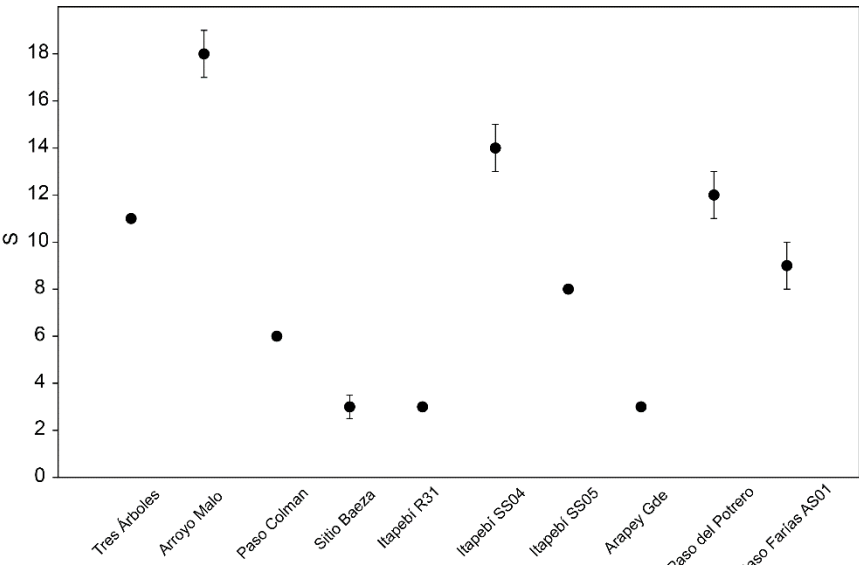


Figura 5.1. Riqueza específica (S) para las localidades de la Formación Sopas.

Analizando la riqueza (S) (figura 5.1), se desprende que las localidades con mayor número de taxones fueron el Arroyo Malo con 18, seguida por Itapebí SS04 (14) y Paso del Potrero (12). Las que presentaron menor número de taxones fueron Sitio Baeza, Itapebí (R31) y Arapey Grande con tres cada una.

En cuanto al índice de Simpson (1-D) (figura 5.2), la localidad que presentó mayor dominancia fue Paso Farías (AS01) con un valor 1-D = 0,049. Le siguen las tres localidades del Arroyo Itapebí (Itapebí, SS04 y SS05) junto con Arapey Grande con valores de 1-D entre 0,43 a 0,62. Las localidades con menor dominancia son Tres Árboles, Arroyo Malo, Paso Colman, Sitio Baeza y Paso del Potrero, 1-D entre 0,74 a 0,85.

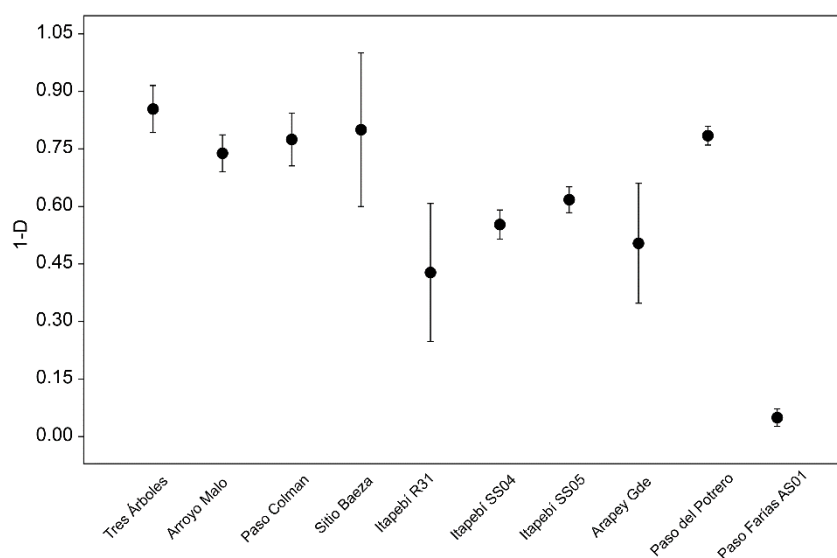


Figura 5.2. Índice de Simpson (1-D) para las localidades de la Formación Sopas.

La diversidad estimada a partir del índice de Shannon (H) (figura 5.3), da como la localidad más diversa a Tres Árboles $H = 2,203$, seguida por Arroyo Malo $H = 1,904$ y Paso del Potrero $H = 1,753$. La localidad que presentó la menor diversidad es Paso Farías $H = 0,167$, seguida de Itapebí $H = 0,731$ y Arapey Grande $H = 0,88$.

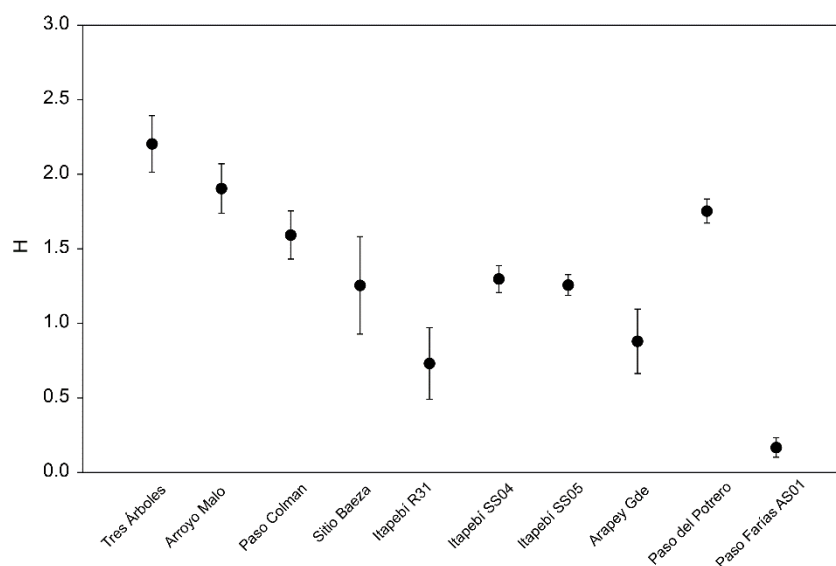


Figura 5.3. Índice de Shannon (H) para las localidades de la Formación Sopas.

Por último, la equitatividad (J) (figura 5.4) presentada por la mayoría de las localidades es similar, entre $J = 0,9$ a $0,6$, en los extremos se ubican Paso Farías con el menor valor $J = 0,076$ y Sitio Baeza con el mayor $J = 1,142$.

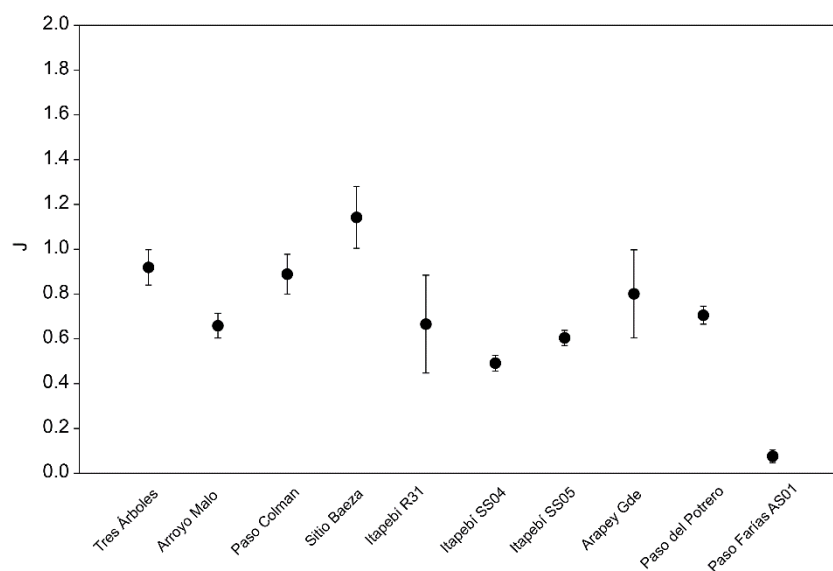


Figura 5.4. Equitatividad (J) para las localidades de la Formación Sopas.

Formación Dolores

Las localidades de la Formación Dolores que se analizan fueron todas muestreadas de forma aleatoria, aunque solo en el caso de Cañada Farías y Estancia Calcaterra se pudo tomar más de una muestra, las que serán presentadas de forma independiente. En el caso de los Arroyos Gutiérrez y Arroyo El Bravío, cómo los fósiles se encuentran de forma esporádica se analizan como un solo conjunto a pesar de que los ejemplares se tomaron a diferentes intervalos.

Tabla 13. Resultados de los índices de diversidad para las localidades de la Formación Dolores.

	Jones	Nieto	Calcaterra Tortuga	Calcaterra 1	El Bravío	Perdices	Farías Atrás 2	Farías Puente	Gutiérrez
Riqueza (S)	3	23	10	10	12	7	14	16	8
Simpson (1-D)	0,70	0,62	0,30	0,89	0,79	0,86	0,59	0,80	0,59
Shannon (H)	1,15	1,55	0,65	2,25	1,89	1,97	1,33	2,22	1,24
Equitatividad (J)	1,05	0,49	0,28	0,98	0,76	1,01	0,50	0,80	0,59

La localidad con riqueza específica (S) mayor fue Cañada Nieto con 23 especies, le siguen las dos localidades de Cañada Farías, puente y atrás 2 con 16 y 14 taxones respectivamente. La localidad con menor riqueza fue Jones con solo tres registros (tabla 13, figura 5.5).

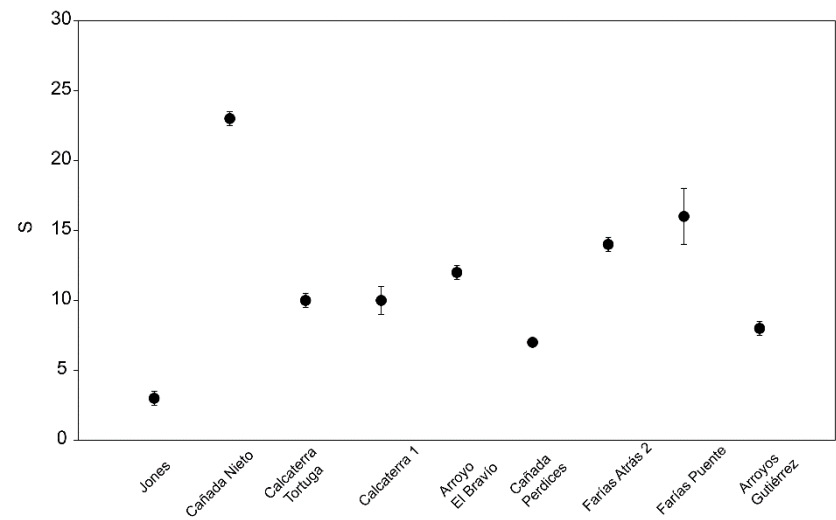


Figura 5.5. Riqueza específica (S) para las localidades de la Formación Dolores.

En cuanto a la dominancia de especies, representada por el índice de Simpson ($1-D$) (figura 5.6), la localidad que presenta mayor prevalencia de una especie sobre otras es Estancia Calcaterra tortuga, con $1-D = 0,3$. Cañada Nieto, Cañada Fariás atrás 2 y los Gutiérrez se ubican todas en el entorno de $1-D \sim 0,6$, y las localidades que presentaron menor dominancia fueron Estancia Calcaterra, Arroyo El Bravío, Cañada Perdices y Cañada Fariás puente $1-D \sim 0,83$.

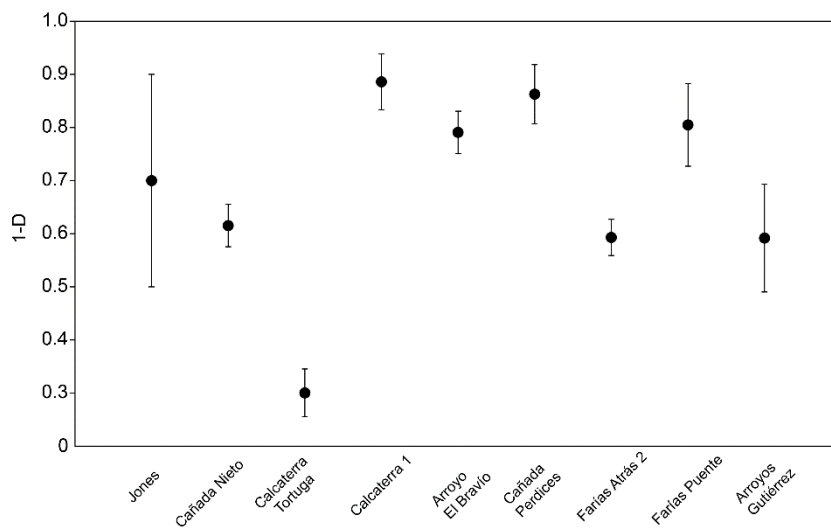


Figura 5.6. Índice de Simpson ($1-D$) para las localidades de la Formación Dolores.

El índice de diversidad de Shannon (H) (figura 5.7) indica que las localidades con mayor diversidad son Estancia Calcaterra 1 y Cañada Fariás Puente $H = 2,249$ y $2,221$ respectivamente. Le siguen Cañada Perdices y Arroyo El Bravío con $H = 1,965$ y $1,89$. La localidad que tiene menor diversidad de acuerdo con el índice es Estancia Calcaterra Tortuga con $H = 0,648$.

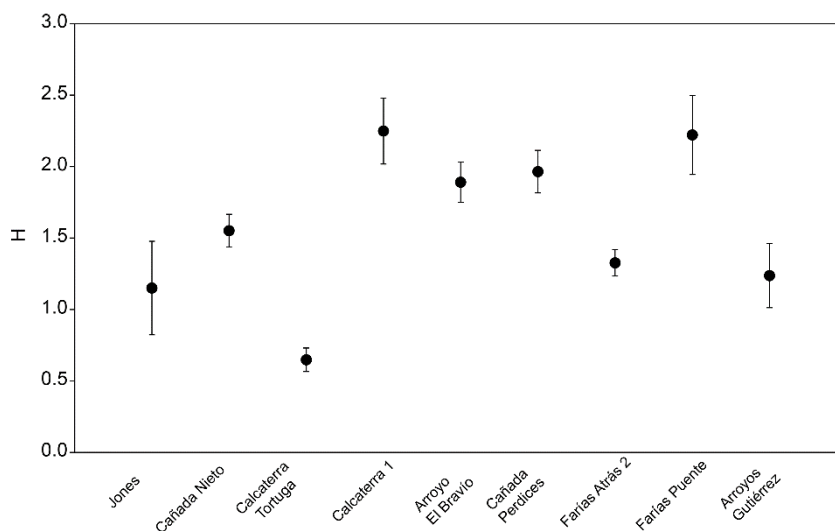


Figura 5.7. Índice de Shannon (H) para las localidades de la Formación Dolores.

En cuanto a la equitatividad (J) (figura 5.8), la localidad con menor equitatividad es Estancia Calcaterra Tortuga con $J = 0,2814$. En el otro extremo se encuentran Jones, Cañada Perdices y Estancia Calcaterra 1 con valores de $J = 1,047$, $1,01$ y $0,9766$ respectivamente.

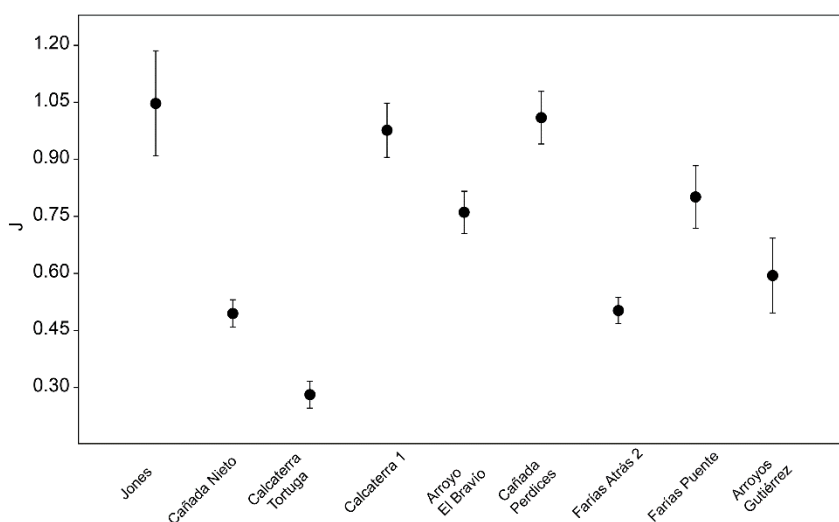


Figura 5.8.
Equitatividad (J)
para las localidades
de la Formación
Dolores.

Holoceno

En el caso de la localidad holocénica, presenta una riqueza de cinco taxones, con una diversidad $H = 1,31$, un índice de Simpson de $0,68$ y equitatividad $J = 0,814$.

Estimadores de diversidad

Rarefacción

Se realizaron curvas de rarefacción para cada localidad de las Formaciones Sopas (figura 5.9) y Dolores (figura 5.10) con muestreo masivo, y se observaron las tendencias para la riqueza (S), diversidad a

través del índice de Shannon (H) y dominancia de especies con el índice de Simpson (1-D).

Formación Sopas

- Riqueza (S). Para el número de taxones, sólo las localidades de Itapebí (SS04 y SS05) llegan a una asíntota. Todas las demás curvas aún no llegan a un equilibrio asíntótico, lo que indica que, aumentando el número de especímenes podría aumentarse el número de especies.
- Shannon (H). En el caso de la diversidad, todas las localidades excepto Tres Árboles han alcanzado una asíntota o tienden a ello (Ej. Arroyo Malo), por lo que aumentar el número de ejemplares no cambiaría la relación entre la riqueza y la abundancia, por más que la riqueza aumente en estas localidades. No sería el caso de Tres Árboles.
- Simpson (1-D). Ocurre la misma situación que con el índice de Shannon, excepto para la localidad de Tres Árboles, todas las demás localidades alcanzaron el equilibrio en cuanto a la dominancia de especies.

Formación Dolores

- Riqueza (S). Para el caso del número de especies, ninguna de las localidades muestreadas de la Formación Dolores alcanza una asíntota. Sólo El Bravío aparenta estar más próximo al equilibrio, sin haberlo alcanzado aún.

- Shannon (H). En el caso del índice de diversidad, Cañada Nieto, Farías atrás 2 y Calcaterra tortuga alcanzaron un equilibrio para la diversidad. Mientras que Farías Puente y Estancia Calcaterra no lo hacen. El Bravío a pesar del bajo número de especímenes, aparenta un crecimiento asintótico al final de la curva.
- Simpson (1-D). Ocurre algo similar a lo que ocurre con el índice de Shannon, Farías Puente y Estancia Calcaterra no llegan al equilibrio, mientras que las restantes alcanzan una relación asintótica respecto a la dominancia de especies.

Índice de Chao 1

Al igual que la rarefacción, este índice se realizó únicamente para las localidades que tuvieron muestreos masivos en ambas unidades litoestratigráficas. Se empleó Bootstrap con 9999 repeticiones, y se graficó el intervalo de confianza analítico (95 %) (ver Capítulo 2 – Materiales y métodos para la explicación teórica).

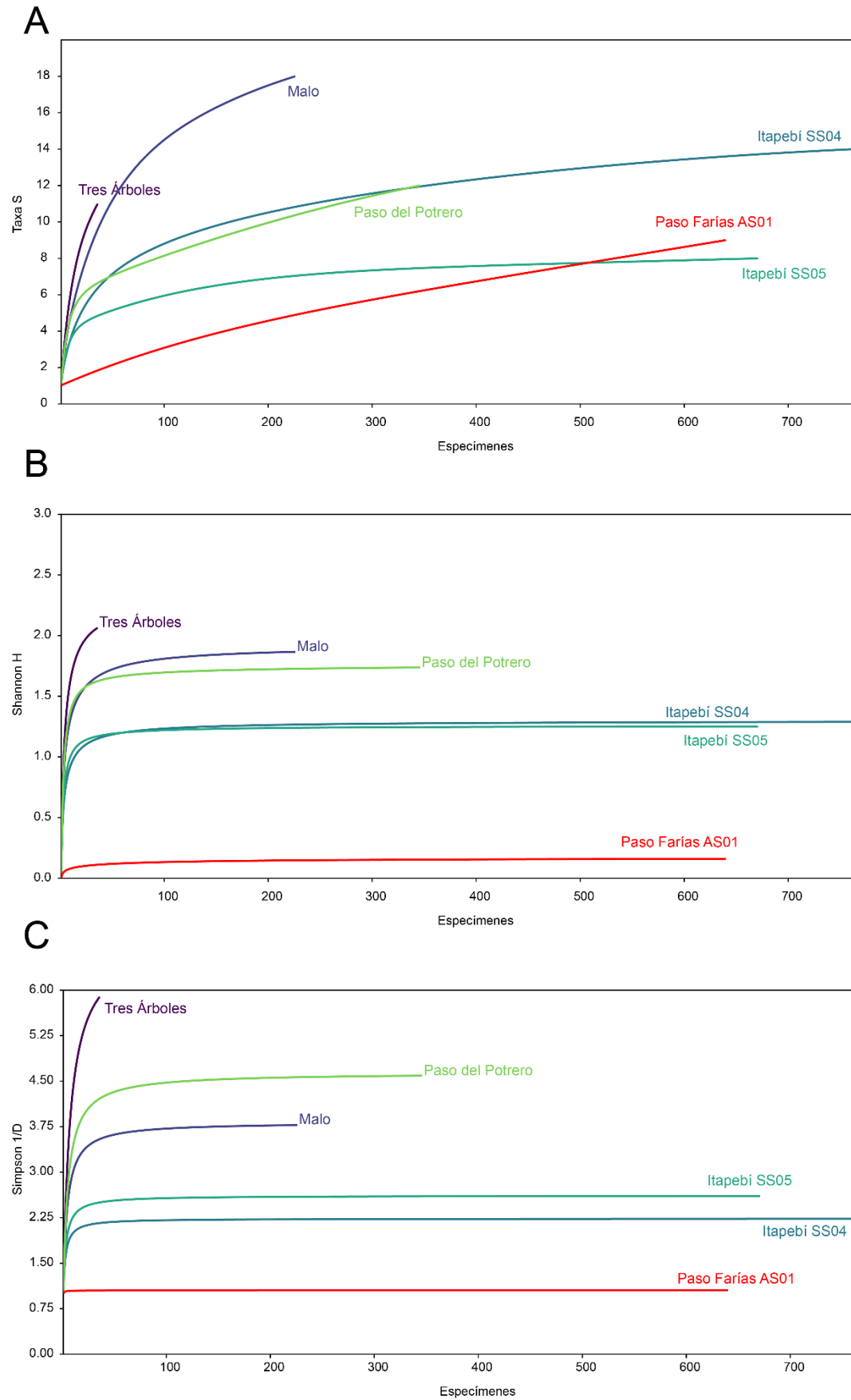


Figura 5.9. Curvas de rarefacción para las localidades de la Formación Sopas. A riqueza (S). B índice de Shannon (H). C índice de Simpson (1-D).

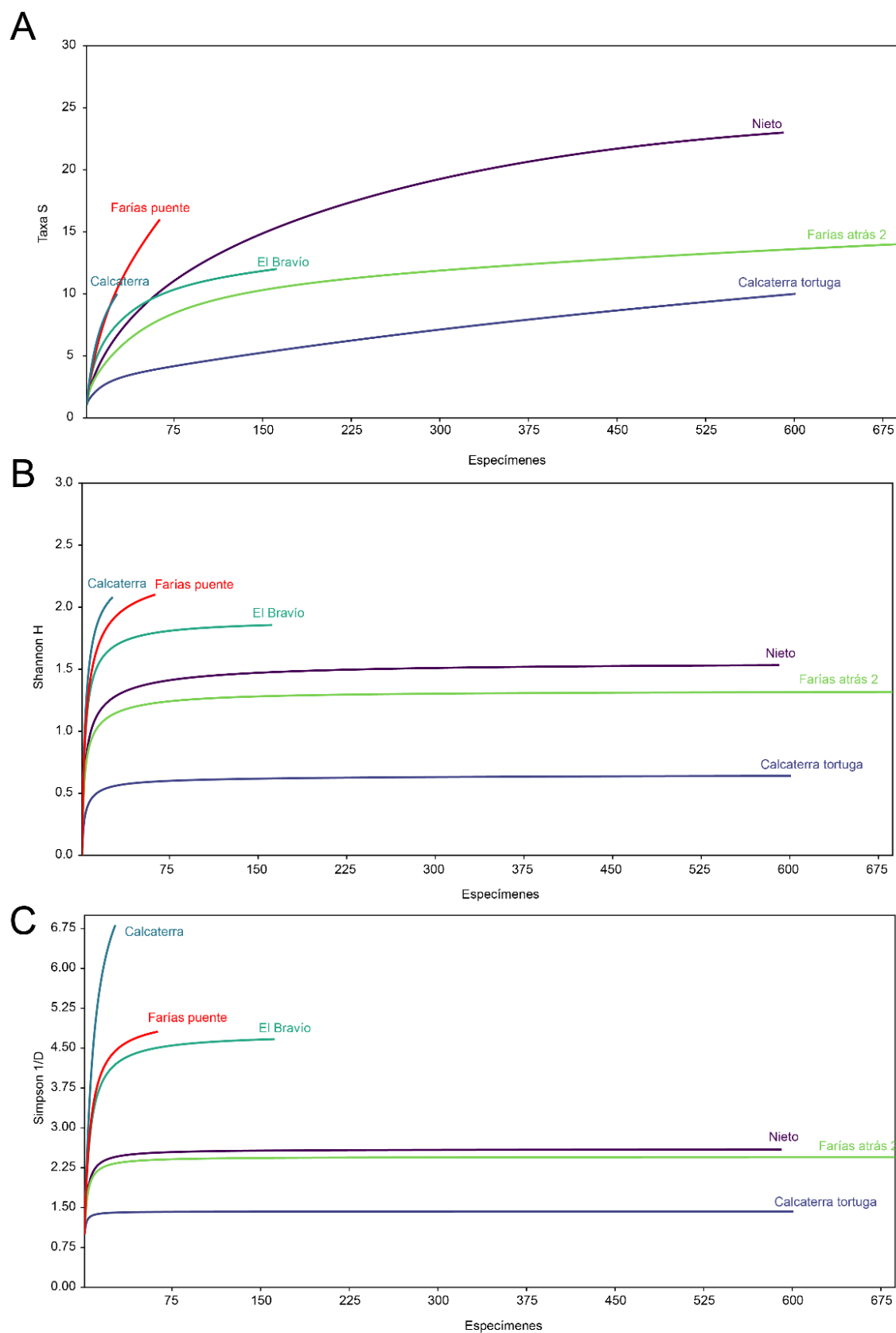


Figura 5.10. Curvas de rarefacción para las localidades de la Formación Dolores. A según la riqueza (S). B según el índice de Shannon (H). C según el índice de Simpson (1-D).

Tabla 14. Índice de Chao 1 con intervalo de confianza analítico, para las localidades con muestreo masivo de las formaciones Sopas y Dolores.

Sopas											
	Tres Árboles		Malo		Itapebí SS04		Itapebí SS05		Paso del Potrero		AS01
Taxones (S)	11		18		14		8		12		9
Chao 1 máx/mín	14	$\frac{33}{11}$	20	$\frac{30}{18}$	14	$\frac{19}{14}$	8	$\frac{9}{8}$	14	$\frac{28}{12}$	$\frac{77}{12}$
Dolores											
	Nieto		Calcaterra		Calcaterra tortuga		El Bravío		Farías atrás 2		Farías puente
Taxones (S)	23		10		10		12		14		16
Chao 1 máx/mín	24	$\frac{32}{23}$	13	$\frac{32}{10}$	15	$\frac{42}{11}$	13	$\frac{20}{12}$	16	$\frac{29}{14}$	$\frac{60}{18}$

Formación Sopas

Para el índice de Chao 1 (tabla 14, figura 5.11), las localidades que alcanzaron el número de especies esperado son las dos localidades de Itapebí (SS04 y SS05) $S = 14$, Chao 1 = 14 para la primera y $S = 8$, Chao 1 = 8 para la segunda, el intervalo de confianza máximo es de 19 y 9 respectivamente. Tres Árboles ($S = 11$, Chao 1 = 14), Arroyo Malo ($S = 18$, Chao 1 = 19) y Paso del Potrero ($S = 12$, Chao 1 = 14) están apenas por debajo del número óptimo de taxones, y en la proyección del intervalo de confianza máximo, podría haber incluso hasta unas 10 especies más. En el extremo se encuentra la localidad de Artigas, Paso Farías (AS01), en esta localidad se registraron nueve taxones, pero de acuerdo con el índice de Chao 1, podría haber 24 especies, y el intervalo de confianza indica que al menos debería haber entre 12 y 77 taxones para esta localidad.

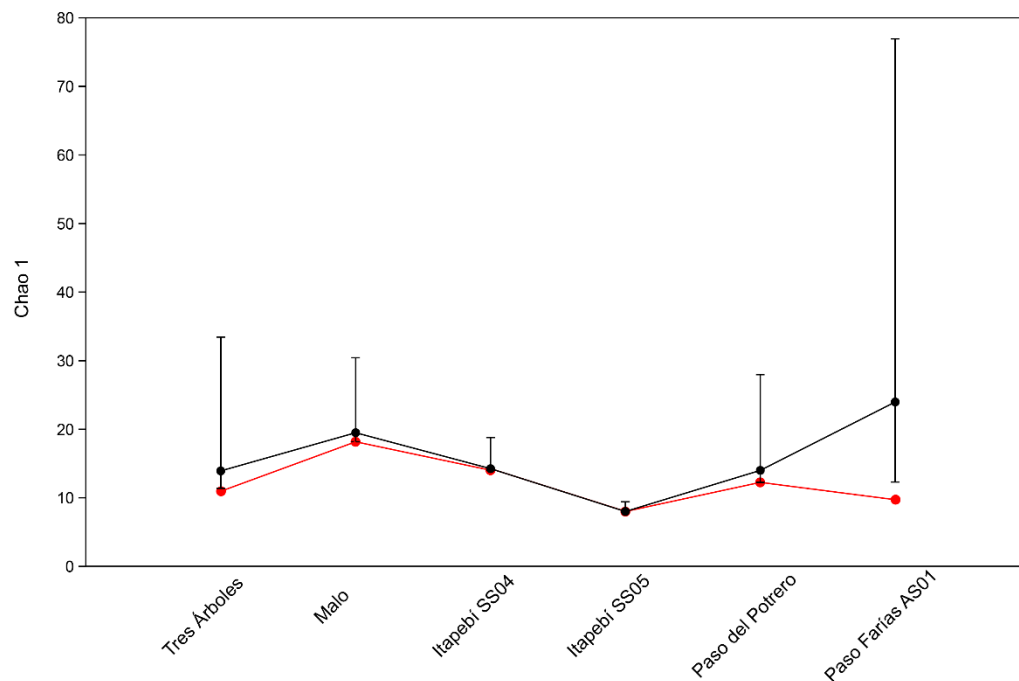


Figura 5.11. Índice de Chao 1 con intervalo de confianza analítico, para las localidades con muestreo masivo de la Formación Sopas. En negro Chao 1, en rojo número de taxones (S). Nota: las líneas no indican continuidad, son solo para facilitar la visualización.

Formación Dolores

En el caso de la Formación Dolores (tabla 14, figura 5.12), las localidades que se aproximan al número de taxones esperados por el índice de Chao 1 son, Cañada Nieto ($S = 23$, Chao 1 = 24) y Arroyo El Bravío ($S = 12$, Chao 1 = 13), sin embargo, el intervalo de confianza máximo para ambos es mucho mayor, 32 para Nieto y 20 para El Bravío. Les siguen Farías atrás 2 ($S = 14$, Chao 1 = 16) y las localidades de Estancia Calcaterra (Calcaterra y tortuga: $S = 10$ ambas, y Chao 1 = 13 y 15 respectivamente). Por último, Farías puente es la que tiene la menor

relación entre los taxones encontrados y los esperados por el índice: $S = 16$, Chao 1 = 25, con un intervalo de confianza máximo de 60.

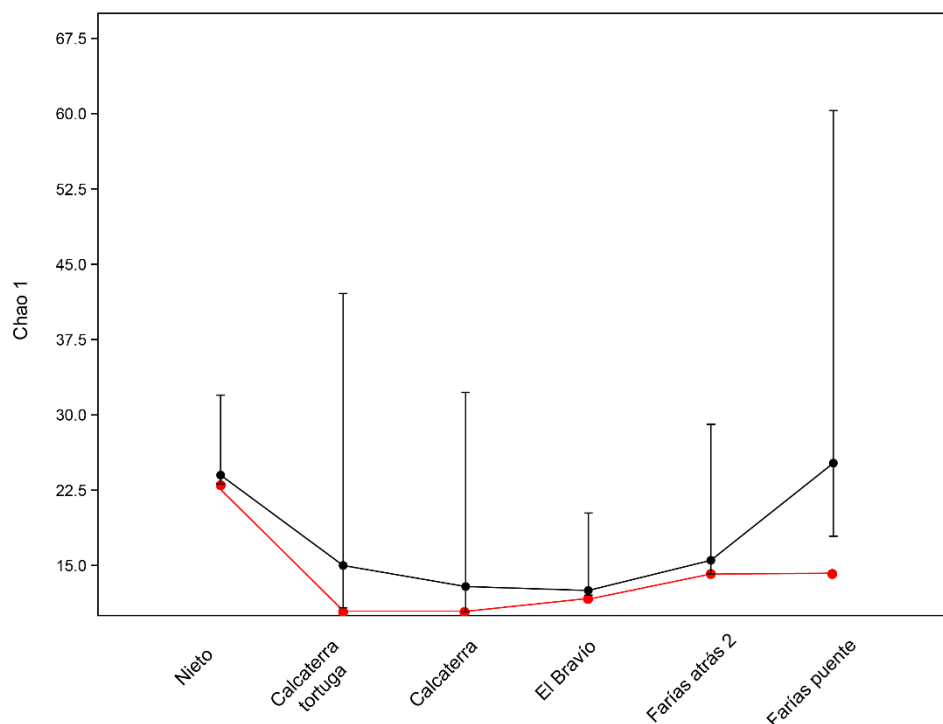


Figura 5.12. Índice de Chao 1 con intervalo de confianza analítico, para las localidades con muestreo masivo de la Formación Dolores. En negro Chao 1, en rojo número de taxones (S). Nota: las líneas no indican continuidad, son solo para facilitar la visualización.

Discusión

En el caso de la Formación Sopas, sólo las localidades de Itapebí SS04 y SS05 no aumentarían estadísticamente la riqueza, diversidad, ni la dominancia de especies si se realizarán más muestreos. La localidad que está muy por debajo de lo esperado es Paso Farías (AS01), que presenta una dominancia muy alta dada por la especie *Cyanocyclas* cf. *C. limosa*, y tanto el análisis de rarefacción como el índice de Chao1 indican que el número de taxones está subestimado. Sin embargo, en

cuanto a los índices de dominancia y de diversidad (rarefacción), es muy probable que, aunque aumente S , la dominancia de la especie *C. limosa* respecto a otras especies se mantenga. En el caso de las localidades Tres Árboles, Arroyo Malo y Paso del Potrero, ambos análisis indican que es muy probable que las tres aumenten la riqueza con más muestreos, y en el caso de Tres Árboles, además mejore la relación de la abundancia con la riqueza de especies, dado que ni el índice de Shannon, ni el de Simpson alcanzan la asíntota en el análisis de rarefacción (figura 5.9).

La estimación para la Formación Dolores indica que, en cuanto a la riqueza, ninguna localidad alcanzó los valores esperados. Las que estuvieron más cerca fueron Cañada Nieto, Farías Atrás 2 y El Bravío para ambos índices, y Calcaterra (Tortuga) para la rarefacción, pero no para el índice de Chao1. Esta última localidad alcanzó el equilibrio para todos los índices en la rarefacción, pero de acuerdo con el índice de Chao1, los valores de riqueza reales estuvieron por debajo de las estimaciones estadísticas. El caso contrario ocurrió con Calcaterra 1, la rarefacción indicó que esta localidad no estaría cerca de alcanzar la asíntota, pero Chao1 dio valores un poco menores en cuanto a lo esperado. En el extremo se encuentra Cañada Farías (Puente), en la que ambos estadísticos indican que aumentar el número de muestras para esta localidad aumentaría tanto la riqueza, como la diversidad y la prevalencia de especies sobre otras.

Análisis multivariados

Non-metric Multidimensional Scaling

El NMDS se realizó para las tablas de abundancias (tabla 5 anexo, figura 5.13) y de frecuencias (tabla 6 anexo, figura 5.14), mediante un análisis de tres dimensiones e índice de Manhattan. Asimismo, a los resultados del NMDS (scores) se les testeó la rotación y fidelidad a los ejes del NMDS mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP) (figuras 5.13 y 5.14, tablas anexo 15-20).

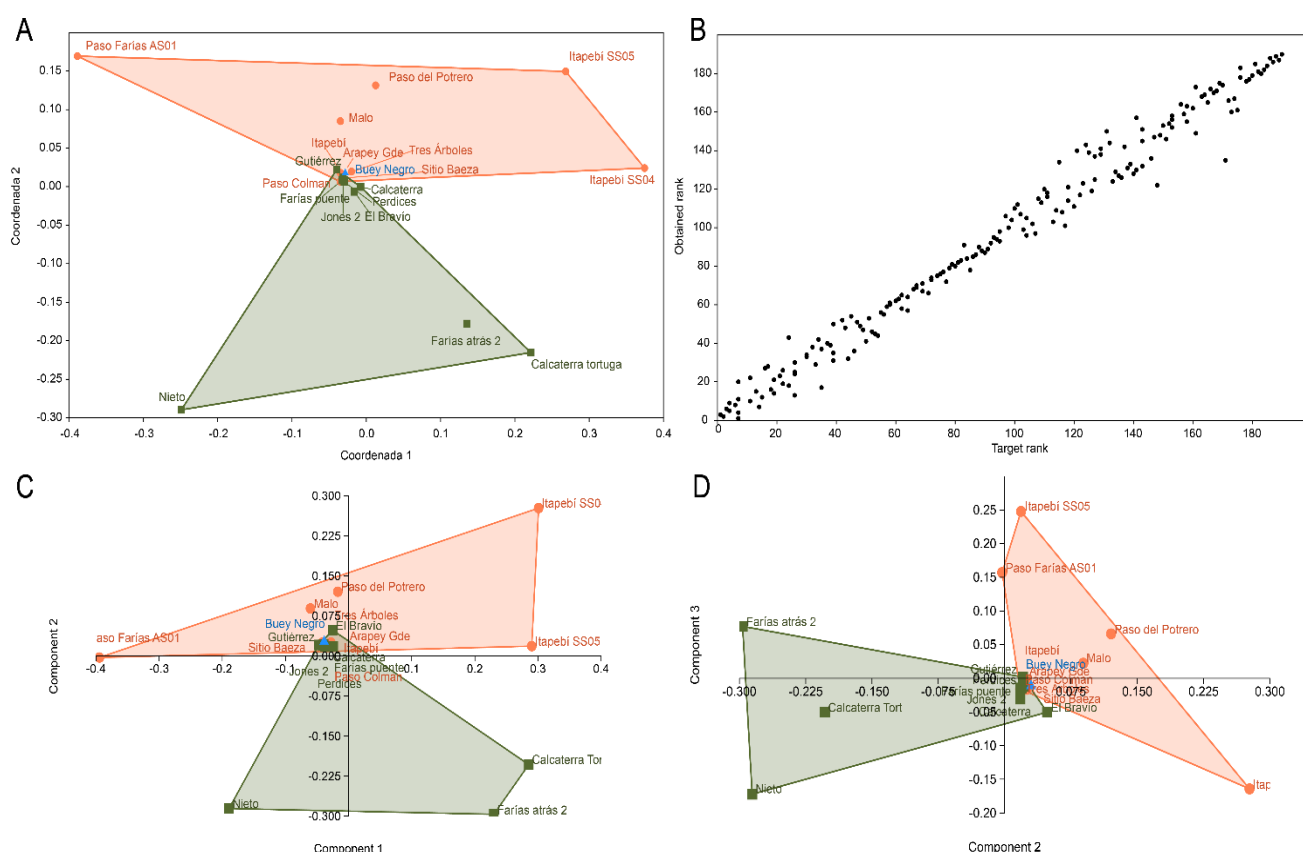


Figura 5.13. Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) para la matriz de abundancias. **A** gráfico de dispersión del NMDS. **B** ordenamiento de los rangos, stress = 0,06907. **C** y **D** gráficos de dispersión del Análisis de Componentes Principales (ACP) a partir de los scores del NMDS. **C** Componente 1 vs Componente 2. **D** Componente 2 vs Componente 3. Puntos verdes, localidades de Formación Dolores, puntos naranjas, localidades de Formación Sopas. Sombreado verde, ensamble Dolores; sombreado naranja, ensamble Sopas.

Abundancias

Para la matriz de abundancias, el resultado del NMDS muestra dos grandes agrupaciones. Por un lado, las localidades de la Formación Sopas y por el otro las localidades de la Formación Dolores. Sólo una localidad de cada unidad se encuentra dentro del área de la otra, los Arroyos Gutiérrez para la Formación Dolores y Paso Colman para la Formación Sopas. En el caso de Buey Negro (Holoceno), está dentro del área de la Formación Sopas.

En cuanto a la validez del ordenamiento, el *stress* tiene un valor de 0,06907 y el ordenamiento de los rangos es lineal (figura 5.13B), lo que indica que no hay arbitrariedad en la distribución de los ejes del NMDS y los resultados son confiables. Por otro lado, el ACP indica que las dos primeras dimensiones del NMDS explican el 83,9 % del ordenamiento (tabla 17 anexo), mientras que la distribución espacial de las localidades en el gráfico de dispersión del ACP es similar a la del NMDS, por lo que el ordenamiento de este último es fiable. En el caso del ACP, el primer eje del NMDS explica la distribución en el CP1, mientras que los ejes 2 y 3 aportan por igual a la distribución en los CP 2 y 3 (figuras 5.13C y 5.13D; tabla 16 anexo).

Frecuencias

El resultado del NMDS para la matriz de frecuencias da un resultado similar al del de la matriz de abundancias. Las localidades de las dos unidades se separan en dos grandes grupos, con Paso Colman y los Gutiérrez cruzados en el área contraria. Buey Negro se ubica nuevamente dentro del área de las localidades de la Formación Sopas.

En cuanto a la fiabilidad del análisis el *stress* tiene un valor de 0,1445 y los rangos se ordenan con una tendencia lineal global, por lo que el ordenamiento del NMDS no es arbitrario. El ACP para los scores del NMDS, repite la distribución de las localidades en el gráfico de dispersión (figura 5.14), y los dos primeros ejes explican el 80,5 % del ordenamiento. El eje 1 y el CP 1 son correlativos (tablas 18-20 anexo), por lo que el ordenamiento del NMDS es confiable.

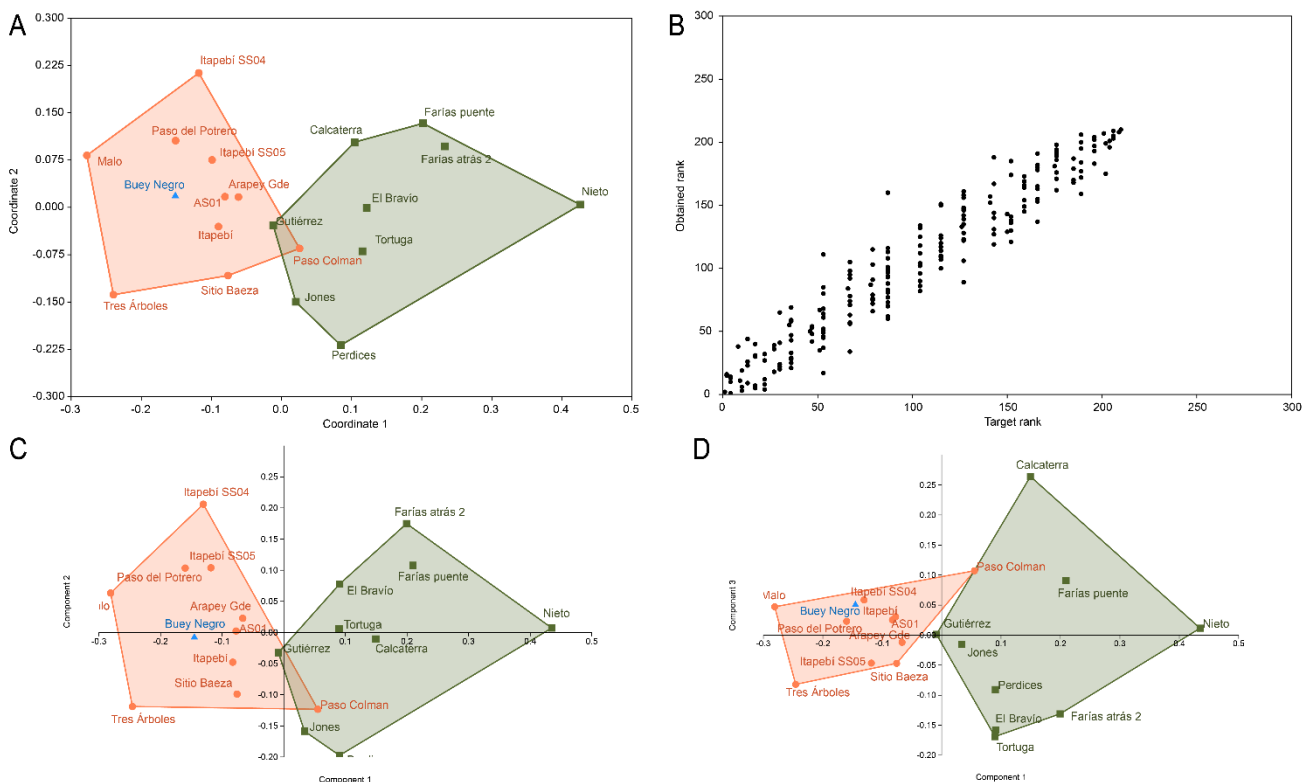


Figura 5.14. Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) para la matriz de frecuencias. **A** gráfico de dispersión del NMDS. **B** ordenamiento de los rangos, *stress* = 0,1445. **C** y **D** gráficos de dispersión del Análisis de Componentes Principales (ACP) a partir de los scores del NMDS. **C** Componente 1 vs Componente 2. **D** Componente 1 vs Componente 3. Puntos verdes, localidades de Formación Dolores, puntos naranjas, localidades de Formación Sopas. Sombreado verde, ensamble Dolores; sombreado naranja, ensamble Sopas.

Análisis de correspondencia

El análisis de correspondencia (AC) se aplicó únicamente para la matriz de frecuencias, como complemento al NMDS. Los resultados del ordenamiento se visualizan en la figura 5.15.

Nuevamente, las localidades se ordenan en dos grandes grupos, por un lado, las localidades de la Formación Sopas, Los Arroyos Gutiérrez (Fm. Dolores) y Buey Negro (Holoceno), y por el otro las localidades de la Formación Dolores y Paso Colman (Fm. Sopas).

La distribución de los taxones respecto a los ejes del AC coincide con aquellas localidades (o Formaciones) en las que están más presentes, por ejemplo, las especies de *Potamolithus* se ubican hacia los valores negativos del eje 1, coincidiendo con la mayoría de las localidades de la Fm. Sopas, mientras que *Plagiodontes dentatus* se ubica en el extremo positivo del eje 1 y el negativo del eje 2, coincidiendo con parte de la distribución de las localidades de la Formación Dolores.

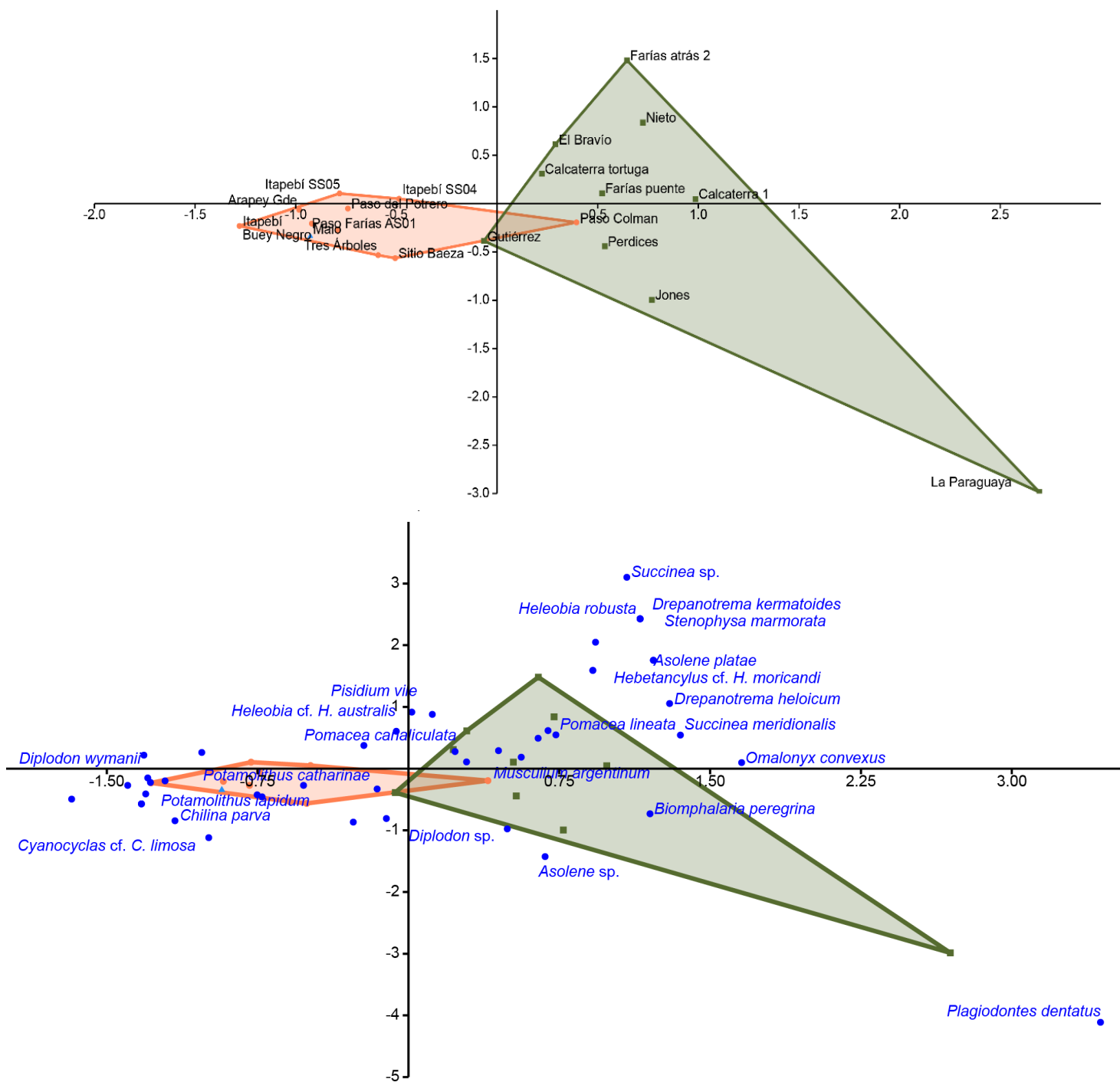


Figura 5.15. Análisis de correspondencia de la matriz de frecuencias (arriba). En naranja Formación Sopas, en verde Formación Dolores. Abajo, ordenamiento de los taxones respecto a las localidades.

Análisis de agrupamiento

Para el análisis de agrupamiento se utilizó el ligamiento más clásico (UPGMA *Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*) y se aplicó para las matrices de frecuencias (tabla 6 anexo) y presencia-ausencia (tabla 7 anexo). Para las frecuencias se usaron dos índices, Chord para valorar las distancias euclidianas entre los datos y Bray-Curtis para evaluar la similaridad de los datos. Para la matriz de presencia-ausencia se usó el índice de similaridad de Kulczynski. Hacia el final del capítulo se discutirán las relaciones entre las grandes agrupaciones, pero las relaciones dentro de estas se discutirán en detalle en el Capítulo 6 (Paleoecología).

Frecuencias

El índice de Chord (figura 5.16) separa las localidades en dos grupos, por un lado, todas las localidades de Formación Dolores (ensamble Dolores) menos los Arroyos Gutiérrez, y por el otro lado todas las localidades de Formación Sopas (ensamble Sopas) menos Paso Colman. Paso Colman y los Arroyos Gutiérrez se ubican en los grupos opuestos a la unidad a la que pertenecen. La localidad holocénica (Buey Negro) se ubica dentro del grupo de la Formación Sopas.

Dentro del “ensamble Sopas”, Sitio Baeza y Tres Árboles se encuentran como grupo hermano del resto. Las demás se separan en dos subgrupos: por un lado, Itapebí, Paso Farías (AS01) y Gutiérrez, y por el otro las restantes localidades de Formación Sopas junto a Buey Negro (Holoceno). En el ensamble Dolores, La Paraguaya se ubica como grupo hermano a las demás localidades. Luego se reconocen tres subgrupos, uno compuesto por Jones y Cañada Perdices, otro por Calcaterra (Tortuga), Cañada Farías (Atrás 2) y Arroyo El Bravío, y el último con las restantes localidades y Paso Colman (Formación Sopas).

El índice de Bray-Curtis (figura 5.17), genera los dos mismos grupos observados en el índice anterior, ensamble Sopas y ensamble Dolores, pero ahora los Arroyos Gutiérrez se ubican dentro de su misma unidad, Paso Colman (Formación Sopas) vuelve a ubicarse dentro del grupo Dolores.

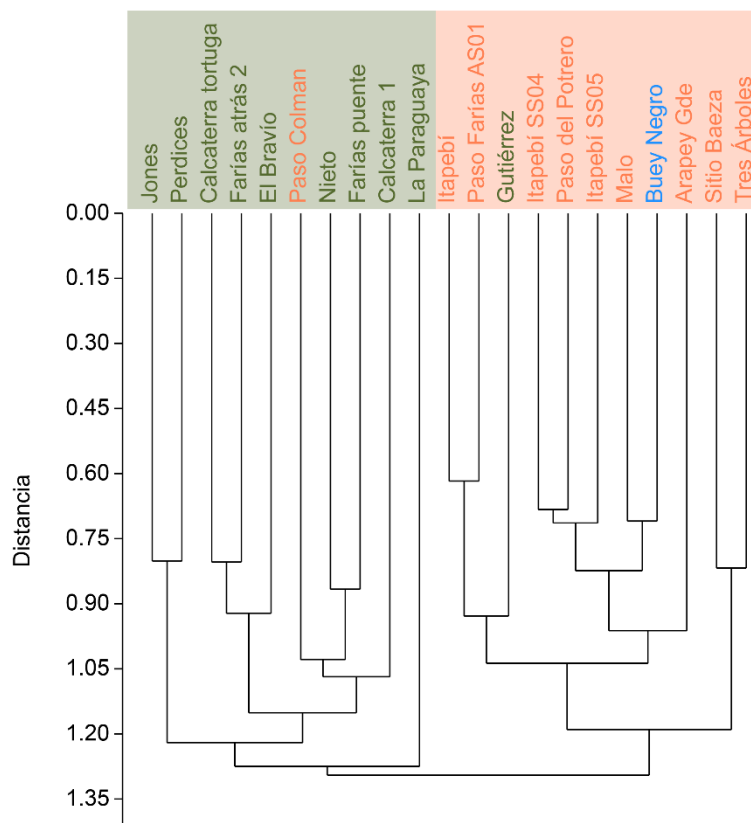


Figura 5.16. Análisis de cluster (UPGMA) con índice de distancias de Chord para la matriz de frecuencias. En letras verdes localidades de la Formación Dolores, en letras naranjas localidades de la Formación Sopas, letras azules localidad del Holoceno. Sombreado verde: ensamble Dolores, sombreado naranja: ensamble Sopas.

En el ensamble Sopas se reconocen tres subgrupos, uno formado por Sitio Baeza y Tres Árboles, otro por Itapebí y Paso Farías (AS01), y el tercero formado por el resto de las localidades más Buey Negro del Holoceno. En el ensamble Dolores también se reconocen tres subgrupos, el más externo está conformado por La Paraguaya, Gutiérrez, Perdices y Jones, el siguiente está conformado por Calcaterra 1 y Paso Colman (Formación Sopas), y el tercero con las restantes localidades de la Formación Dolores.

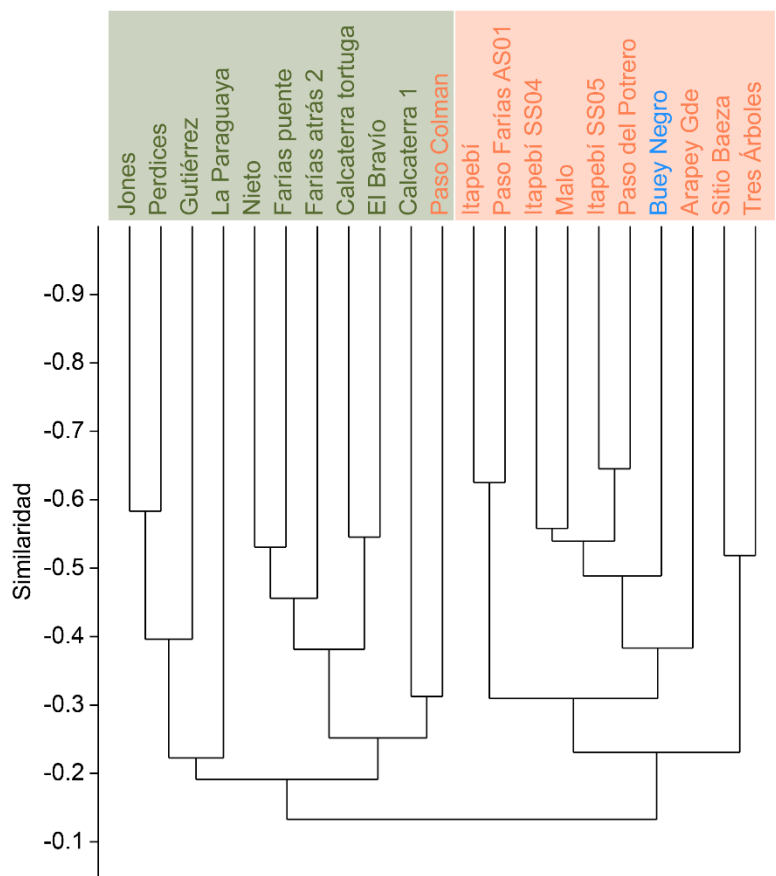


Figura 5.17. Análisis de cluster (UPGMA) con índice de similaridad de Bray-Curtis para la matriz de frecuencias. En letras verdes localidades de la Formación Dolores, en letras naranjas localidades de la Formación Sopas, letras azules localidad del Holoceno. Sombreado verde: ensamble Dolores, sombreado naranja: ensamble Sopas.

Presencia-ausencia

La matriz de presencia-ausencia se analizó mediante el índice de similaridad de Kulczynski (figura 5.18). Para esta matriz, las localidades se ordenan en tres grupos. El grupo externo está dado por las dos localidades de Estancia Calcaterra: Calcaterra 1 y Tortuga. Luego se forman los dos grupos que se venían observando hasta ahora para la matriz de frecuencias, el ensamble Dolores compuesto por el resto de las localidades de Formación Dolores y Paso Colman de Formación Sopas, y por el otro lado, el resto de las localidades de Formación Sopas y Buey Negro del Holoceno. Dentro del ensamble Dolores hay dos subgrupos, uno compuesto por Perdices y Arroyos Gutiérrez, y el otro por el resto de

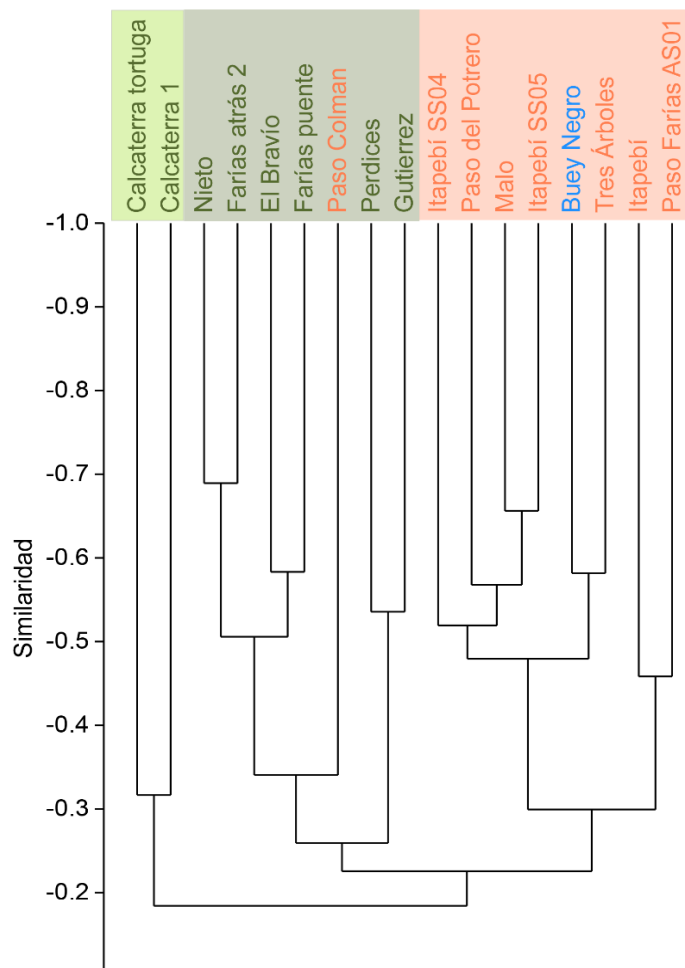


Figura 5.18. Análisis de cluster (UPGMA) con índice de similaridad de Kulczynski, para la matriz de presencia-ausencia. En letras verdes localidades de la Formación Dolores, en letras naranjas localidades de la Formación Sopas, letras azules localidad del Holoceno. Sombreado verde lima: ensamble Calcaterra, sombreado verde: ensamble Dolores, sombreado naranja: ensamble Sopas.

las localidades más Paso Colman (Formación Sopas). En el ensamble Sopas hay diferenciados tres subgrupos, Paso Farías (AS01) con Itapebí, otro compuesto por Buey Negro (Holoceno) y Tres Árboles, y el tercer grupo con las restantes localidades de Sopas.

Discusión

Todas las técnicas estadísticas utilizadas, ya sea índices, análisis de ordenamiento (NMDS, AC) o de agrupamiento, muestran claramente dos grandes grupos: por un lado, el *ensamble Sopas*, compuesto por las localidades de la Formación Sopas: Itapebí R31, SS04 y SS05, Paso del Potrero, Arroyo Malo, Tres Árboles y Paso Farías, y con ellas Buey Negro (Holoceno) y a veces los Arroyos Gutiérrez (Formación Dolores). La segunda agrupación, *ensamble Dolores*, se compone de las localidades de la Formación Dolores (a veces sin los Arroyos Gutiérrez), y se agrega la localidad de Paso Colman de la Formación Sopas. Los Arroyos Gutiérrez (Fm. Dolores), se ubican en el índice de distancias de Chord y en los ordenamientos (NMDS y AC) dentro del ensamble Sopas. Esto probablemente se deba a que es la única localidad de la Formación Dolores que registra presencia del género *Cyanocyclas*, la cual está presente en la mayoría de las localidades de la Formación Sopas, pero en ninguna otra de la Formación Dolores. El caso de Paso Colman (Formación Sopas) que se ubica siempre en el ensamble Dolores, se explica por la presencia de *Biomphalaria peregrina*, especie que no se registra en el resto de las localidades de la Fm. Sopas y sí lo hace en varias de la Fm. Dolores.

6. Paleoecología

Composición de los ensambles

De acuerdo con los resultados cuantitativos del capítulo anterior, hay una clara división en dos ensambles a partir del contenido taxonómico de las localidades. Por un lado, el ya denominado *ensamble Sopas* que integra a la mayoría de las localidades de la Formación Sopas (excepto Paso Colman) de los Departamentos Río Negro, Paysandú, Salto, Tacuarembó y Artigas, la localidad holocénica Buey Negro (Salto) y la localidad los Arroyos Gutiérrez de la Formación Dolores (Río Negro). Por otro lado, está el *ensamble Dolores*, compuesto por la mayoría de las localidades de Formación Dolores (excepto los Arroyos Gutiérrez) de los Departamentos de Soriano y Canelones y la localidad Paso Colman de la Formación Sopas (Departamento de Tacuarembó).

Ambos ensambles presentan un conjunto de especies característico y diferente del otro como se detalla a continuación.

Ensamble Sopas

El ensamble Sopas está dominado principalmente por tres familias: el 36% de los registros corresponde a Cyrenidae (*Cyanocyclus*), el 32 % a Tateidae (*Potamolithus*) y el 26 % a Cochliopidae (*Heleobia*); estas tres familias representan el 94 % de los registros de este grupo (figura 6.1). En menor medida se registra el orden Unionida (*Diplodon*, *Anodontites*) con un 2 % de representación; y las familias Sphaeriidae (*Pisidium*, *Afropisidium*, *Musculium*) con 1,4 % y Ampullariidae (*Pomacea*, *Asolene*) con 1 % de presencia en este ensamble. Por último, las familias Chiliniidae, Ancylinae, Planorbinae y Odontostomidae se encuentran con menos del 1 % de presencia.

Otros fósiles identificados fueron restos de decápodos continentales (fragmento de quela); ostrácodos de la superfamilia Cypridoidea; girogonitos de plantas acuáticas (Characea); restos de mamíferos (Rodentia) y restos de peces (dientes, espinas).

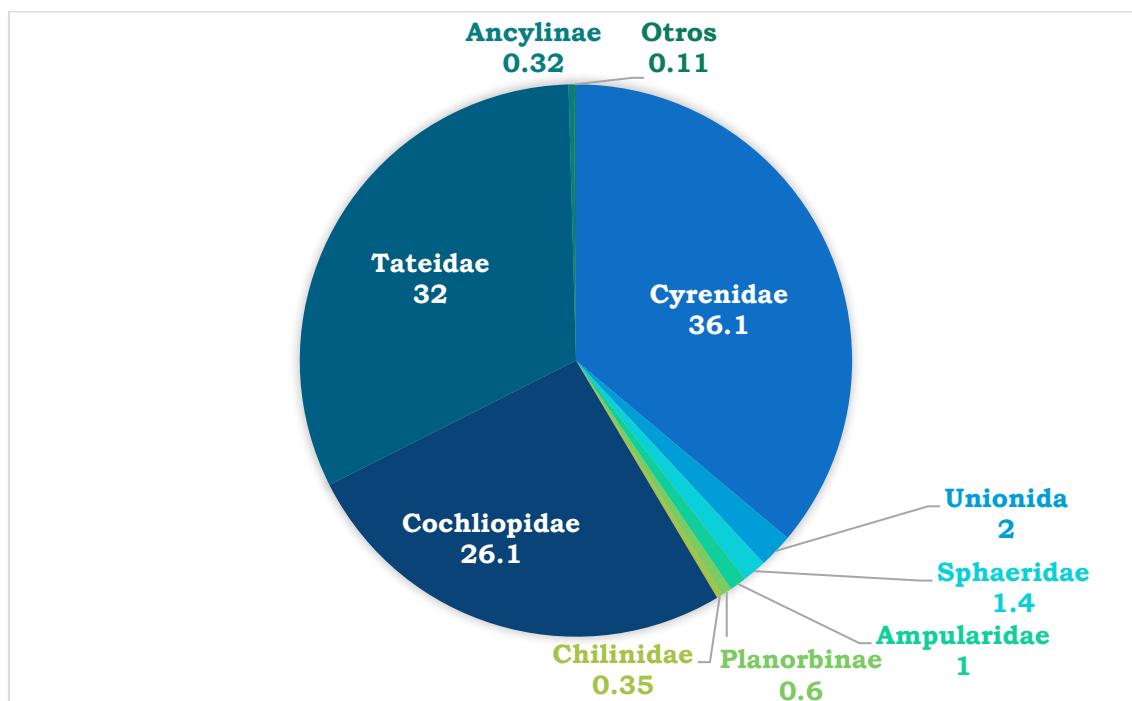


Figura 6.1. Porcentaje de representación de las familias de moluscos en el Ensamble Sopas.

Ensamble Dolores

El ensamble Dolores está dominado por tres familias también; el 54,4 % de los registros corresponde a Cochliopidae (*Heleobia*), el 20,2 % a Planorbinae (*Biomphalaria*, *Drepanotrema*) y el 16 % a Sphaeridae (*Pisidium*, *Afropisidium*, *Musculium*). En otras palabras, aproximadamente el 90% de los registros corresponde a estas tres familias (figura 6.2). Con menor registro, tenemos a Ancylinae con 4,5 % de representación; Ampullariidae (1,8 %) y Unionida (1,3 %), y por último Succineidae, Physidae, Tateidae y otros taxones de gasterópodos terrestres están registrados con menos del 1 %.

Otros fósiles presentes corresponden a elementos dulceacuícolas: ostrácodos, girogonitos de carofitas y restos de peces de pequeño tamaño.

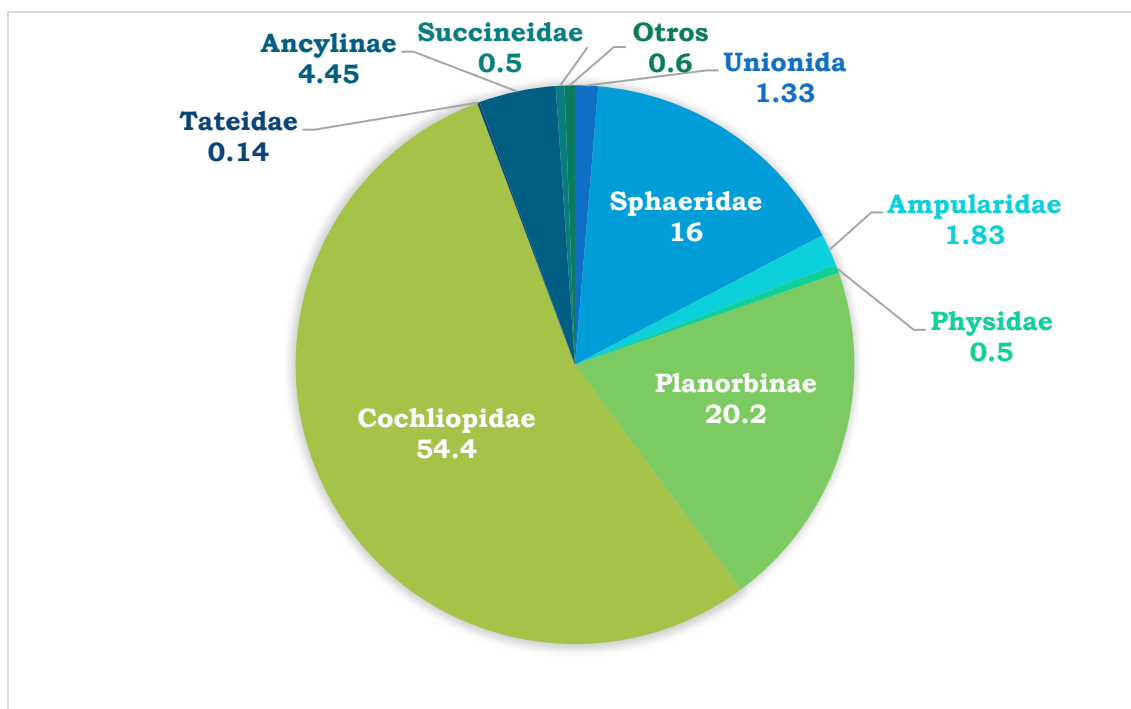


Figura 6.2. Porcentaje de representación de las familias de moluscos en el Ensamble Dolores.

Discusión

Ambos ensambles difieren notoriamente. Si bien tienen elementos en común (Cochliopidae, Unionida, Ampullariidae), las proporciones son diferentes. El ensamble Sopas se caracteriza por la presencia de los géneros *Cyanocyclas* (Cyrenidae) y *Potamolithus* (Tateidae); en el caso del primero es exclusivo del ensamble Sopas, y el segundo se encuentra allí en una proporción del 32 %, mientras que en el ensamble Dolores apenas se registra con menos del 1 %. Otro elemento exclusivo del ensamble Sopas, aunque menos abundante, es la presencia del género *Chilina*.

Por otro lado, el ensamble Dolores se caracteriza por la presencia de Planorbinae (*Biomphalaria* y *Drepanotrema*) y Sphaeridae (*Pisidium*, *Afropisidium* y *Musculium*). *Heleobia* (Cochliopidae) es un elemento abundante en ambos ensambles, aunque la proporción en el ensamble Dolores duplica la del ensamble Sopas. Los planórbinos, *Pisidium* y *Musculium* están presentes en ambos ensambles, pero mientras que son elementos dominantes en el ensamble Dolores, en el ensamble Sopas se registran en el entorno del 1 % respecto al total de especies. Los elementos exclusivos del ensamble Dolores son las familias Physidae y Succineidae.

En cuanto a los otros gasterópodos terrestres, el género *Zylchogira* está registrado con un ejemplar para cada ensamble. El género *Bulimulus* se encuentra únicamente en el ensamble Sopas, mientras que el ensamble Dolores registra las especies *Miradiscops brasiliensis* y *Plagiodontes dentatus*.

Distribución de las especies por edad

En esta sección se analizará cualitativamente la distribución temporal de las especies, para luego evaluar su relevancia en la reconstrucción paleoambiental. Es de rigor hacer notar que no es el objetivo de esta sección hacer un análisis del recambio específico a lo largo del tiempo, ya que para esto se necesitaría tener secuencias correlativas dentro de los mismos yacimientos, además de que en el caso del Holoceno solo hay una localidad registrada y con muy pocos fósiles. Tampoco se cuenta con dataciones para todas las localidades, por lo que pueden quedar especies no representadas en un rango de edad determinado.

Las edades se dividieron en tres grupos (tabla 8, capítulo 3): el primero comprende las localidades con edades mínimas entre 38.000 a 48.000 años (todas localidades de Formación Sopas); el segundo está compuesto por las localidades con edades entre 13.000 a 20.000 años (algunas de Formación Sopas y todas las de Formación Dolores) y el tercer grupo es en los hechos una sola localidad de 6.500 años (tabla 21 anexo, figura 6.3). Solo se consideraron las especies con al menos dos registros para una misma edad y que estuvieran identificadas a ese nivel taxonómico (se descartaron los registros a nivel de género y/o familia).

38.000 a 48.000 años

Sólo cuatro especies se registran en este rango de forma exclusiva: *Bulimulus rushi*, *Diplodon wymanii*, *D. charruanus* y *Heleobia parchappii*. Las especies que tienen mayoritariamente sus registros en esta edad (~90

%) son las dos de *Potamolithus* (*P. vile* y *P. lapidum*) y el bivalvo *Diplodon peraeformis*.

Los gasterópodos *Chilina parva*, *Asolene spixii*, *Heleobia* cf. *H. australis*, *Anisancylus* cf. *A. obliquus*, y los bivalvos *Cyanocyclus* cf. *C. limosa*, *Musculium argentinum* y *Diplodon rhuacoicus* tienen una representación cercana al ~40 - 50 % de sus registros en este rango de edades.

Por último, las especies con pocos registros en esta edad (< 10%) son *Pisidium vile*, *Afropisidium sterkianum*, *Pomacea canaliculata*, *P. lineata* y *Uncancylus concentricus*.

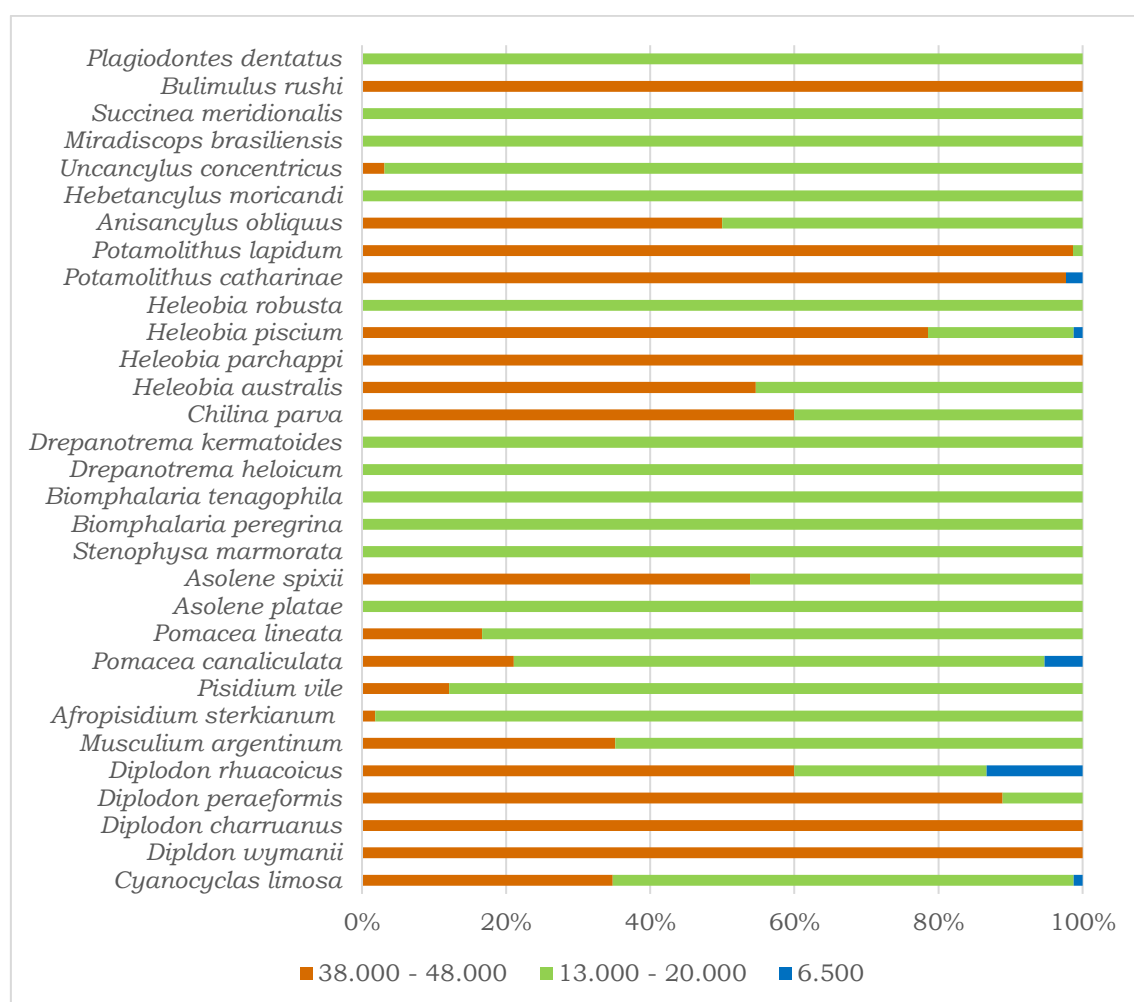


Figura 6.3. Distribución de las especies por conjunto de edades.

13.000 a 20.000 años

Al igual que en el grupo de edades anterior, hay especies exclusivas de este rango: los gasterópodos *Plagiodontes dentatus*, *Succinea meridionalis*, *Miradiscops brasiliensis*, *Hebetancylus moricandi*, *Heleobia robusta*, todas las especies de planórbidos (*Biomphalaria* y *Drepanotrema*), *Stenophysa marmorata* y *Asolene platae*. Especies con una presencia dominante en esta edad (~80 a 90 % de su registro) son los bivalvos *Pisidium vile* y *Afropisidium sterkianum*, las especies de *Pomacea* (*P. canaliculata* y *P. lineata*) y *Uncancylus concentricus*.

Las especies con un registro del ~40 a 50% son las mismas que para el rango anterior: *Chilina parva*, *Asolene spixii*, *Heleobia* cf. *H. australis*, *Anisancylus* cf. *A. obliquus*, y los bivalvos *Cyanocyclus* cf. *C. limosa*, *Musculium argentinum* y *Diplodon rhuacoicus*. *Cyanocyclus* tiene mayor registro en este rango de edades respecto al rango anterior, y lo opuesto ocurre con *Diplodon rhuacoicus*.

Diplodon peraeformis y *Potamolithus lapidum* tienen registros menores al 10% para esta edad.

6.500 años

En este rango de edad no hay especies exclusivas y tampoco con registros del entorno de 50%, lo que es esperable porque es un grupo con una sola localidad.

La especie más representada (con el 10 % de su registro) es *Diplodon rhuacoicus*. Le sigue *Pomacea canaliculata* con el 5 % de su registro en esta edad. Por último, las especies *Cyanocyclus* cf. *C. limosa*, *Potamolithus catharinae* y *Heleobia piscium* tienen muy bajo registro en este rango (<3 %).

Discusión

La distribución temporal más llamativa es la del género *Cyanocyclas* y la especie *Chilina parva*. Ambas fueron registradas exclusivamente en el ensamble Sopas (ver inicio de este capítulo), que tiene mayoría de especies características de la Formación Sopas, y que presenta en la mayoría de sus localidades un rango de edades ~38.000-48.000. Por otra parte, ambas especies están representadas con casi el 50% de su registro en los otros dos grupos de edades más jóvenes. Si bien el resultado es llamativo, tiene una explicación bastante simple. Se debe a que las localidades Paso Farías (AS01) y Tres Árboles (Formación Sopas) tienen las edades más recientes dentro de la Formación Sopas, en el entorno de los 14.000 a 20.000 años. Paso Farías tiene una dominancia de más del 90% de *C. limosa* (ver capítulo 5) conteniendo entonces esta localidad la mayoría de los registros de la especie. Asimismo, la mitad de los registros de *C. parva* están en la localidad de Tres Árboles. Entonces, si bien ambas especies son exclusivas del ensamble Sopas, se reparten casi equitativamente entre los dos rangos de edades.

El resto de la distribución de las especies por edad es congruente con la correlación entre los conjuntos de localidades que integran cada grupo de edad y la Formación a la pertenecen.

Paleoambientes

Cómo se adelantó en el Capítulo 1 (Introducción), las asociaciones de moluscos en general, y los ensambles de moluscos continentales en particular, son buenos indicadores ambientales y permiten identificar

distintos paleoambientes a partir de los requisitos ecológicos del conjunto de especies presente en un lugar y momento dados (De Francesco, 2007; De Francesco & Hassan, 2013; Steffan et al., 2014; Cabrera et al., 2018).

En el caso del Cuaternario de Uruguay se identificaron dos ensambles claramente distintos en cuanto a su composición fosilífera, que también representan diferentes ambientes y subambientes asociados.

En esta sección se analizarán los parámetros ambientales asociados a los taxones identificados y su aplicación posterior en la reconstrucción del paleoambiente vinculado a cada ensamble.

Bivalvos

Los bivalvos dulceacuícolas tienden a ser bastante adaptables a una variedad de entornos (Dillon, 2004); sin embargo, tienen una cierta preferencia en cuanto al tipo de sustrato y velocidad de corriente, lo que los lleva a ordenarse espacialmente en los ambientes considerando estos dos factores (Stern, 1983; Huehner, 1987; Dillon, 2004; Cummings & Graf, 2015). Debido a que la mayoría de los bivalvos son filtradores, la turbidez y contaminación del medio son también condicionantes para su presencia, especialmente la contaminación, siendo bioindicadores por ejemplo de metales pesados (Waykar & Deshmukh, 2012; Premalatha et al., 2020).

Unionida

Los bivalvos unionidos (*Diplodon*, *Anodontites*), si bien tienen una gran adaptación a variados ambientes, suelen ser más frecuentes en ambientes lóticos, con corrientes moderadas a semi rápidas, y se

distribuyen mayoritariamente en el entorno de un metro de profundidad (Stern, 1983; Huehner, 1987). Tienen hábito semiinfaunal, y tienden a habitar una variedad de sustratos desde relativamente firmes a algo blandos (pero no muy blandos), y con variedad granulométrica, desde sedimentos gruesos (grava), a arenosos y pelíticos (Stern, 1983; Huehner, 1987; Dillon, 2004; Cummings & Graf, 2015). Al mismo tiempo, se ha notado una selección en cuanto a la granulometría y firmeza del sustrato, en general aquellas especies con conchillas gruesas y pesadas están adaptadas a habitar en las granulometrías más gruesas (grava) y sustratos relativamente firmes, en ambientes con velocidad de corriente moderada a alta. Además, tienden a habitar formando grupos densos (Cummings & Graf, 2015). Todo esto se observa en los ensambles en los que se registran las especies *D. charruanus*, *D. peraeformis* y *D. wymanii*; las tres son especies con conchillas gruesas y pesadas, de gran tamaño, las cuales se registran en grandes acumulaciones en los niveles granulométricos más gruesos (ej. Arroyo Malo, Itapebí SS05, ver capítulo 3). Estas tres especies son exclusivas del ensamble Sopas.

Las especies de uniónidos con conchillas más livianas y delgadas (ej. *Anodontites*, *D. rhuacoicus*), están adaptadas a habitar en sedimentos finos, pelíticos o arena fina, y ambientes con menor velocidad de corriente (Cummings & Graf, 2015). En el caso de *D. rhuacoicus*, lo encontramos en los dos ensambles, pero es el único uniónido que se registra para el ensamble Dolores.

Cyrenidae

La familia Cyrenidae comprende numerosos géneros, entre ellos *Cyanocyclas* y *Corbicula*. El género *Cyanocyclas* es endémico de América del Sur (Clavijo, 2014), y para el Cuaternario de Uruguay se registró

como-*Cyanocyclus* cf. *C. limosa*. Hay muy pocos trabajos acerca de la ecología de las especies de *Cyanocyclus*, ya que por lo general se enfocan en aspectos taxonómicos y de distribución biogeográfica (Clavijo, 2014; Clavijo & Carranza, 2018). Por otro lado, el género *Corbicula*, originario de Asia, tiene hoy en día una distribución mundial debido a su gran capacidad de colonización y presenta especies invasoras en varias partes del mundo, compitiendo con la fauna local, especialmente las poblaciones de bivalvos (Clavijo & Carranza, 2018). Dado que *Corbicula* es de la misma familia que *Cyanocyclus* y tiende a desplazar a esta última ocupando sus nichos, pueden servir de referencia los requisitos de la especie invasora (más estudiada) respecto a la autóctona de la que hay menos información. De acuerdo con Clavijo (2014), ambos géneros son tanto infaunales como semiinfaunales, pero *Corbicula* es más superficial (en caso de estar enterrada) que *Cyanocyclus*, que posee sifones más largos y que por lo tanto puede adaptarse a sustratos blandos, aunque en ausencia de la especie invasora, ocupa las áreas de sustrato firme. En resumen, *Cyanocyclus* sería capaz de adaptarse a variedad de sustratos, y tiende a habitar ambientes lóticos con corrientes moderadas a bajas (Clavijo, 2014). Al no tener competencia en el pasado, podría encontrarse en ambientes tanto con sustrato firme como blando, mientras que hoy en día se encuentra relegada a ambientes con sustrato blando que la especie invasora no puede colonizar (Scarabino, 2004b; Scarabino & Mansur, 2007; Clavijo et al., 2010; Clavijo, 2014; Clavijo & Carranza, 2018).

Comparando con el registro fósil, en general los hallazgos de *Cyanocyclus* se asocian a niveles de grava fina, arena o pelitas, diferenciados de los niveles de *Diplodon* (ej. Arroyo Malo); lo mismo se observa en las localidades SS04 y SS05 del Arroyo Itapebí Grande, donde

en la primera encontramos niveles de *Cyanocyclas* en posición de vida y ausencia de *Diplodon* en sedimentos arenosos, mientras que en SS05 tenemos niveles de grava con matriz arenosa con *Diplodon*, y niveles más finos, arenosos, con *Cyanocyclas*, ésta última es exclusiva del ensamble Sopas.

Spheridae

La familia Spheridae tiene una distribución mundial, con un registro fósil que data del Mesozoico (Tanke & Brett-Surman, 2001; de Kock & Wolmarans, 2008). Las especies de esta familia son de pequeño tamaño (unos pocos milímetros o menos). En cuanto al ambiente, Dillon (2004) resume: “...*But as a broad generalization, Pisidium are more characteristic of calmer (perhaps deeper) regions with fine sediment, Sphaerium more characteristic of coarse sediments and higher flows, and Musculium intermediate.*”. En el caso del género *Pisidium*, presenta la capacidad de habitar en ambientes de sedimento muy fino e incluso con cierta turbidez en el agua (Dillon, 2004). Debido a su pequeño tamaño, los fluidos a su alrededor se comportan físicamente en forma diferente a como lo hacen en bivalvos más grandes; para un organismo de muy pequeño tamaño, el agua es un medio viscoso. En el caso de *Pisidium*, emplea cilias para generar microcorrientes a su alrededor de forma de generar un flujo que movilice el agua que lo rodea (Dillon, 2004; Cummings & Graf, 2015). Por otro lado, Heard (1977) reportó que la mayoría de los *Pisidium* se encuentran en ambientes permanentes tanto lóticos como lénticos, mientras que el género *Musculium* tiende a habitar preferentemente ambientes temporales.

Los esféridos se registraron con tres géneros para el Cuaternario, *Pisidium*, *Afropisidium* y *Musculium*. La gran mayoría de ellos se

encuentran en el ensamble Dolores (~90% de los esféridos registrados) en prácticamente todas sus localidades. Mientras tanto, solo el 10% se encuentra en el ensamble Sopas, y mayoritariamente en dos localidades: Arroyo Malo (nivel de *Cyanocyclas*) e Itapebí SS04, también asociados a *Cyanocyclas*.

Gasterópodos

Siendo la clase más diversa y que ha colonizado prácticamente todos los ambientes dentro de los moluscos, no necesariamente puede ser la más informativa. En particular los gasterópodos terrestres han tenido que adaptarse a ambientes fluctuantes, con cambios en materia de humedad, precipitación, temperatura, y esta capacidad de adaptación hace que puedan dar menos información a la hora de determinar un ambiente. Por otro lado, los gasterópodos de agua dulce tienen requerimientos específicos o preferencias en cuanto al ambiente que habitan, lo que permite extrapolar la información hacia los ensambles de fósiles, de modo de poder describir el paleoambiente que habitaban (Tietze & De Francesco, 2010).

La composición de las asociaciones de gasterópodos dulceacuícolas actuales está principalmente determinada por la competencia y la predación, y secundariamente por la concentración de calcio, la dureza y el pH del medio (Lodge et al., 1987; Briers, 2003; Turner et al., 2007; Pyron et al., 2009; Hoverman et al., 2011; Pyron & Brown, 2015), pero casi ninguno de estos parámetros puede ser medido u observado a partir de los fósiles; sin embargo, algunos de ellos pueden ser inferidos (De Francesco, 2007; De Francesco & Hassan, 2009; Tietze & De Francesco, 2010; De Francesco et al., 2010; De Francesco et al., 2020).

Dentro de los grupos taxonómicos identificados para el Cuaternario de Uruguay, algunos son particularmente informativos en cuanto al ambiente en que habitaron y la totalidad del ensamble da una idea general. En esta sección se hará énfasis y discutirán los ambientes dulceacuícolas identificados a partir de los restos fósiles.

Ampullaridae

Los ampuláridos son un grupo extendido en América, África y Asia. Algunas especies neotropicales han sido llevadas por diversas causas (acuiculturismo, alimentación) hacia otras regiones, donde se han convertido en especies invasoras debido a su gran capacidad de adaptación (Thiengo et al., 2020). Una de las características de este grupo es la división de la cavidad paleal, que separa un pulmón de un lado para respirar aire directamente y una branquia monopectinada del otro, lo que les permite un modo de vida anfibio (Hayes et al., 2012; Thiengo et al., 2020).

Son un grupo extensamente estudiado, tanto por el hecho de ser especies invasoras en algunas regiones, como por ser biocontroladores de especies asociadas a enfermedades humanas (planórbidos), y también como control de macrofitas (Pointier et al., 1988; Simberloff & Stiling, 1996; Dillon, 2004; Barbitta, et al., 2020; Thiengo et al., 2020).

Los ampuláridos habitan prácticamente cualquier ambiente dulceacuícola, pero son más frecuentes en ambientes lóticos someros, en general de fondo barroso, con abundante vegetación y con poca a nula corriente de agua, incluyendo cuerpos de agua sujetos a desecación (Hayes et al., 2015). Se asocian mayormente a macrofitas acuáticas en el borde de los cuerpos de agua, y necesitan de zonas emergidas de sustrato

firme, que pueden ser tanto rocas como otras plantas, para depositar sus huevos y salir a respirar (Turner, 1996). Son de alimentación generalista; principalmente se alimentan de macrofitas, pero pueden hacerlo de otros vegetales, o de invertebrados de pequeño tamaño, incluyendo otros gasterópodos (Dillon, 2004; Hayes et al., 2015; Barbitta, et al., 2020).

Para el Cuaternario se registraron los géneros *Pomacea* y *Asolene* para ambos ensambles, la especie *Asolene platae* se registró únicamente en el ensamble Dolores. Toda la información ambiental anterior aplica al género *Pomacea*; respecto al género *Asolene* es muy poco lo que sabe sobre sus preferencias de hábitat, más allá de que se lo ha encontrado asociado a ambientes similares que *Pomacea* (Hayes et al., 2015).

Heleobia (Cochliopidae)

El género *Heleobia* está muy extendido en América del Sur, con numerosas especies y con capacidad de colonizar ambientes con diferentes grados de salinidad, desde agua dulce a salobres (De Francesco, 2007; De Francesco et al., 2010; Clavijo et al., 2011; De Francesco & Blasi, 2012; Collado, 2020). Una característica de este grupo es la plasticidad morfológica de su conchilla frente a variaciones de salinidad del medio. Las poblaciones de *Heleobia* presentan diferentes morfotipos de acuerdo con gradiente de salinidad, así como una zonación específica (De Francesco, 2007; De Francesco et al., 2010). Esto por un lado puede ser importante a nivel de la reconstrucción paleoambiental, pero a su vez dificulta la identificación específica de los fósiles, porque diferentes especies se vuelven convergentes en cuanto a la forma de su conchilla, y al mismo tiempo, ejemplares de una misma especie pueden no parecerse entre sí (De Francesco, 2007). Las especies actuales pueden ser identificadas a partir de las partes blandas, pero estas están ausentes

en los restos fósiles. De esta manera, lamentablemente la información paleoambiental de detalle raras veces puede ser confiable a partir de *Heleobia* fósiles.

En el caso de los ensambles del Cuaternario de Uruguay, *Heleobia* se registró para ambos y en abundancia, sobre todo en el ensamble Dolores, pero todas las especies fueron clasificadas con alguna duda (cf.). Cabe destacar que *Heleobia robusta* se registró únicamente para el ensamble Dolores; esta especie hoy en día se registra en lagunas costeras mixohalinas de Brasil y Uruguay (da Silva & Veitenheimer-Mendes, 2004; Clavijo et al., 2011).

Potamolithus (Tateidae)

Este género endémico de América del Sur pertenece a la familia Tateidae, de distribución gondwánica (Collado, 2020). Está representado por cerca de 50 especies, encontrándose muchas de ellas asociadas a la cuenca del Río Uruguay (Collado, 2020; Collado et al., 2021; de Lucía et al., 2021).

En cuanto al ambiente, habitan predominantemente ambientes lóticos de fondo rocoso o firme, en forma epigea o a veces hipogea. Con mucha menos frecuencia pueden ser encontrados en ambientes arenosos, lénticos o sobre vegetación acuática (López Armengol & Darrigan, 1998; Gutiérrez Gregoric & de Lucía, 2016; de Lucía & Gutiérrez Gregoric, 2017; Collado, 2020; de Lucía et al., 2021). Otra característica del grupo es que en los lugares en que habitan pueden ocurrir varias especies en simpatria (López Armengol & Darrigan, 1998).

Este género fue registrado casi con exclusividad para el ensamble Sopas, dónde se registra para la mayoría de las localidades con dos especies, *P. lapidum* y *P. catharinae*.

Chilinidae

La familia Chilinidae, endémica de América del Sur, está compuesta por un único género (*Chilina*) (Ovando & Gutiérrez Gregoric, 2012; Gutiérrez Gregoric et al., 2014; Gutiérrez Gregoric, 2020). Sus especies pueden encontrarse en variados ambientes, desde lóticos hasta lénticos, pero particularmente en las cuencas del Río Uruguay y Río de la Plata son frecuentemente de ambiente lótico, agua cristalina, y con velocidades de corriente moderadas a altas, encontrándose algunas especies incluso en rápidos y caídas de agua (Gutiérrez Gregoric & Rumi, 2008; Tietze & De Francesco, 2010; Gutiérrez Gregoric & de Lucía, 2016; De Francesco et al., 2020; Gutiérrez Gregoric, 2020).

Para el Cuaternario se registró la especie *Chilina parva* únicamente para el ensamble Sopas.

Physidae

Los fisidos son un grupo muy adaptable de moluscos dulceacuícolas. Tienen una distribución global y se adaptan tanto a ambientes lóticos como lénticos (Dillon, 2004; Albretch et al., 2009; Cuezco, 2020). Este grupo posee cierta tolerancia a la desecación, principalmente sus huevos (Wood et al., 2011), y es muy conocida su tolerancia a habitar ambientes estresantes, en particular ambientes con cierto grado de contaminación (Taylor, 2003; Albrecht et al., 2009). Un estudio de Arendt (2015), acerca de la relación del tamaño de la conchilla

respecto a la temperatura, concluyó que en todas excepto una población de las especies del género *Physa*, los individuos presentaron conchillas más grandes en ambientes fríos (~8 - 6 mm) que en ambientes cálidos (<5 mm). Respecto a esto último, comparando el tamaño de fisidos del Cretácico tardío de Uruguay con otros indicadores, se infirió una temperatura cálida para unidades de esa edad (Cabrera et al., 2018, Veroslavsky et al., 2019).

Los ejemplares de fisidos (*Stenophysa*) identificados para el Cuaternario corresponden todos al ensamble Dolores.

Ancylinae

La subfamilia Ancylineae engloba a todas las lapas de agua dulce. Todas se asocian a sustrato firme, por lo que en ambientes lénticos es frecuente encontrarlas adheridas a restos de hojas en descomposición, plantas acuáticas de hoja gruesa y firme y restos de madera, mientras que en ambientes lóticos es frecuente encontrarlas adheridas a rocas y sobre los tallos de las macrófitas emergentes (Lanzer, 1996; Santos, 2003; Tietze & De Francesco 2010; Santos et al., 2020). Martín & Díaz (2012) reportan que el tamaño de las conchillas en poblaciones de *Uncancylus concentricus* está determinado principalmente por la temperatura del agua, así como el reclutamiento de juveniles, que ocurre principalmente en la primavera y el verano. Algunas generalidades aplican a este grupo: son siempre indicadores de sustrato firme, viven a poca profundidad, y requieren de la presencia de películas algales que es de lo que se alimentan (Dillon, 2004; Tietze & De Francesco, 2010).

Los ancílinos fueron registrados para el Cuaternario de Uruguay en varias localidades de ambos ensambles, pero fueron más abundantes y diversos en el ensamble Dolores.

Planorbinae

A diferencia de otros grupos de gasterópodos, en los que la información sobre su hábitat es pobre por falta de estudios, en los planorbinos pasa lo contrario, es un grupo con una amplia distribución, y es especialmente importante por su importancia médica al ser huéspedes intermediarios de enfermedades sobre todo asociadas a platelmintos (Paraense, 1970, 1975; DeJong et al., 2001; Yong et al., 2001; Dillon, 2004; Lopes et al., 2017; Fernandez et al., 2020).

La principal característica que engloba a este grupo en cuanto al hábitat, es que todos se encuentran en ambientes lénticos o lóticos de poca profundidad con muy baja velocidad de corriente (< 30 cm/s) (Rey, 2011; Lopes et al., 2017). Estos ambientes pueden ser bañados, charcos temporales, lagos someros, cañadas o remansos de arroyos; el sustrato en general es barroso, con abundante materia orgánica y vegetación, esta última especialmente hacia los márgenes del cuerpo de agua, aunque también puede colonizar áreas con sustrato firme si hay presencia de materia orgánica en abundancia (Olazarri, 1981a; 1981b; Dillon, 2004; De Francesco, 2010; Rey, 2011; Lopes et al., 2017). El pH del ambiente en general es neutro a ligeramente alcalino (pH 6-7) (Rey, 2011), aunque existen registros de *Biomphalaria* en localidades con hasta 10,5 (De Francesco & Hassan, 2009; Tietze & De Francesco, 2010; Hassan et al., 2012).

Otra característica importante de este grupo es su capacidad de enquistarse en caso de que el ambiente les sea desfavorable (por ej. períodos de desecación o cambios en la composición del agua), pudiendo estar en este estado durante largos períodos, para luego volver a recolonizar el área una vez que las condiciones les son favorables nuevamente (Cridland, 1967; Pieri et al., 1980; Bonetto et al., 1982; Vianey-Liaud & Lancastre, 1986; Ohlweiler & Kawano, 2001; Ohlweiler & Kawano, 2002; Lopes et al., 2017).

Los planorbinos están representados por los géneros *Biomphalaria* y *Drepanotrema*, registrados exclusivamente para el ensamble Dolores. Dentro de *Biomphalaria* además se reconocieron dos especies, de las cuales la más abundante fue *B. peregrina*, mientras que *B. tenagophila* tuvo pocos registros, con un pico en la localidad Farías atrás 2. La principal diferencia notada entre esta localidad y las demás donde ocurre *B. peregrina* es el sedimento; Farías atrás 2 presenta un sedimento arenoso con poca matriz pelítica, mientras que donde se registró *B. peregrina* el sedimento es de arena fina con abundantes pelitas.

Succineidae

Este grupo que comprende a dos de los géneros identificados para el Cuaternario (*Succinea* y *Omalonyx*), no es de los más informativos. Los succineidos son gasterópodos terrestres, con una distribución global, y si bien presentan una gran adaptación al medio terrestre, especies como *S. meridionalis* tienen un hábito de vida anfibio, y se encuentran siempre más asociados a ambientes acuáticos someros, con abundante barro y vegetación (Steffan et al., 2014; Arruda & Barker, 2020).

Esta familia fue registrada únicamente para el ensamble Dolores.

Otros gasterópodos terrestres

Si los moluscos dulceacuícolas de América del Sur están poco estudiados en cuanto a sus hábitos ecológicos, bastante menos estudiados están los gasterópodos terrestres. Además, globalmente el ambiente terrestre es aún más estresante que el dulceacuícola, dado que no solo la disponibilidad de nutrientes, especialmente el CaCO_3 , es escasa, sino que también las condiciones son mucho más fluctuantes en cuanto a tasas de humedad, precipitación, exposición solar etc. (Dillon, 2004; Pyron & Brown, 2015). Esto lleva a que los gasterópodos terrestres sean mucho más adaptables a cambios en el ambiente, y capaces de colonizar una amplia variedad de nichos (Coppo & Glowacki, 1983; Cuezco et al., 2013). Asimismo, está demostrado que esta capacidad de colonización tiene también como consecuencia la existencia de variación morfológica en las conchillas; por ejemplo, en el género *Bulimulus* se encuentran para una misma especie diferencias en cuanto a la morfología de la conchilla en distintas poblaciones que colonizaron diferentes áreas (Breure, 1974; Miquel, 1991; Parent & Crespi, 2006, 2009; Parent, 2012; Triantis et al., 2016; Kraemer et al., 2019; Cabrera et al., 2021). Esto podría ser informativo si hubiera un patrón de modificación de la conchilla asociado al ambiente como ocurre con ejemplares actuales de *Heleobia*, pero no hay estudios al respecto aún.

En cuanto a la temperatura, se puede identificar una cierta zonación de diferentes especies, asociadas a rangos de temperatura (Simone, 2006). Algunos pocos géneros se vinculan a lugares con poca vegetación y rocosos (Clausiliidae) (Solem, 1978; Solem, 1979), mientras que otros son más frecuentes en ambientes más húmedos y con

abundante vegetación (*Megalobulimus*, *Miradiscops*, *Plagiodontes*) (Simone, 2006).

Otros fósiles

Otros elementos dulceacuícolas registrados fueron ostrácodos (Cypridoidea), girogonitos de plantas acuáticas (probablemente charáceas) y un dactylus de decápodo. Más allá que son todos elementos de agua dulce, no era el objetivo de la tesis profundizar en otros taxones que no fueran moluscos, y queda como tarea a futuro la identificación de estos grupos para complementar la información ambiental provista por los moluscos.

Respecto a vertebrados, se registraron restos de peces de pequeño tamaño para varias localidades, y dientes de micromamíferos y restos de megafauna. En cuanto a esta última, es conocida la información paleoambiental que provee, en particular para la Formación Sopas (ver Ubilla & Martínez, 2016 y literatura allí citada). Para la Formación Sopas hay una conjunción de vertebrados típicos de ambiente semi-cerrado a abierto (*Rhea*, *Cariama*, *Equus*, *Hippidion*), así como presencia de cámaras de estivación de lombrices que indican alternancia estacional (Verde et al., 2007). En el caso de la Formación Dolores, la información ambiental a partir de otros fósiles indica ambiente árido a semi-árido con pastizales (*Microcavia*, *Galea*, *Lama* y registros de polen entre otros, Ubilla et al., 2016; Ubilla & Martínez, 2016).

Interpretación paleoambiental

Las interpretaciones que se van a desarrollar a continuación analizan los posibles escenarios a partir de la información paleoecológica brindada por los moluscos, teniendo en consideración que la mayoría de las asociaciones fósiles de las localidades estudiadas presentan *time averaging*, particularmente aquellas que fueron estudiadas a partir de colectas no seriadas y/o por materiales registrados en colecciones científicas. También se tiene en cuenta que probablemente, las asociaciones fósiles de cada localidad sean una condensación de diferentes ambientes en los que las condiciones fueron variando por ejemplo entre lótico/léntico o entre mayor/menor vegetación.

Ensamble Sopas

Este ensamble tiene elementos característicos de un ambiente lótico, con un sustrato semiblando a firme, y velocidades de corriente fluvial moderadas a relativamente altas. Las características de los sedimentos de varias localidades ya daban la pauta de tratarse de un ambiente fluvial, con niveles de conglomerados seguidos de otros más finos (ver Ubilla & Martínez, 2016 y autores allí citados). Si agregamos la información de la fauna de moluscos, tenemos por un lado la presencia en casi todas las localidades de *Potamolithus*, que indica ambiente lótico y sustrato firme a duro (López Armengol & Darrigan, 1998) y por otro lado, tenemos unionidos de gran tamaño, con conchillas gruesas asociados a granulometrías gruesas, y sectores con *Cyanocyclas* con granulometrías más finas (arena). En estas secciones es que también se registra el género *Potamolithus*; además, dos localidades tienen al gasterópodo *Chilina* que también se asocia a ambiente lótico con velocidad de corriente moderada a alta.

Entonces, podemos reconocer al menos dos subambientes:

- **Zonas de tipo canal** (figura 6.4A, con granulometría gruesa de grava, y presencia de uni6nidos de las especies *D. charruanus*, *D. peraeformis* y *D. wymanii*. Este subambiente se observa en la localidad SS05 (Itapeb6 Grande), nivel de *Diplodon* de Arroyo Malo y en algunos parches de la localidad SS01 (Paso del Potrero).
- **Zonas de tipo margen** (figura 6.4B), de probable sustrato firme (“compacto”), m6s fino en cu6nto a su granulometr6a, marcado por la presencia de *Potamolithus* y *Cyanocyclus*, d6nde tambi6n pueden encontrarse *Diplodon rhuacoicus*, ampul6ridos y anc6linos, esta asociaci6n probablemente se corresponda con los m6rgenes del ambiente fluvial. Este ambiente se observa principalmente en la localidad SS04 (Itapeb6 Grande); el nivel de *Cyanocyclus* del Arroyo Malo; algunos parches de Paso del Potrero; AS01 (Paso Far6as) y en el Arroyo Tres 6rboles.

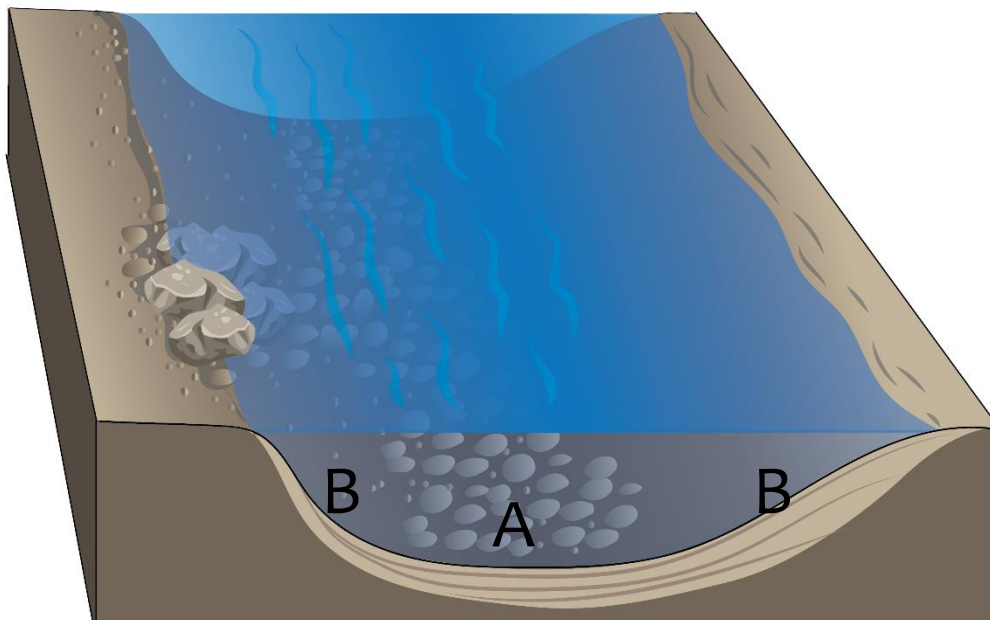


Figura 6.4. Reconstrucci6n esquem6tica de canal de r6o, con fondo rocoso, similar a lo que se asume representar6a el ambiente del Ensemble Sopas. A canal, B m6rgenes.

Ensamble Dolores

El ensamble Dolores presenta una asociación de fósiles que podría ser tanto de ambiente léntico como lótico con muy baja velocidad de corriente, sustrato fangoso y abundante vegetación, propensos a desecación, y semiterrestres.

Los elementos que son claves para definir este tipo de ambiente son la presencia de planórbinos (*Biomphalaria*, *Drepanotrema*) y de los bivalvos *Pisidium* y *Musculium*. Como se estableció anteriormente, los planórbinos habitan aguas calmas, de sustrato fangoso y abundante vegetación, *Pisidium* es frecuente de encontrar en fondos fangosos, y *Musculium* si bien puede habitar variedad de ambientes, prefiere cuerpos de agua estacionales. Al mismo tiempo, *Biomphalaria* también es indicadora de estacionalidad en conjunto con *Stenophysa*, ambas con capacidad de tolerar episodios de desecación del ambiente. En conjunción con estos moluscos, se registran gasterópodos terrestres de ambiente barroso y vegetado tales como succineidos (*Succinea* y *Omalonyx*) y *Miradiscops brasiliensis* (Steffan et al., 2014). Por otro lado, el único uniónido registrado para este ensamble es *Diplodon rhuacoicus*, y como se dijo anteriormente, en general los uniónidos de valvas finas y delicadas (cómo es el caso de esta especie) suelen estar asociados a ambientes de sedimentos muy finos y con menor velocidad de corriente; además, la presencia de al menos un uniónido indica aguas relativamente cristalinas (Dillon, 2004). Los únicos representantes de sustrato duro o firme son ancílinos, y dado que tanto la granulometría (ver capítulo 3) como el resto de la fauna no indica presencia de rocas o sustrato firme del fondo, es probable que el sustrato de estas especies fuera plantas acuáticas de hoja firme y macrófitas acuáticas en general,

o vegetales alóctonos (madera, hojas desprendidas de vegetales terrestres). Esto también es congruente con la presencia de ampuláridos para esta zona, que necesitan plantas emergentes y sustrato duro subáereo para salir a respirar y depositar sus huevos.

En este ensamble se pueden reconocer al menos tres zonaciones:

- Niveles masivos, pelíticos con presencia principalmente de *Heleobia*. Probablemente correspondan a planicies de inundación. Se observan en el Arroyo El Bravío y Estancia Calcaterra Tortuga.
- Niveles arenosos o pelíticos con presencia de *Diplodon rhuacoicus*. Probablemente correspondan a ambientes lóticos con muy poca corriente. Observados en Jones (Canelones) y Arroyo el Bravío.
- Niveles masivos, de arena fina a pelíticos, con presencia de planórninos, ampuláridos, ancílinos, fisidos y esféridos (*Musculium* y *Pisidium*). Probablemente, puedan corresponder a ambientes palustres, con abundante vegetación subacuática (por presencia de *Biomphalaria* y ampuláridos) y emergente (ampuláridos y ancílicos). Estos se observan en Cañada Nieto; Cañada Farías Puente y Atrás 2; Arroyo Perdices y Estancia Calcaterra 1.

El conjunto podría tratarse de cañadas de poco cauce y caudal (cómo se ven hoy en día en las zonas aledañas a la ciudad de Dolores y dónde se hicieron parte de los muestreos) (figuras 6.5A) y planicies de inundación asociadas a cauces un poco más grandes (más congruente con la presencia de *Musculium*) (figura 6.5B) o bañados con abundante vegetación subacuática y emergente (figura 6.5C).

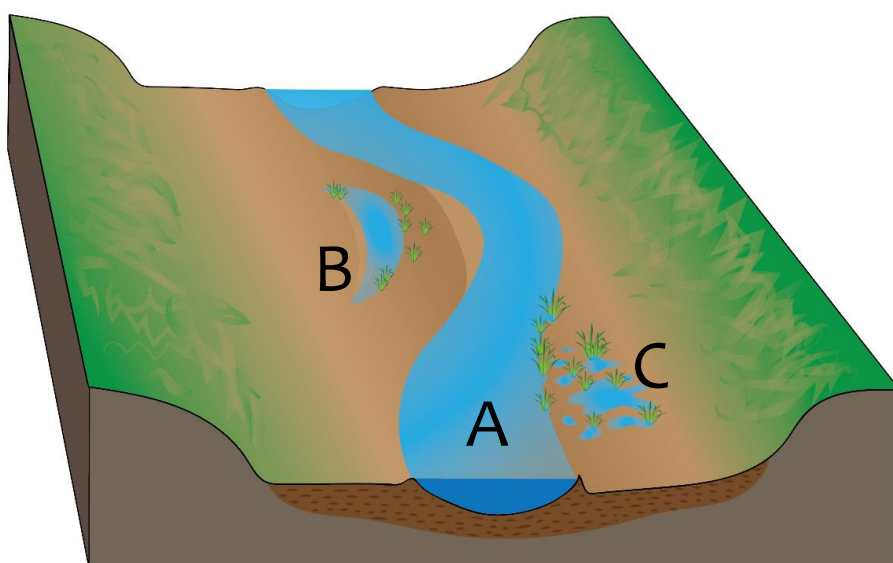


Figura 6.5. Reconstrucción esquemática que se asume representaría los ambientes del Ensamble Dolores. **A** cañada de poco caudal, **B** planicie de inundación y/o lagos someros, **C** bañados, charcos temporales.

Hay que destacar que, en la localidad de Cañada Farías, en el punto Puente se colectó *Biomphalaria peregrina* junto con *Diplodon rhuacoicus* entre otras especies, y en el punto Farías Atrás 2 se colectó *Biomphalaria tenagophila* y no se registró *B. peregrina*. Además, la granulometría y coloración del sedimento eran diferentes en ambos puntos, en Puente el nivel con moluscos era de color marrón y bastante pelítico, mientras que el nivel de *B. tenagophila* de “Atrás 2” era arenoso de color grisáceo. Esta zonación de las dos especies puede estar asociada a la energía del medio, en general *B. tenagophila* tiene algo más de resistencia a la corriente (siempre dentro de las corrientes bajas) respecto a *B. peregrina* (ver Olazarri, 1981a; 1981b).

A pesar de las limitaciones referidas al comienzo de esta sección, es interesante destacar que la Formación Sopas siempre muestra una mayor tendencia a presentar ambientes similares, de tipo lótico. Podría

inferirse que a lo largo de la depositación de esta formación hubiese habido una mayor estabilidad ambiental que en el caso de la Formación Dolores, lo que quizás pueda estar relacionado con sus diferentes edades. Los ambientes de la Formación Sopas son muy comunes en el Pleistoceno, con condiciones de mayor aridez regional y menor desarrollo de la vegetación, lo que favorecía la circulación del agua por la superficie, mientras que los ambientes más lénticos y vegetados comienzan a desarrollarse más tardíamente, cuando las condiciones climáticas se vuelven más húmedas (Hassan et al., 2012; De Francesco et al., 2013; Ubilla & Martínez, 2016; De Francesco et al., 2020). Esta situación a su vez coincide con los rangos de edad obtenidos para las localidades, aquellas de la Formación Dolores se ubican bien hacia finales del Pleistoceno, mientras que las localidades de la Formación Sopas son un poco más antiguas.

7. Aplicación y conservación

La paleobiología de la conservación es un campo que cada vez adquiere más protagonismo en la comunidad científica, y que ha demostrado su utilidad para abordar temáticas del presente, utilizando información del pasado de cara al futuro. Reinterpretando la frase de Geikie (1905) “el presente es la clave del pasado”, el pasado puede ser la clave del futuro.

Cómo ya se dijo en el capítulo 1, el Cuaternario se caracteriza por sucesivos cambios climáticos (ver bibliografía allí citada), y el cambio climático actual no es ajeno a esta itinerancia, pero no quita que esté en cierta medida acelerado por la actividad humana (Crowley, 2000; Hardy, 2003; Stern & Kaufmann, 2014). Al mismo tiempo, actividades humanas son responsables de la contaminación en cursos de agua superficial y subterránea, afectando los ecosistemas continentales. (Bonilla et al., 2015; Qadri & Faiq, 2019; Amoatey & Baawain; 2019). Todas las comunidades que integran un ecosistema son fundamentales para el equilibrio del mismo, y los moluscos no son una excepción. La contaminación y los cambios ambientales producidos por la actividad humana producen cambios drásticos en las poblaciones de moluscos

continentales en todas partes del mundo (Dillon, 2004 y bibliografía allí citada; Neubauer et al., 2021; Neubauer & Georgopoulou, 2021), y si se afecta a una parte del ecosistema, se afecta a todo. El conocimiento de cómo se comportaron las comunidades del pasado frente a los cambios ambientales que ocurrieron durante el Cuaternario permite proyectar y optimizar recursos para el manejo de la conservación de las comunidades actuales (Merlin-Hernández et al., 2021) frente a los cambios que están ocurriendo, así como encontrar las causas (naturales o no) en las disminuciones y/o extinciones locales de organismos con registro en el Cuaternario.

Un ejemplo aplicado: *Cyanocyclas*

Clavijo (2014) realiza un análisis de la diversidad y distribución de las especies de *Cyanocyclas* en el territorio uruguayo a nivel histórico y actual. Al mismo tiempo, analiza el avance de la especie invasora asiática *Corbicula fluminea*, de la misma familia, y cómo ésta ha competido y desplazado a las especies autóctonas. En este capítulo, se incluye a la información y conclusiones obtenidas por Clavijo (2014) y Clavijo & Carranza (2018), la distribución durante el Cuaternario de *Cyanocyclas* registrada en esta tesis.

Distribución de *Cyanocyclas* histórica y actual

Históricamente, la distribución de las especies de este género se encontraba asociada a todas las cuencas de los principales ríos, en particular todo a lo largo del Río Uruguay y parte de la costa del Río de la Plata y sus afluentes (Clavijo & Carranza, 2018). Actualmente,

Cyanocyclas se encuentra únicamente en algunos lugares al norte del Río Negro, y en otras localidades se encontraron conchillas vacías, pero no se ubicaron organismos vivos (figura 7.1, Clavijo, 2014; Clavijo & Carranza, 2018).

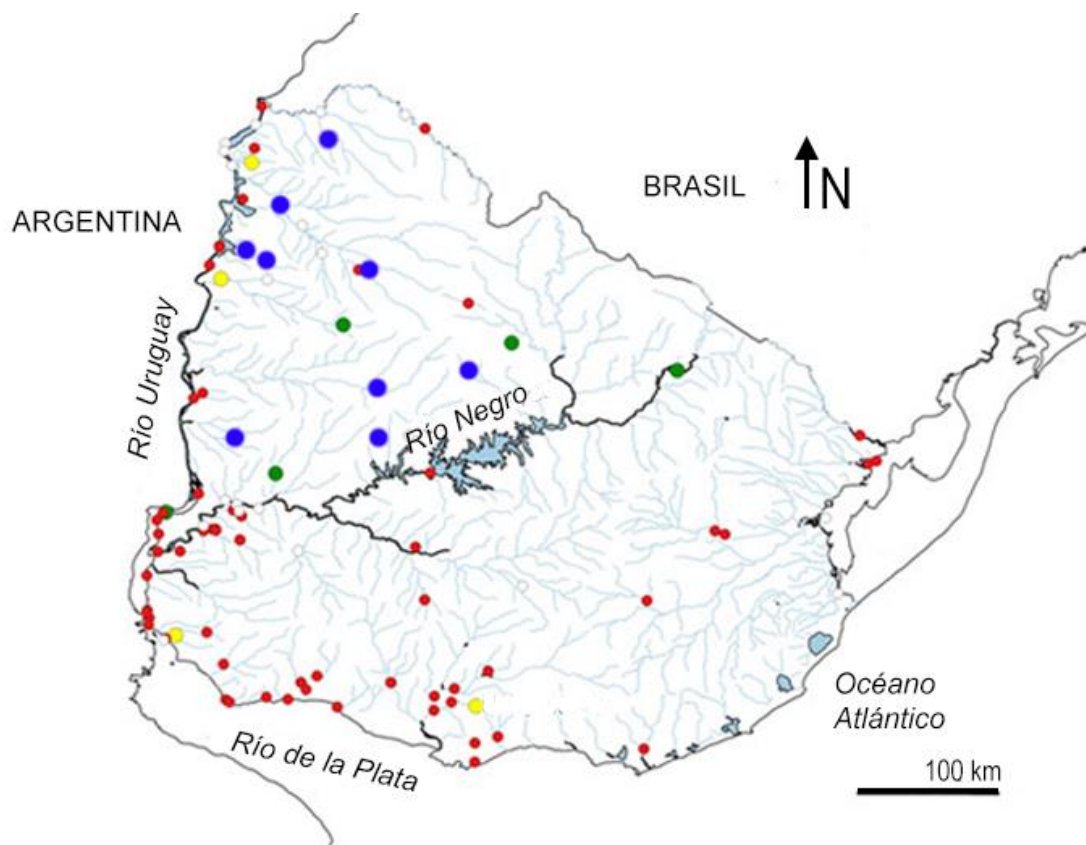


Figura 7.1. Distribución de especies de *Cyanocyclas* spp. en el territorio uruguayo. Registro fósil obtenido en esta tesis (círculos azules); distribución histórica (todos los círculos excepto azules); especies vivas actualmente (círculos verdes); sólo valvas (círculos amarillos); registro histórico sin representantes actuales (círculos rojos); sin evaluar (círculos vacíos) (modificado de Clavijo & Carranza, 2018).

Los autores asocian esta disminución en la distribución de la almeja a dos factores: por un lado, la actividad humana, principalmente por la contaminación de cursos de agua; y por otro lado, la presencia de la especie invasora del género *Corbicula*, perteneciente a la misma familia

que *Cyanocyclus*, el que es conocido por competir directamente con las poblaciones de bivalvos autóctonos, ocupando sus nichos con mayor éxito adaptativo y por lo tanto desplazándolos de su propio hábitat (Vaughn & Spooner, 2006; Sousa et al., 2008).

En cuatro de las cinco localidades en que los autores referidos registraron *Cyanocyclus*, había coexistencia de esta especie con *Corbicula*; *Cyanocyclus* se encontraba ocupando áreas con sustrato arenoso o fangoso (blandos), mientras que *Corbicula* se encontraba en sustratos más firmes de la misma área. Los autores concluyen que esta zonación de las dos especies puede estar vinculada al largo de los sifones de la almeja autóctona (relativamente más largos) respecto a la asiática, lo que permite a la especie local ocupar áreas donde puede enterrarse más profundamente, que la almeja invasora no podría colonizar (Clavijo & Carranza, 2018).

Distribución de *Cyanocyclus* en el Cuaternario

Cómo ya fue establecido en los capítulos 4 y 6, las *Cyanocyclus* del Cuaternario, se encuentran mayoritariamente en las localidades de la Formación Sopas; en el caso de la Formación Dolores únicamente se encuentra en los Arroyos Gutiérrez. En otras palabras, el registro de la especie para el Cuaternario se da enteramente al norte del Río Negro (figura 7.1). El ambiente asociado para esta especie comprende ambientes lóticos, con corriente moderada y sustrato firme a semiblando (ver capítulo 6). De todos modos, y teniendo en cuenta que la ausencia en paleontología es siempre algo provisorio, no se puede afirmar rotundamente que no haya habitado en otras áreas (e.g. en la zona sur) y que simplemente no se la haya encontrado o no haya dejado registro. Lo que sí se puede afirmar es que no se registró la especie en ambientes

de sustrato blando, con baja o nula corriente (lóticos o lénticos), como los descritos para el Ensamble Dolores, y dado que es una especie que presenta poblaciones con gran número de individuos (Figueiras, 1965; Parodiz & Hennings, 1965; Ituarte, 1994), si la especie hubiera estado presente en ese ambiente, así como se preservaron otras especies, al menos algún individuo debería haberse registrado.

Discusión

Si bien está claro que es necesario identificar nuevas localidades cuaternarias con presencia del género *Cyanocyclas* para contar con conclusiones firmes, se pueden realizar algunas consideraciones a partir del registro ya obtenido.

Por un lado, descartando el sur del Río Negro, el registro del norte es similar al registro histórico de *Cyanocyclas*, con algunas localidades incluso compartidas por el registro histórico y el registro fósil (figura 7.1). Clavijo (2014) observa que si bien no hay datos publicados acerca del ambiente en que se registraba *Cyanocyclas*, dado el registro histórico es probable que lo hiciera preferentemente en fondos de sustrato firme, y secundariamente en fondos de sustrato blando. El registro fósil indica que al menos en el Cuaternario las acumulaciones de *Cyanocyclas* se dan en ambientes con sustrato principalmente firme a semiblando, corroborado por la presencia de otros organismos tales como *Potamolithus*, y ancílicos.

Por ende, si bien esto es apenas una aproximación, queda claro que las deducciones de Clavijo (2014) y Clavijo & Carranza (2018) sobre las causas de la disminución de las poblaciones de *Cyanocyclas* estarían en lo correcto. El ambiente en el que habitaba la especie autóctona tanto en

el registro histórico como en el registro fósil, indica que la especie tendía a estar más presente en ambientes de sustrato firme, dónde hoy encontramos a la especie invasora, quedando desplazada la especie autóctona a sustratos más blandos (Clavijo, 2014). La urbanización y la contaminación están ampliamente estudiados como factores condicionantes de la presencia de bivalvos en los ambientes dulceacuícolas continentales (Sousa et al., 2008; Waykar & Deshmukh, 2012; Pereira et al., 2017; Premalatha et al., 2020), y está claro que estos aspectos no estaban presentes durante el Cuaternario, por lo que su incidencia podría ser bastante menor a la de la especie invasora.

Este análisis primario es un buen ejemplo del potencial que tiene considerar conjuntamente la información brindada por el registro fósil, la información histórica y la actual, para proyectar el manejo de la fauna para su conservación a futuro, y optimizar esfuerzos de rescate de fauna y flora hacia aquellas especies más vulnerables.

8. Consideraciones finales y conclusiones

Este trabajo obtuvo varios resultados muy positivos en lo que respecta al conocimiento de los ensambles de moluscos del Cuaternario continental de Uruguay. Por un lado, se incrementó la cantidad de localidades conocidas con presencia de moluscos fósiles, todas para la Formación Dolores: Cañada Nieto, Cañada Farías, Estancia Calcaterra, Cañada Perdices, Cañada La Paraguaya y Arroyo El Bravío. Por otro lado, se aumentó el registro de la biodiversidad para el Cuaternario de Uruguay. La Formación Sopas pasó de 20 especies reconocidas a 29, y la Formación Dolores, que tenía identificados seis taxones, aumenta aún más notoriamente presentando ahora 29 especies (cuatro bivalvos, 14 gasterópodos dulceacuícolas y cinco gasterópodos terrestres). Asimismo, se reconoce una nueva localidad para el Holoceno continental, en la cual

se identificaron cinco taxones. De estos, 17 se registran por primera vez para el Cuaternario continental de Uruguay: *Pisidium sterkianum*, *P. vile*, *Pomacea lineata*, *Asolene platae*, *A. spixii*, *Stenophysa marmorata*, *Drepanotrema heloicum*, *D. kermatoides*, *Heleobia robusta*, *Potamolithus catharinae*, *Hebetancylus moricandi*, *Uncancylus concentricus*, *Miradiscops brasiliensis*, *Zylchogira costellata*, *Omalonyx convexus*, *Succinea meridionalis* y *Plagiodontes dentatus*.

También se identificaron dos ensambles de fósiles, por un lado, el Ensamble Sopas, que representa un ambiente lótico, de sustrato semiblando a firme y velocidad de corriente moderada; por otro lado, el Ensamble Dolores que se corresponde con ambientes lénticos o lóticos de baja velocidad, sustrato blando, barroso y con abundante vegetación acuática. Ambos ensambles se caracterizaron a partir del conjunto de moluscos que lo componen, además de la información litológica en la literatura y observada en campo. Cada ensamble está compuesto casi exclusivamente por localidades de la Formación homónima. Se verifica entonces que hay heterogeneidad de ambientes entre las Formaciones, pero dentro de cada unidad las localidades tienden a tener similares características.

A pesar de las limitaciones que implican el *time averaging* y la posible condensación de paleoambientes presentes en ambas unidades, la Formación Sopas muestra una tendencia uniforme en cuanto sus ambientes de depositación, de tipo lótico, en tanto que aquellos de la Formación Dolores indican una mayor humedad ambiental. Esta situación es coherente con los ambientes globales postulados de acuerdo a las dataciones obtenidas (Hassan et al., 2012; De Francesco et al., 2013; Ubilla & Martínez, 2016; De Francesco et al., 2020).

En cuanto a la geocronología, se agregan nuevas edades numéricas para 14 localidades, cuatro para la Formación Dolores en el Departamento de Soriano, y 10 para la Formación Sopas, con dos repeticiones (Paso del Potrero y Paso Farías AS01); anteriormente la Formación Sopas contaba con dataciones para cuatro localidades (con varias repeticiones) y la Formación Dolores contaba con edades numéricas para seis localidades, todas en el Departamento de Canelones.

Dado que la Formación Sopas es mayormente más antigua que la Formación Dolores, los ensambles identificados pueden representar modificaciones de los ambientes no solo geográficamente sino también a lo largo del tiempo. Esto facilita realizar un seguimiento de cómo han variado los ambientes a lo largo del registro geológico, y como se han visto alteradas las distintas comunidades de organismos en conjunto con estos cambios ambientales. En concordancia con esta idea, se realizó un seguimiento del género *Cyanocyclus* a nivel del registro fósil, de su registro histórico y de su presencia actualmente; revalidando las conclusiones de los autores que estudian la distribución local de este género, sobre las causas de la disminución local de las poblaciones de *Cyanocyclus*, presencia de la especie invasora *Corbicula fluminea* y consecuencias de actividades antrópicas (e.g. contaminación de los cursos de agua).

De acuerdo a los estimativos (rarefacción, Chao1), aún luego del esfuerzo realizado, un aumento de los sitios de colecta y del muestreo mejorará aún más la precisión en la reconstrucción de la biodiversidad, así como en la interpretación de los ambientes del Cuaternario.

Referencias

A

- Albrecht, C.; Kroll, O.; Terrazas, E.M. & Wilke, T. 2009. Invasion of ancient Lake Titicaca by the globally invasive *Physa acuta* (Gastropoda: Pulmonata: Hygrophila). *Biological Invasions*, 11: 1821-1826.
- Almerao, M.P.; Rudolph, E.; Souty-Grosset, C.; Crandall, K.; Buckup, L.; Amouret, J.; Verdi, A.; Santos, S. & De Araujo, P.B. 2014. The native South American crayfishes (Crustacea, Parastacidae): state of knowledge and conservation status. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, DOI: 10.1002/aqc.2488.
- Amoatey, P. & Baawain, M.S. 2019. Effects of pollution on freshwater aquatic organisms. *Water Environment Research*, 91: 1272–1287.
- Arendt, J. 2015. Why get big in the cold? Size–fecundity relationships explain the temperature-size rule in a pulmonate snail (*Physa*). *Journal of Evolutionary Biology*, doi: 10.1111/jeb.12554.
- Arruda, J.O. & Barker, G.M. 2020. Succineoidea, Succineidae (Chapter 11, Mollusca). *In* Damborenea, Rogers & Thorp (Editors) Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates: Keys to Neotropical and Antarctic fauna: Fourth Edition. Elsevier, London.

B

- Baker, P.A. & Fritz, S.C. 2015. Nature and causes of Quaternary climate variation of tropical South America. *Quaternary Science Reviews*, 124: 31-47.

- Barbitta, D.; Clavijo, C. & Carranza, A. 2020. Ecoregional-level Assessment of the Potential Distribution of the Invasive Apple Snail *Pomacea maculata* Perry, 1810 (Gastropoda: Ampullariidae): Setting Geographically Explicit Priorities for the Management of the Invasion. *Russian Journal of Biological Invasions*, 11(2): 172–181.
- Berger, A. 1977. Long-term variations on the Earth's orbital elements. *Celestial mechanics*, 15: 53-74.
- Berger, A. 1988. Milankovitch theory and climate. *Reviews of Geophysics*, 26: 624-657.
- Bieler, R., J. G. Carter & Coan, E. V. 2010, Classification of Bivalve Families. Pp. 113-133, in: Bouchet, P. & Rocroi, J.-P. (2010), *Nomenclator of Bivalve Families*. *Malacologia*, 52(2): 1-184.
- Bonetto, A.A.; Bechara, J.A. & Tassara, M.P. 1982. Los moluscos de la familia Planorbidae en el área del Río Paraná medio. *Physis, Secc. B*, 41(100): 1-6.
- Bonilla, S.; Haakonsson, S.; Somma, A.; Gravier, A.; Britos, A.; Vidal, L.; De León, L.; Brena, B.M.; Pérez, M.; Piccini, C.; Martínez de la Escalera, G.; Chalar, G.; González-Piana, M.; Martigani, F. & Aubriot, L. 2015. Cianobacterias y cianotoxinas en ecosistemas límnicos de Uruguay. *Revista Del Laboratorio Tecnológico Del Uruguay, INNOTECH*, 10: 9 – 22.
- Bouchet, P. & Rocroi, J.-P. 2010, *Nomenclator of Bivalve Families; with a classification of bivalve families by R. Bieler, J. G. Carter & E. V. Coan*. *Malacologia*, 52(2): 1-184.
- Bouchet, P.; Rocroi, J.-P.; Hausdorf, B.; Kaim, A.; Kano, Y.; Nützel, A.; Parkhaev, P.; Schrödl, M. & Strong, E.E. 2017. Revised

- classification, nomenclator and typification of gastropod and monoplacophoran families. *Malacologia* 61(1-2): 1-526.
- Bradley, R.S. 2015. *Paleoclimatology*, 3rd edition. Academic Press, Elsevier. Oxford, UK.
- Breure, A.S.H. 1974. Caribbean land molluscs: Bulimulidae, I. *Bulimulus*. Studies on the Fauna of Curaçao and Other Caribbean Islands, 45: 1–80.
- Briers, R.A. 2003. Range size and environmental calcium requirements of British freshwater gastropods. *Global Ecology and Biogeography*, 12: 47–51.
- Broderip, W. J. & Sowerby, G.B.I. 1832-1833. Descriptions of new species of shells from the collection formed by Mr. Cuming on the western coast of South America, and among the islands of the southern Pacific Ocean. *Proceedings of the Committee of Science and correspondence of the Zoological Society of London*. 2: 25–33 [21 April 1832], 104–108 [31 July 1832], 113–120 [14 August 1832]; 173–179 [14 Jan. 1833], 194–202 [13 March 1833].
- Bruguière J.G. 1792. Sur une nouvelle coquille du genre de l'Anodontite. *Journal d'Histoire Naturelle*. 1: 131-136

C

- Cabrera, F.; Martínez, S. & Verde, M. 2018. Continental Late Cretaceous gastropod assemblages from Uruguay. *Paleoecology, age, and the oldest record of two families and a genus. Historical Biology*, 32: 93–103.
- Cabrera, F.; Breure, A.S.H.; Norbis, W. & Martínez, S. 2021. Description of a new Late Cretaceous species of *Bulimulus* Leach, 1814

- (Orthalicoidea: Bulimulidae) using geometric morphometric analysis. *Journal of Molluscan Studies*, 87: eyab006.
- Cazzaniga, N.J. 2002. Old species and new concepts in the taxonomy of *Pomacea* (Gastropoda: Ampullariidae). Workshop: "Biology of Ampullaridae", minireview. *Biocell*, 26(1): 71-81.
- Cazzaniga, N.J. 2006. *Pomacea canaliculata*: harmless and useless in its natural realm (Argentina). In Joshi & Sebastian (eds.) *Global advances in ecology and management of golden apple snails*. Pp. 37-60. Philippines.
- Cesare, E. & Shackleton, N.J. 1974. The Brunhes Epoch: Isotopic Paleotemperatures and Geochronology. *Science, New Series*, 183(4124): 511-514.
- Cesare, E.; Gartner, S.; Lidz, B.; Eldridge, K.; Elvey, D.K.; Huang, T.C.; Stipp, J.J. & Swanson, M.F. 1975. Paleoclimatological Analysis of Late Quaternary Cores from the Northeastern Gulf of Mexico. *Science, New Series*, 189(4208): 1083-1088.
- Clavijo, C.; Carranza, A.; Scarabino, F. & Soutullo, A. 2010. Conservation priorities for Uruguayan land and freshwater molluscs. *Tentacle*, (18): 14-16.
- Clavijo, C.; Scarabino, F. & da Silva, M.C.P. 2011. Primer registro de *Heleobia robusta* Pons da Silva y Veitenheimer-Mendes, 2004 (Caenogastropoda: Cochliopidae) para Uruguay. *Amici Molluscarum*, Número especial: 77-79
- Clavijo, C. & Sacarabino, F. 2013. Moluscos continentales. In: Soutullo, A.; Clavijo, C. & Martínez-Lanfranco, J.A. (eds.). *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay*. Vertebrados,

moluscos continentales y plantas vasculares.
SNAP/DINAMA/MVOTMA/DICYT/MEC. Montevideo.

- Clavijo, C. 2014. Diversidad de Corbiculidae (Mollusca: Bivalvia) en Uruguay. Tesis de maestría, PEDECIBA Biología, UdelaR, Uruguay.
- Clavijo, C. & Carranza, A. 2018. Critical reduction of the geographic distribution of *Cyanocyclas* (Cyrenidae: Bivalvia) in Uruguay. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28(5): 1249-1252.
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. 2013; actualizada. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36: 199-204.
- Collado, G.A. 2020. Truncatelloidea (Chapter 11, Mollusca). *In* Damborenea, Rogers & Thorp (Editors) Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates: Keys to Neotropical and Antarctic fauna: Fourth Edition*. Elsevier, London.
- Collado, G.A.; Torres-Díaz, C. & Valladares, M.A. 2021. Phylogeography and molecular species delimitation reveal cryptic diversity in *Potamolithus* (Caenogastropoda: Tateidae) of the southwest basin of the Andes. *Scientific reports*, 11: 15735, doi.org/10.1038/s41598-021-94900-3.
- Collins, P.A.; Giri, F. & Williner, V. 2011. Biogeography of the freshwater decapods in the La Plata Basin, South America. *Journal of Crustacean Biology*, 31(1): 179-191.
- Coppo, G. & Glowacki, P. 1983. Bulimulid land snails from the Galapagos: 1. Factor analysis of Santa Cruz Island species. *Malacologia*, 23: 209-219.

- Cowie, R.H.; Hayes, K.A.; Strong, E.E. & Thiengo, S.C. 2017. Non-native apple snails: systematics, distribution, invasion history and reasons for introduction. *In*: Joshi RC, Cowie RH, and Sebastian LS. (eds). Biology and management of invasive apple snails. Philippine Rice Research Institute (PhilRice), Maligaya, Science City of Muñoz, Nueva Ecija 3119, Philippines; pp 3-32.
- Cridland, C.C. 1967. Resistance of *Bulinus (Physopsis) globosus*, *Bulinus* (Ph.) *africanus*, *Biomphalaria pfeifferi* and *Lymnaea natalensis* to experimental desiccation. Bulletin of the World Health Organization, 36(3): 507–513.
- Croll, J. 1867a. On the eccentricity of the Earth's orbit and its physical relations to the glacial epoch. Philosophical Magazine, 33: 119-131.
- Croll, J. 1868b. On the change in the obliquity of the ecliptic, its influence on the climate of the polar regions and on the level of the sea. Philosophical Magazine, 33: 426-445.
- Croll, J. 1875. Climate and Time. Appleton and Co., New York.
- Crowley, T.J. 2000. Causes of Climate Change Over the Past 1000 Years. Science, 289(5477): 270-277.
- Cuezzo, M.G.; Miranda, M.J. & Ovando, X.M.C. 2013. Species catalogue of Orthalicoida in Argentina (Gastropoda: Stylommatophora). Malacologia, 56: 135–191.
- Cuezzo, G. 2020. Lymneoidea, Physidae (Chapter 11, Mollusca). *In* Damborenea, Rogers & Thorp (Editors) Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates: Keys to Neotropical and Antarctic fauna: Fourth Edition. Elsevier, London.

Cummings, K.S & Graf, D.L. 2015. Class Bivalvia (Chapter 19, Mollusca).
In Thorp & Rogers (Editors) Thorp and Covich's Freshwater
Invertebrates: Ecology and General Biology. Fourth Edition.
Elsevier, London.

D

Daners, G. 2008. Plantas fósiles. En: Perea, D. (ed.). Fósiles de Uruguay.
DIRAC. Montevideo, Uruguay.

da Silva, M.C.P. & Davis, G.M. 1983. d'Orbigny's type specimens of
Paludestrina (Gastropoda: Prosobranchia) from Southern South
America. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of
Philadelphia, 135: 128-146.

da Silva, M.C.P. & Veitenheimer-Mendes, I.L. 2004. Nova espécie de
Heleobia (Rissooidea, Hydrobiidae) da planície costeira do sul do
Brasil. Iheringia Serie Zoologia. 94(1): 89-94.

De Francesco, C.G. 2007. Las limitaciones a la identificación de especies
de *Heleobia* Stimpson, 1865 (Gastropoda: Rissooidea) en el
registro fósil del Cuaternario tardío y sus implicancias
paleoambientales. Ameghiniana, 44(3): 631-635.

De Francesco, C.G. & Hassan, G.S. 2009. The significance of molluscs as
paleoecological indicators of freshwater systems in central-
western Argentina. Palaeogeography, Palaeoclimatology,
Palaeoecology 274: 105–113.

De Francesco, C.G. 2010. Moluscos y paleoambientes del centro-oeste de
Argentina durante el Cuaternario. En: Zárate, M.; Gil, A.; Neme,
G. (comps.) Condiciones paleoambientales y ocupaciones
humanas durante la transición Pleistoceno–Holoceno y Holoceno

- de Mendoza. Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología. Pp. 151.
- De Francesco, C.G.; Zárate, M.A. & Miquel, S.E. 2007. Late Pleistocene mollusc assemblages and inferred paleoenvironments from the Andean piedmont of Mendoza, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 251: 461–469.
- De Francesco, C.G. & Blasi, A.M. 2012. Redescrición y significado paleoambiental de *Heleobia ameghini* (Doering, 1884) (Gastropoda: Rissooidea) en el Pleistoceno Tardío de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 49(1): 17 – 25.
- De Francesco, C.G. & Hassan, G.S. 2013. Stable isotope composition of freshwater mollusk shells from central-western Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 16(2):213-224.
- De Francesco, C.G.; Tietze, E. & Cristini, P.A. 2013. Mollusk successions of Holocene shallow-lake deposits from the Southeastern Pampa plain, Argentina. *Palaios*, 28: 851–862.
- De Francesco, C.G.; Tietze, E.; Cristini, P.A. & Hassan, G.S. 2020. Actualistic Taphonomy of Freshwater Mollusks from the Argentine Pampas: An Overview of Recent Research Progress (Chapter 5). In (Martínez, Rojas & Cabrera Editors) *Actualistic Taphonomy in South America*. Springer.
- DeJong, R.J.; Morgan, J.A.T.; Paraense, W.L.; Pointier, J-P.; Amarista, M.; Ayeh-Kumi, P.F.K.; Babiker, A.; Barbosa, C.S.; Brémond, P.; Canese, A.P.; Souza, C.P. De; Dominguez, C.; File, S.; Gutierrez, A.; Incani, R.N.; Kawano, T.; Kazibwe, F.; Kpikpi, J.; Lwambo N.J.S.; Mimpfoundi, R.; Njiokou, F.; Poda, J.N.; Sene, M.; Velásquez, L.E.; Yong, M.; Adema, C. M.; Hofkin, B.V.; Mkoji, G.M.

- & Loker, E.S. 2001. Evolutionary relationships and biogeography of *Biomphalaria* (Gastropoda: Planorbidae) with implications regarding its role as host of the human blood fluke, *Schistosoma mansoni*. *Molecular Biology and Evolution*, 18: 2225–2239.
- de Kock, K.N. & Wolmarans, C.T. 2008. Distribution of the pill clam *Pisidium langleyanum* Melvill & Ponsonby, 1891 (Bivalvia: Sphaeriidae) in South Africa. *Water SA*, 34(5): 623:630.
- de Lucía, M. & Gutiérrez Gregoric, D.E. 2017. The genus *Potamolithus* Pilsbry, 1896 (Gastropoda: Tateidae) on the Somuncurá Plateau, Patagonia, Argentina. *Molluscan Research*, DOI: 10.1080/13235818.2017.1279476.
- de Lucía, M.; Gonçalves, I.C.B.; Santos S.B.; Collado, G.A. & Gutiérrez Gregoric, D.E. 2021. Phylogenetic and morphological study of the genus *Potamolithus* (Truncatelloidea: Tateidae) in hotspots of diversity at the Paranaense Forest, Argentina, with the addition of six new species. *Zoologischer Anzeiger*, 292: 92-110.
- de Silva, W.; Cao, T.; Wen, Z.; Zhang, X & Ni, L. 2019. Potential spreading risk of an invasive snail species (*Pomacea canaliculata*) in freshwater habitats of Asia. *Current Science*, 117(6): 1071-1078.
- Dillon Jr, R.T. 2004. *The Ecology of Freshwater Molluscs*. Cambridge University Press. 509 pp.
- d'Orbigny, A.D. 1834-1847. *Voyage dans l'Amérique méridionale* (le Brésil, la république orientale de l'Uruguay, la République argentine, la Patagonie, la république du Chili, la république de Bolivia, la république du Pérou), exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833. Tome 5(3) *Mollusques*. pp. i-xliii, 1-758, 85 plates [pls 1-2, 1834; pp. 1-104,

pls 3-7, 10, 12, 1835; pp. 105-184, pls 8-9, 11, 13-23, 25-28, 1836; pls 24, 29-43, 41bis, 45-46, 1837; pp. 185-376, pls 44, 47-52, 55, 1838; pls 54, 56-65, 1839; pl. 66, 1840; pp. 377-488, pls 53, 67-77, 80, 1841; pp. 489-758, 1846; pls 78-79, 81-85, 1847].

d'Orbigny, A. 1835. *Synopsis terrestrium et fluviatilium molluscorum*, in suo per Americam meridionalem itinere collectorum. *Magasin de Zoologie*. 5(62): 1-44.

Draparnaud, J.-P.-R. 1801. *Tableau des mollusques terrestres et fluviatiles de la France*. Montpellier / Paris (Renaud / Bossange, Masson & Besson). 1-116.

E

EPICA community members. 2004. Eight glacial cycles from an Antarctic ice core. *Nature*, 429:6992, 623-628, doi:10.1038/nature02599.

Erthal, F.; Carla B. Kotzian, C.B. & Simões, M.G. 2011. Fidelity of molluscan assemblages from the Touro Passo Formation (Pleistocene–Holocene), southern Brazil: taphonomy as a tool for discovering natural baselines for freshwater communities. *Palaos*, 26(7):433-446.

F

Fernandez, M.A.; da Silva, E.F. & Thiengo, S.C. 2020. Planorbioidea, Planorbidae, Planorbinae (Chapter 11, Mollusca). *In* Damborenea, Rogers & Thorp (Editors) Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates: Keys to Neotropical and Antarctic fauna: Fourth Edition*. Elsevier, London.

Feist, M.; Liu, J. & Tafforeau, P. 2005. New insights into Paleozoic Charophyte morphology and phylogeny. *American Journal of Botany*, 92(7): 1152–1160.

Figueiras, A. 1965. La malacofauna dulceacuícola del Uruguay, ensayo de catálogo sistemático y sinonímico: Parte II (Pelecypoda). *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 1: 223–270.

G

Geikie, A. 1905. *Landscape in History: And Other Essays*. Macmillan and Company, 352 pp, Glasgow.

Gibbard, P.L., & Head, M.J., 2009. IUGS ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 Ma. *Quaternaire*, 20: 411–412.

Gibbard, P.L. & Head, M.J. 2011. The newly-ratified definition of the Quaternary System/Period and redefinition of the Pleistocene Series/Epoch, and comparison of proposals advanced prior to formal ratification. *Episodes* 33(3): 152-158.

Goso, H. 1972. Cuaternario. Programa de Estudio y Levantamiento de Suelos del Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (MGAP), Montevideo, pp. 1 – 12 (sin publicar).

Goso Aguilar, C. 2006. Aspectos sedimentológicos y estratigráficos de los depósitos cuaternarios de la costa platense del Departamento de Canelones (Uruguay). *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 13:77-89

- Goso, C. & Ubilla, M. 2004. Los depósitos continentales cuaternarios en el norte de Uruguay: estratigrafía y paleontología. IV Congreso Uruguayo de Geología, Actas 13: 1-6
- Graf, D.L. 2013. Patterns of freshwater bivalve global diversity and the state of phylogenetic studies on the Unionoida, Sphaeriidae, and Cyrenidae. American Malacological Bulletin, 31(1): 135-153.
- Graf, D.L. & Cummings, K.S. 2013. The Freshwater Mussels (Unionoida) of the World (and other less consequential bivalves. MUSSEL Project Web Site, <http://www.mussel-project.net/>. visitada en mayo y junio de 2021.
- Graf, D.L. & Cummings, K.S. 2021. A 'big data' approach to global freshwater mussel diversity (Bivalvia: Unionoida), with an updated checklist of genera and species. Journal of Molluscan Studies, 87: eyaa034.
- Guilding I. 1828. Observations on the zoology of the Caribbean Islands. The Zoological Journal. 3: 527-544.
- Gutiérrez Gregoric, D.E. & Rumi, A. 2008. *Chilina iguazuensis* (Gastropoda: Chinidae), new species from Iguazú National Park, Argentina. Malacologia 50: 321e330.
- Gutiérrez Gregoric, D.E.; Ciocco, N.F. & Rumi, A. 2014. Two new species of *Chilina* Gray from Cuyo Malacological Province, Argentina. (Gastropoda: Hygrophila: Chinidae). Molluscan Research 34: 84e97.
- Gutiérrez Gregoric, D.E. & de Lucía M. 2016. Freshwater gastropods diversity hotspots: three new species from the Uruguay River (South America). PeerJ 4: e2138.

Gutiérrez Gregoric, D.E. 2020. Chilinoidea, Chilinidae (Chapter 11, Mollusca). In Damborenea, Rogers & Thorp (Editors) Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates: Keys to Neotropical and Antarctic fauna: Fourth Edition. Elsevier, London.

H

Hardy, J.T. 2003. Climate change: causes, effects and solutions. Wiley, Chichester, 247 pp.

Hayes, K.A.; Cowie, R.H.; Thiengo, S.C. & Strong, E. 2012. Comparing apples with apples: clarifying the identities of two highly invasive Neotropical Ampullariidae (Caenogastropoda). Zoological Journal of the Linnean Society 166: 723e753.

Hayes, K.A.; Burks, R.L.; Castro-Vazquez, A.; Darby, P.C.; Heras, H.; Martín, P.R.; Qiu, J-W; Thiengo, S.C.; Vega, I.A.; Wada, T.; Yusa, Y.; Burela, S.; Cadierno, M.P.; Cueto, J.A.; Dellagnola, F.A.; Dreon, M.S.; Frassa, M.V.; Giraud-Billoud, M.; Godoy, M.S.; Ituarte, S.; Koch, E.; Matsukura, K.; Pasquevich, M.Y.; Rodriguez, C.; Saveanu, L.; Seuffert, M.E.; Strong, E.E.; Sun, J.; Tamburi, N.E.; Tiecher, M.J.; Turner, R.L.; Valentine-Darby, P.L. & Cowie, R.H. 2015. Insights from an integrated view of the biology of apple snails (Caenogastropoda: Ampullariidae). Malacologia 58: 245e302.

Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. 2006. Paleontological Data Analysis. Blackwell Publishing.

Harper, D.A.T. 1999. Numerical Palaeobiology: Computer-Based Modelling and Analysis of Fossils and Their Distributions. Wiley Inc.

- Hassan, G.S.; De Francesco, C.G. & Peretti, V. 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.
- Heard, W. 1977. Reproduction of fingernail clams (Sphaeriidae: *Sphaerium* and *Musculium*). *Malacologia*, 16, 421-55.
- Hearty, P.J. & Kaufman, D.S. 2000. Whole-rock aminostratigraphy and Quaternary sea-level history of the Bahamas. *Quaternary Research* 54, 163-173.
- Hogg, A.G.; Heaton, T.J.; Hua, Q.; Palmer, J.G.; Turney, C.S.M.; Southon, J.; Bayliss, A.; Blackwell, P.G.; Boswijk, G.; Bronk Ramsey, C.; Pearson, C.; Petchey, F.; Reimer, P.; Reimer, R. & Wacker, L. 2020. SHCal20 Southern Hemisphere calibration, 0-55,000 years cal BP. *Radiocarbon* 62. doi: 10.1017/RDC.2020.59.
- Hoverman, J.T.; Davis, C.J.; Werner, E.E.; Skelly, D.K.; Relyea, R.A. & Yurewicz, K.L. 2011. Environmental gradients and the structure of freshwater snail communities. *Ecography*, 34: 1049-1058.
- Hubálek, Z. 1982. Coefficients of association and similarity, based on binary (presence-absence) data: an evaluation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 57(4): 669-689.
- Huber, A.F.; Ribeiro, F.B. & Araujo, P.B. 2018. New endemic species of freshwater crayfish *Parastacus* Huxley, 1879 (Crustacea: Decapoda: Parastacidae) from the Atlantic Forest in southern Brazil. *Nauplius*, 26:e2018015.
- Huehner, M. 1987. Field and laboratory determination of substrate preferences of unionid mussels. *Ohio Journal of Science*, 87, 29-32.

I

- Ituarte, C. 1994. *Corbicula* and *Neocorbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in the Paraná, Uruguay and Rio de la Plata basins. *The Nautilus*, 107: 129–135.
- Ituarte, C. 1996. Argentine Species of *Pisidium* Pfeiffer, 1821, and *Musculium* Link, 1807 (Bivalvia: Sphaeriidae). *The Veliger* 39(3): 189–203.
- Ituarte, C. 2007. Las especies de *Pisidium* Pfeiffer de Argentina, Bolivia, Chile, Perú y Uruguay (Bivalvia-Sphaeriidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 9(2): 169-203.

J

- Jarne, P.; Pointier, J.P. & David, P. 2011. Biosystematics of *Biomphalaria* spp. with an emphasis on *Biomphalaria glabrata*. In: *Biomphalaria* Snails and Larval Trematodes. (Rafael Toledo & Bernard Fried, eds.) pp 1-32. Springer.
- Jones, G. 1956. Memoria Explicativa y Mapa Geológico de la Región Oriental del Departamento de Canelones. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay*, 34: 1-193.
- Jones, W.; Rinderknecht, A.; Alvarenga, H.; Montenegro, F. & Ubilla, M. 2017. The last terror birds (Aves, Phorusrhacidae): new evidence from the late Pleistocene of Uruguay. *PalZ* 41: 1-8. <https://doi.org/10.1007/s12542-017-0388-y>.

K

- Karner, D.B.; Levine, J.; Medeiros, B.P. & Muller, R.A. 2002. Constructing a Stacked Benthic $\delta^{18}\text{O}$ Record. *Paleoceanography* 17:0, doi:10.1029/2001PA000667.

Kraemer, A.C.; Philip, C.W.; Rankin, A.M. & Parent, C.E. 2019. Trade-offs direct the evolution of coloration in Galápagos land snails. *Proceedings of the Royal Society B*, 286: 20182278

Kuiper, J.G.J. 1962. Note sur la systématique des pisidies. *Journal de Conchyliologie*, 102(2): 53-57.

Kulczynski, S. 1927. Die Pflanzenassoziationen der Pieninen. *Bulletin International de l'Academie Polonaise des Sciences et des Lettres, Classe des Sciences Mathematiques et Naturelles B*, 57-203.

L

Lamarck, J.-B. M. de. 1822. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Tome sixième, 2me partie. Paris: published by the Author, 232 pp.

Lanzer, R.M. 1996. Ancyliidae (Gastropoda: Basommatophora) na América do Sul: sistemática e distribuição. *Revista Brasileira de Zoologia* 13: 175e210.

Laskar, J., Joutel, F. & Boudin, F. 1993. Orbital, precession and insolation quantities for the Earth from -20 Myr to +10 Myr. *Astronomy Astrophysics*, 270: 522-533.

Lea I. 1834. Observations on the naïades; and descriptions of new species of that, and other families. *Transactions of the American Philosophical Society*. (NS) 5: 23-119, pls 1-19

Lea I. 1860. Descriptions of fifteen new species of Uruguayan Unionidæ. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 12: 90-92

Lee, T. & Foighil, D.Ó. 2003. Phylogenetic structure of the Sphaeriinae, a global clade of freshwater bivalve molluscs, inferred from nuclear

- (ITS-1) and mitochondrial (16S) ribosomal gene sequences. Zoological Journal of the Linnean Society, 137(2): 245-260.
- Lisiecki, L.E. & Raymo, M.E. 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $d^{18}O$ records. Paleoceanography, 20, PA1003, doi:10.1029/2004PA001071.
- Litsinger, J.A. & Dominiciano, B.E. 1993. Management of the golden apple snail *Pomacea canaliculata* (Lamarck) in rice. Crop Protection, 12(5): 363-370.
- Lodge, D.; Brown, K.; Klosiewski, S.; Stein, R.; Covich, A.; Leathers, B. & Bronmark, C. 1987. Distribution of freshwater snails: Spatial scale and relative importance of physicochemical and biotic factors. American Malacological Bulletin, 5: 73-84.
- Lopes, T.A; Nobushige, S.Y.L; Silva, A.P.S.; Goveia, C.O.; Enk, M.J.; Sampaio, I.; Sales, J.B.L.; Rodrigues, L.F.S.Jr. 2017. Distribution and identification of the genus *Biomphalaria* Preston (1910): important insights into the epidemiology of Schistosomiasis in the Amazon region. Revista da Biologia, 17(2):31-37, DOI: 10.7594/revbio.17.02.06
- López Armengol, M.F. & Darrigran, G. 1998. Distribución del género Neotropical *Potamolithus* Pilsbry y Rush, 1896 (Gastropoda: Hydrobiidae) en el estuario del Río de la Plata. Iberus 16: 67-74.
- Luz, E.; Silva, S.M.; De Carvalho, A.P. & Castro, N. 1998. Atualização da sistemática e distribuição dos planorbídeos (Gastropoda, Pulmonata) no estado do Paraná (Brasil). Acta Biológica Paranaense, 27: 39-55.

M

- Manzuetti.A.; Perea D.; Ubilla M. & Rinderknecht, A. 2017a. First record of *Smilodon fatalis* Leidy, 1869 (Felidae, Machairodontinae) in the extra-Andean region of South America (late Pleistocene, Sopas Formation), Uruguay: taxonomic and paleobiogeographic implications. *Quaternary Science Reviews*, p.: 57 - 62, 2018
- Manzuetti A; Perea D.; Rinderknecht, A. & Ubilla, M. 2017b. New canid remains from Dolores Formation, Late Pleistocene-Early Holocene, Uruguay. *Journal of Mammalian Evolution*, DOI: 10.1007/s10914-017-9387-8.
- Martens, E.v. 1868. Ueber südbrasilianische Land-und Süßwassermollusken nach den Sammlungen von Dr. R. Hensel. *Malakozoologische Blätter*. 15: 169-217.
- Martín, P.R. & De Francesco, C.G. 2006. Fossil record of *Pomacea* (Caenogastropoda: Ampullariidae) in Argentina and its paleoenvironmental implications. *Biocell*, 30(2): 337-343.
- Martín, S.M. & Díaz, A.C. 2012. Population structure of *Uncancylus concentricus* (d'Orbigny, 1835) (Ancyliidae, Pulmonata, Basommatophora) in the Multiple Use Reserve Martín García Island, Upper Río de la Plata, Argentina. *Brazilian Journal of Biology*, 72(1): 65-70
- Martínez, S. 1988. Adiciones a la malacofauna de la Fm. Sopas (Pleistoceno Superior, Uruguay), con algunas consideraciones paleoecológicas. *Paulacoutiana*, 3: 67-75.
- Martínez, S.; Ubilla, M.; Verde, M.; Perea, D.; Rojas, A.; Guérèquiz, R. & Piñeiro, G. 1999. Paleocology and Geochronology of Uruguayan

- Coastal Marine Pleistocene Deposits. *Quaternary Research*, 55: 246-254.
- Martínez, S. & Rojas, A. 2004. Quaternary continental molluscs from Northern Uruguay: distribution and paleoecology. *Quaternary International*, 114: 123-128.
- Martínez, S. & Ubilla, M. 2004. El Cuaternario en Uruguay. En: Veroslavsky, G.; Ubilla, M.; Martínez, S. (eds.). *Cuencas sedimentarias de Uruguay – Cenozoico*. DIRAC, Montevideo, Uruguay.
- Maton W.G. 1811. Description of seven new species of Testacea. *Transactions of the Linnean Society of London*. 10: 325-332.
- Medeiros, K.dO; Garcia, M.J.; Daners, G.; Ubilla, M.; Goso, C. & Bistrichi, C.A. 2011. Contribuição palinoflorística para o cenário do Pleistoceno Superior – Holoceno Inferior, na Bacia do Rio Santa Lucía, Sul do Uruguai. En: Carvalho, I.dS.; Srivastava, N.K.; Strohschoen Jr., O. & Lana, C.C. (eds.). *Paleonologia: Cenários de Vida*. Volume 3. Editora Interciência, Brasil.
- Meneghin, H. 2016. La tradición Fell en el sur del territorio uruguayo. Seis nuevas dataciones radiocarbónicas. *Orígenes*, 14:1–27
- Merlin-Hernández, A.L.; Guerrero-Arenas, R.; García-Estrada, C. & Jiménez-Hidalgo, E. 2021. Using Late Pleistocene records for conservation strategies of terrestrial biotas in the Mixteca Alta Oaxaqueña, southern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103542>.
- Milankovitch, M.M. 1941. Canon of Insolation and the Ice-age problem. *Koniglich Serbische Akademie, Beograd*.

- Miquel, S.E. 1991. El género *Bulimulus* Leach, 1814 (Mollusca, Gastropoda, Stylommatophora) en la República Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 26: 93–12.
- Miquel, S.E. & Bellosi, E.S. 2007. Microgasterópodos terrestres (Charopidae) del Eoceno Medio de Gran Barranca (Patagonia Central, Argentina). *Ameghiniana*, 44 (1): 121-131.
- Miquel, S.E.; Ramírez, R. & Thomé, J.W. 2007. Biodiversidad y taxonomía de micromoluscos Punctoidea del sur de Brasil, con la descripción de una nueva especie de *Radiodiscus* de la Mata Atlántica (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 9(2): 205-230.
- Miquel, S.E. & Aguirre, M.L. 2011. Taxonomía de los gasterópodos terrestres del Cuaternario de Argentina. *Spanish Journal of Palaeontology*. 26(2): 101-133.
- Montenegro, F; Roland, G; García, G; Rinderknecht, A; Ubilla, D; Lecuona, G & W. Jones. 2011. Los vertebrados fósiles del arroyo Perico Flaco, Departamento de Soriano, Uruguay. *Ameghiniana* 48, 184R.
- Mossolin, E.C. & Mantelatto, F.L. 2008. Taxonomic and distributional results of a freshwater crab fauna survey (Family Trichodactylidae) on São Sebastião Island (Ilhabela), South Atlantic, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensis*, 20(2): 125-129.
- MusselP, Mussel Project: mussel-project.uwsp.edu, visitada en mayo y junio de 2021.

N

- Neubauer, T.A. & Georgopoulou, E. 2021. Extinction risk is linked to lifestyle in freshwater gastropods. *Diversity and Distributions*, DOI: 10.1111/ddi.13404.
- Neubauer, T.A.; Hauffe, T.; Silvestro, D.; Schauer, J.; Kadolsky, D.; Wesselingh, F.P.; Harzhauser, M. & Wilke, T. 2021. Current extinction rate in European freshwater gastropods greatly exceeds that of the late Cretaceous mass extinction. *Communications Earth & Environment*, 2:97 doi.org/10.1038/s43247-021-00167-x.
- Núñez, V. 2011. Revisión de dos especies de Physidae. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 93-108.

O

- Ohlweiler, F.P. & Kawano, T. 2001. Effects of the Desiccation on *Biomphalaria tenagophila* (Orbigny, 1835) (Mollusca) Infected by *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96(5): 737-749.
- Ohlweiler, F.P. & Kawano, T. 2002. *Biomphalaria tenagophila* (Orbigny, 1835) (MOLLUSCA): adaptation to desiccation and susceptibility to infection with *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 44(4): 191-201.
- Olazarri, J. 1981a. *Biomphalaria tenagophila* (d'Orbigny) 1835 (Moll. Gastr.) en la zona de Salto Grande. I. Ambientes de cría. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 5(40): 321-345.

- Olazarri, J. 1981b. *Biomphalaria tenagophila* (d'Orbigny) 1835 (Moll. Gastr.) en la zona de Salto Grande. II. Factores abióticos que afectan sus poblaciones. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 5(41): 391-417.
- Ovando, X.M.C. & Gutiérrez Gregoric, D.E. 2012. Systematic revision of *Chilina* Gray (Gastropoda: Pulmonata) from northwestern Argentina and description of a new species. Malacologia 55: 117e134.
- P**
- Parada, E.; Peredo, S. & Jara-Seguel, P. 2009. Registro actual de especies del género *Musculium* link, 1807 (Bivalvia: Sphaeriidae) en Chile con notas sobre morfología y biometría de sus poblaciones. Gayana, 73(1): 49-56.
- Paraense, W.L. 1970. Planorbídeos hospedeiros intermediários do *Schistosoma mansoni*. In: Cunha A.S. (ed.) *Esquistossomose mansoni*, 1 edição. Editora Universidade de São Paulo, São Paulo, p. 13-30.
- Paraense, W.L. 1975. Estado atual da sistemática dos planorbídeos brasileiros. Arquivo Museu Nacional Rio de Janeiro, 55: 105-128.
- Paraense, W.L.; Deslandes, N. 1959. The renal ridge as a reliable character for separating *Taphius glabratus* from *T. tenagophilus*. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene, 8:456-472.
- Parent, C.E. 2012. Biogeographical and ecological determinants of land snail diversification on islands. American Malacological Bulletin, 30: 207-215.

- Parent, C.E. & Crespi, B.J. 2006. Sequential colonization and diversification of Galápagos endemic land snail genus *Bulimulus* (Gastropoda, Stylommatophora). *Evolution*, 60: 2311–2328.
- Parent, C.E. & Crespi, B.J. 2009. Ecological opportunity in adaptive radiation of Galápagos endemic land snails. *American Naturalist*, 174: 898–905.
- Parodiz, J.J. & Hennings, L. 1965. The *Neocorbicula* (Mollusca Pelecypoda) of the Paraná-Uruguay basin, South America. *Annals of the Carnegie Museum*, 38(3): 69-96.
- Pereira, J.L.; Vidal, T.; Mendes, C.; Ré, A.; Santos, J.I.; Gonçalves, F. & Castro, B.B. 2017. Invasive Asian clam distribution pattern reveals minimal constraints to downstream dispersal and imperceptible ecological impacts. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 27: 953–964.
- Petit, J.R.; Jouzel, J.; Raynaud, D.; Barkov, N.I.; Barnola, J.M.; Basile, I.; Bender, M.; Chappellaz, J.; Davis, J.; Delaygue, G.; Delmotte, M.; Kotlyakov, V.M.; Legrand, M.; Lipenkov, V.; Lorius, C.; Pépin, L.; Ritz, C.; Saltzman, E. & Stievenard M. 1999 Climate and Atmospheric History of the Past 420,000 years from the Vostok Ice Core, Antarctica. *Nature*, 399, 429-436.
- Pieri, O.S.; Raymundo, J.S. & Jurberg, P. 1980. Estudos sobre o comportamento dos planorbídeos. II. Enterramento de *Biomphalaria glabrata* como meio de proteção contra a dessecação. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 75: 83-88.
- Pilsbry, H. A. 1897. New species of mollusks from Uruguay. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 49: 290-298.

- Pilsbry, H. A. 1911. Non-marine Mollusca of Patagonia. In: Scott, W.B. (Ed.) Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899. Volume III, 2. Zoology. Princeton University, Princeton, N.J.; Schweizerbart'sche Verlagshandlung, Stuttgart, pp. 513-633, pls 38-47 + 5.
- Pisano, M.F. & Fucks, E.E. 2015. Quaternary mollusc assemblages from the lower basin of Salado River, Buenos Aires Province: Their use as paleoenvironmental indicators. *Quaternary International*, 391: 100-111.
- Pizá, J. & Cazzaniga, N.J. 2003. Redescription, shell variability and geographic distribution of *Plagiodontes dentatus* (Wood, 1828) (Gastropoda: Orthalicidae: Odontostominae) from Uruguay and Argentina. *Zootaxa*, 154: 1-23.
- Pointier, J.-P.; Théron, A. & Imbertestablet, D. 1988. Decline of a sylvatic focus of *Schistosoma mansoni* in Guadeloupe (French West Indies) following competitive displacement of the snail host *Biomphalaria glabrata* by *Ampullaria glauca*. *Oecologia* 75: 38e43.
- Preciozzi, F.; Spoturno, J.; Heinzen, W. & Rossi, P. 1985. Carta Geológica del Uruguay a escala 1:500.000. Dirección Nacional de Minería y Geología, Montevideo.
- Premalatha, P.; Saravanan, K. & Karuppannan, P. 2020. Freshwater Mussels (Bivalvia: Unionoida) as a biological and water quality indicator: A review. *Ecology, Environment and Conservation*, 26(2): 809-812.
- Prieto, A.R.; Blasi, A.M.; De Francesco, C.G. & Fernández, C. 2004. Environmental history since 11,000 ¹⁴C yr B.P. of the

- northeastern Pampas, Argentina, from alluvial sequences of the Luján River. *Quaternary Research*, 62: 146– 161
- Pyron, M.; Beugly, J.; Spielman, M. & Jacquemin, S. 2009. Habitat variation among aquatic gastropod assemblages of Indiana, USA. *The Open Zoology Journal*, 2: 8–14.
- Pyron, M. & Brown, K.M. 2015. Introduction to Mollusca and the class Gastropoda. Chapter 18. *In* Thorp & Rogers (Editors) Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates: Ecology and General Biology: Fourth Edition. Elsevier, London.
- Qadri, R. & Faiq, M.A. 2019. Freshwater Pollution: Effects on Aquatic Life and Human Health. *In* Qadri H.; Bhat R.; Mehmood M. & Dar G. (eds) Fresh Water Pollution Dynamics and Remediation. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8277-2_2

R

- Rasband, W.S. 1997-2018. ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>.
- Rey, L. 2011. Schistosoma e esquistossomose: epidemiologia e controle. *In*: Parasitologia, 4ed. Rio de janeiro, Guanabara Koogan, 2011.p. 475-499.
- Ribeiro, F.B. 2017. Taxonomia e relações filogenéticas dos lagostins de agua doce do gênero *Parastacus* Huxley, 1879 (Crustacea, Decapoda, Parastacidae) (PhD thesis, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul, Brazil). Retrieved from <https://lume.ufrgs.br/handle/10183/163676>.

- Ribeiro, F.B.; Huber, A.F.; Schubart, C.D. & Araujo, P.B. 2017. A new species of *Parastacus* Huxley, 1879 (Crustacea, Decapoda, Parastacidae) from a swamp forest in southern Brazil. *Nauplius*, 25: e2017008.
- Rohrdanz, A.E. 2017. Los caracoles manzana (Ampullaridae; Gastropoda; Mollusca) en Uruguay: revisión y actualización de su distribución. Tesina de grado de la Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, UdelaR. Uruguay.
- Rojas, A. & Martínez, S. 2008. Las últimas ingresiones marinas. En: Perea, D. (ed.). Fósiles de Uruguay. DIRAC. Montevideo, Uruguay.
- Rojas, A. & Urteaga, D. 2011. Late Pleistocene and Holocene chitons (Mollusca, Polyplacophora) from Uruguay: Palaeobiogeography and palaeoenvironmental reconstruction in mid latitudes of the southwestern Atlantic. *Geobios*, 44: 377-386.
- Rumi, A.; Tassara, M.P & Bonetto, A.A. 1997. Distribución de las especies de Planorbidae en la Argentina y su relación con el riesgo de esquistosomiasis. *ECOSUR*, 17(28): 1-19.

S

- Sandel, B.; Arge, L.; Dalsgaard, B.; Davies, R.G.; Gaston, K.J.; Sutherland, W.J. & Svenning, J.-C. 2011. The influence of Late Quaternary Climate-Change velocity on species endemism. *Science Reports*, 334: 660-664.
- Santos, S.B. 2003. Estado atual do conhecimento dos Ancilídeos na América do Sul (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Basommatophora). *Revista de Biologia Tropical* 50: 1e33.

- Santos, S.B.; Ovando, X.M.C. & Lacerda, L.E.M. 2020. Planorbioidea, Planorbidae, Ancylinae (Chapter 11, Mollusca). *In* Damborenea, Rogers & Thorp (Editors) Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates: Keys to Neotropical and Antarctic fauna: Fourth Edition. Elsevier, London.
- Scarabino, F. 2003. Lista sistemática de los Gastropoda terrestres vivientes de Uruguay. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 8(78/79): 203-214.
- Scarabino, F. 2004a. Lista sistemática de los Gastropoda dulciacuícolas vivientes de Uruguay. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 8(84-85/86-87): 347-356.
- Scarabino, F. 2004b. Conservación de la malacofauna uruguaya. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 8(82-83): 267-273.
- Scarabino, F. & Mansur, M.C. 2007. Lista sistemática de los Bivalvia dulciacuícolas vivientes de Uruguay. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 9(90): 89-99.
- Simberloff, D. & Stiling, P. 1996. Risks of species introduced for biological control. *Biological Conservation* 78: 185-192.
- Simone, L.R.L. 2006. Land and Freshwater Molluscs of Brazil. Museu de Zoologia Universidade de São Paulo. São Paulo, Brazil.
- Solem, A. 1978. Classification of the land mollusca. Pulmonates. Volume 2A. *En*: V. Fretter & J. Peake (eds.) *Systematics evolution and ecology*. Academic Press.
- Solem, A. 1979. Biogeographic Significance of Land Snails, Paleozoic to Recent. Oregon State University Press. Oregon.

- Sousa, R.; Rufino, M.; Gaspar, M.; Antunes, C. & Guilhermino, L. 2008. Abiotic impacts on spatial and temporal distribution of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the River Minho Estuary, Portugal. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18, 98–110.
- Spatz, L.; Vidigal, T.H.D.A.; Caldeira, R.L.; Dias Neto, E.; Cappa, S.M.G. & Carvalho, O.S. 1999. Study of *Biomphalaria tenagophila*, *B. t. guaibensis* and *B. occidentalis* by polymerase chain reaction amplification and restriction enzyme digestion of the ribosomal RNA gene intergenic spacer. *Journal of Molluscan Studies*, 65: 143–149.
- Steffan, P.G.; Aguirre, M.L. & Miquel, S.E. 2014. Malacofauna continental holocena (Región Pampeana, Argentina). *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17(2): 225–248.
- Stern, D.I. & Kaufmann, R.K. 2014. Anthropogenic and natural causes of climate change. *Climatic Change*, 122: 257–269.
- Stern, E. 1983. Depth distribution and density of freshwater mussels (Unionidae) collected with SCUBA from the lower Wisconsin and St. Croix Rivers. *Nautilus*, 97, 36–41.
- Stuiver, M. & Reimer, P.J. 1993. Calib Radiocarbon Calibration Program. *Radiocarbon*, 35, 215–230.

T

- Tanke, D.H. & Brett-Surman, M.K. 2001. Evidence of Hatchling and Nestling-Size Hadrosaurs (Reptilia: Ornithischia) from Dinosaur Provincial Park (Dinosaur Park Formation: Campanian), Alberta. In Darren H. Tanke and Kenneth Carpenter (eds.) *Mesozoic*

- Vertebrate Life. Pp. 206-218 Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis.
- Taylor, D.W. 2003. Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophila); biogeography, classification, morphology. *International Journal of Tropical Biology Conservation*, 51(1): 1-287.
- Thiengo, S.C. 1987. Observations on the morphology of *Pomacea lineata* (Spix, 1827) (Mollusca: Ampullaridae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 82(4): 563-570.
- Thiengo, S.C.; Fernandez, M.A. & de Mattos, A.C. Ampullarioidea: Ampullariidae (Chapter 11, Mollusca). *In* Damborenea, Rogers & Thorp (Editors) Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates: Keys to Neotropical and Antarctic fauna: Fourth Edition. Elsevier, London.
- Tietze, E. & De Francesco, C.G. 2010. Environmental significance of freshwater mollusks in the Southern Pampas, Argentina: to what detail can local environments be inferred from mollusk composition?. *Hydrobiologia*, 641:133–143.
- Triantis, K.A.; Rigal, F.; Parent, C.E.; Cameron, R.A.D.; Lenzner, B.; Parmakelis, A.; Yeung, N.W.; Alonso, M.R.; Ibañez, M.; De Friasmartins, A.M.; Teixeira, D.N.F.; Griffiths, O.L.; Yanes, Y.; Hayes, K.A.; Preece, R.C. & Cowie, R.H. 2016. Discordance between morphological and taxonomic diversity: land snails of oceanic archipelagos. *Journal of Biogeography*, 43: 2050–2061.
- Turner, R.L. 1996. Use of stems of emergent plants for oviposition by the Florida applesnail, *Pomacea paludosa*, and implications for marsh management. *Florida Scientist*, 59: 34–49.

Turner, A.M.; Turner, R.R. & Ray, S.R. 2007. Competition and intraguild predation among freshwater snails: re-examining the mechanism of interspecific interactions. *Oikos*, 116: 1895–1903.

U

Ubilla, M. 2004. Mammalian biostratigraphy of Pleistocene fluvial deposits in northern Uruguay, South America. *Proceedings of the Geologists' Association*, 115: 347-357.

Ubilla, M.; Perea, D.; Goso, C. & Lorenzo, N. 2003. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and enviromental reconstruction. *Quaternary International*, 114: 129-142.

Ubilla, M.; Perea, D. & Martínez, S. 1994. Paleofauna del Cuaternario Tardío continental del Uruguay (Fm. Sopas y Fm. Dolores). *Acta Geológica Leopodensia*, 39(1): 441-458.

Ubilla, M.; Perea, D.; Rinderknecht, A. & Corona, A. 2009. Pleistocene mammals from Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and environmental connotations. In: Girardi S, Scherer C (eds) Ribeiro AM. *Quaternario de Rio Grande do Sul. Integrando Conhecimentos. Monografias, Sociedade Brasileira de Paleontología*, Porto Alegre

Ubilla, M.; Corona, A.; Rinderknecht, A.; Perea, D. & Verde, M. 2016. Marine Isotope Stage 3 (MIS-3) and continental beds from northern Uruguay (Sopas Formation): paleontology, chronology and climate In Gasparini, GM, Rabassa J, Deschamps MC & Tonni EP: *Marine Isotope Stage 3 in Southern South America 60 KA B.P.-30 KA B.P.* Editorial Springer International Publishing AG-Springer Earth System Sciences.

Ubilla, M. & Martínez, S. 2016. Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay. Springer Briefs in Earth System Sciences, South America and the Southern Hemisphere. Springer.

Ubilla, M.; Rinderknecht, A.; Corona, A. & Perea, D. 2018. Mammals in Last 30 to 7 ka Interval (Late Pleistocene-Early Holocene) in Southern Uruguay (Santa Lucía River Basin): Last Occurrences, Climate, and Biogeography. Journal of Mammalian Evolution, DOI 10.1007/s10914-017-9380-2.

V

Vaughn, C.C. & Spooner, D.E. 2006. Scale-dependent associations between native freshwater mussels and invasive *Corbicula*. Hydrobiologia, 568, 331–339.

Verde, M.; Ubilla, M.; Jiménez, J. & Genise, J. 2007. A new earthworm trace fossil from paleosols: aestivation chambers from the Late Pleistocene Sopas Formation of Uruguay. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology, 243: 339-347.

Verde, M. & Perea, D. 2008. Icnofósiles. En: Perea, D. (ed.). Fósiles de Uruguay. DIRAC. Montevideo, Uruguay.

Verde, M.; Ubilla, M. & Roland, G. 2016. Ant nests from the Palaeogene and Quaternary of Uruguay. 4th International Congress on Ichnology (Ichnia 2016), May 6 – 9, 2016, Idanha-a-Nova, Portugal. Abstract book, 134-135.

Verdi, A. 2007. Intersexualidad en las especies uruguayas del género *Parastacus* (Crustacea, Astacoidea) (Tesis de Doctorado, Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas - Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo).

<https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/handle/20.500.12008/4088>.

- Veroslavsky, G.; Aubet, N.; Martínez, S.; Heaman, L.M.; Cabrera, F. & Mesa, V. 2019. Late Cretaceous stratigraphy of the southeastern Chaco - Paraná Basin ("Norte Basin" - Uruguay): the maastrichtian age of the calcretization process. *Geociências*, 38(2): 427 - 449.
- Vianey-Liaud, M. & Lancastré, F. 1986. Weight loss and survival of *Biomphalaria glabrata* deprived of water. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 81: 221-224.
- Vidigal, T.H.D.A.; Caldeira, R.L.; Simpson, A.J.G. & Carvalho, O.S. 2000. Further studies on the molecular systematics of *Biomphalaria* snails from Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 95: 57–66.
- Vidigal, T.H.D.A.; Spatz, L.; Kissinger, J.C.; Redondo, R.A.F.; Pires, E.C.R.; Simpson, A.J.G. & Carvalho, O.S. 2004. Analysis of the first and second internal transcribed spacer sequences of the ribosomal DNA in *Biomphalaria tenagophila* complex (Mollusca: Planorbidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 99: 153–158.
- Wagner, J.A. 1827. *Testacea fluviatilia quae in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX [1817-1820] jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis augustissimi suscepto, collegit et pingenda curavit Dr. J. B. de Spix (...), digessit, descripsit et observationibus illustravit Dr. J. A. Wagner. Munich: C. Wolf. pp. i-iv, 1-36, plates 1-29.*

- Waykar, B & Deshmukh, G. 2012. Evaluation of Bivalves as Bioindicators of Metal Pollution in Freshwater. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 88(1): 48-53.
- Weyrauch, W.K. 1966. Gastrópodos terrestres de Argentina, Uruguay y Brasil. *Neotrópica*, 12 (38): 41-47.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*. 30 (3): 279–338.
- Wood, W. 1828. Supplement to the Index Testaceologicus; or A catalogue of Shells, British and Foreign. Richard Taylor, London. IV [+1] + 59 pp., plates 1-8.
- Wood, A.M.; Haro, C.R.; Haro, R.J. & Sandland, G.J. 2011. Effects of desiccation on two life stages of an invasive snail and its native cohabitant. *Hydrobiologia*, 675:167–174.
- WoRMS, World Register of Marine Species: www.marinespecies.org/index.php, visitada en mayo y junio de 2021

Y

- Yong, M.; Gutiérrez, A.; Perera, G.; Durand, P. & Pointier, J.P. 2001. The *Biomphalaria havanensis* complex (Gastropoda: Planorbidae) in Cuba: A morphological and genetic study. *Journal of Molluscan Studies*, 67: 103-111.

Anexo - Tablas

Tabla 4. Listado de todas las especies registradas en muestreos, bibliografía y colecciones científicas. Especies en rojo: registradas en ambas formaciones (Martínez & Rojas, 2004); especies en naranja solo registradas para Formación Sopas (Martínez & Rojas, 2004); especies en verde solo registradas para Formación Dolores (Martínez & Rojas, 2004); resaltado celeste solo registrado en Martínez & Rojas (2004); resaltado amarillo solo registrado en campo o roto; especies en negro: nuevos registros.

	SOPAS												DOLORES											HOLOCENO	
	Tres Árboles	Ao. Malo	Ao. las Cañas	Paso Colman	Sitio Baeza	Ao Itapabí	Itapabí SS04	Itapabí SS05	Arapey grande	Paso del Potrero	Paso urumbeba	Paso Farías ASO1	Ao. Solís Chico	Jones	Cañada Nieto	Estancia Calcaterra, Tortuga	Estancia Calcaterra 1	Cda. La Paraguya	Aº El Bravío	Aº Perdices	Cda. Farías atrás 2	Cda. Farías, puente	Gutiérrez	Buey Negro	
<i>Cyanocyclas cf. C. limosa</i>	10	5	3			19	17	76	7	127		624												36	12
<i>Anodontites</i>										x		1													
<i>Diplodon sp.</i>	1	4												3		1			1	1			x		
<i>Diplodon wymanii</i>		5						1		2			1												
<i>Diplodon charruanus</i>								6																	
<i>Diplodon peraeformis</i>		7	3			1						1													
<i>Diplodon rhuacoicus</i>	2	9		1	1			6		2			1						16			6		4	
<i>Diplodon parallelepipedon</i>		x																							
<i>Monocondylaea sp.</i>		x																							
<i>Musculium argentinum</i>		6						7				1				3			6	3	14	6	1		
<i>Pisidium sp.</i>																2									
<i>Afropisidium sterkianum</i>								2							106.5	1			3	2		x			
<i>Pisidium vile</i>	1	7					11	5							1	30			6		165				
<i>Pomacea canaliculata</i>	4	4		7								5				4		1						1	
<i>Pomacea lineata</i>								1								2		1				2			
<i>Pomacea sp.</i>	3				2							x				1				1			x		
<i>Asolene platae</i>																9									
<i>Asolene sp.</i>	1													1						4					
<i>Asolene spixii</i>		2		1				5								1		3				2			
<i>Physa sp.</i>																3					1				
<i>Stenophysa marmorata</i>																5					2				
<i>Biomphalaria sp.</i>													1												
<i>Biomphalaria peregrina</i>				7										1	348	1	6	1		5		4	17		

<i>Biomphalaria tenagophila</i>	1	2	1	20	1	
<i>Drepanotrema heloicum</i>		29	2	1	1	
<i>Drepanotrema kermatoides</i>		2		9		
<i>Chilina sp.</i>	3					
<i>Chilina parva</i>	1 6					
<i>Heleobia cf. H. australis</i>	2 99 385 6 55 5	11 498 6 28 404 26 4				
<i>Heleobia cf. H. parchappi</i>	17	2 60				
<i>Heleobia cf. H. piscium</i>	12 48 2 30 48 x	15 6				2
<i>Heleobia robusta</i>		26 9				
<i>Heleobia sp.</i>	31	63 29 2 x				
<i>Potamolithus catharinae</i>	17 495 88 36					15
<i>Potamolithus lapidum</i>	3 2 60 104 27 55					
<i>Potamolithus sp.</i>	6	3				
<i>Ancilidae</i>		1 9				
<i>Anisancylus cf. A. obliquus</i>	6 2 1	2 1				
<i>Gundlachia sp.</i>	x 2				x	
<i>Hebetancylus cf. H. moricandi</i>		11 6 21 1				
<i>Uncancilus sp.</i>						1
<i>Uncancylus cf. U. concentricus</i>	1 1	3 3 4 27 1				
<i>Miradiscops brasiliensis</i>		1 2 4				
<i>Zylchogira costellata</i>	1	1				

<i>Omalonyx convexus</i>				1					
<i>Succinea sp.</i>							1		
<i>Succinea meridionalis</i>				3	3			3	
<i>Bulimulus rushi</i>	1								
<i>Bulimulus sp</i>		x		x					
<i>Plagiodontes dentatus</i>					1	3		1	

Tabla 5. Abundancias registradas por localidad y por especie.

	SOPAS											Dolores										HOLOCE NO
	Tres Árbol es	Ao. Mal o	Ao. Las Cañas	Paso Colma n	Sitio Baez a	Arroy o Itape bí	Ao. Itape bí SS04	Ao. Itape bí SS05	Arape y Gde.	Paso del Potrer o	Paso Farías AS0 1	Jone s	Cda. Niet o	Estancia Calcater ra tortuga	Estancia Calcater ra 1	Cda. La Paragua ya	Aº El Braví o	Aº Perdic es	Cda. Farías atrás 2	Cda. Farías puente	Gutiérrez	Buey Negro
<i>Cyanocyclas cf. C. limosa</i>	5	103				19	17	76	7	127	624									36		12
<i>Anodontites</i>										1	1											
<i>Diplodon sp.</i>	1	4										3		1			1	1		1		
<i>Diplodon wymanii</i>		5						1		2												
<i>Diplodon charruanus</i>								6														
<i>Diplodon peraeformis</i>		7	3			1					1											
<i>Diplodon rhuacoicus</i>	2	9		1	1			6		2							16		6			4
<i>Diplodon parallelepipedon</i>		1																				
<i>Monocondylaea sp.</i>		1																				
<i>Musculium argentinum</i>		6					7				1	3					6	3	14	6	1	
<i>Pisidium sp.</i>												2										
<i>Afropisidium sterkianum</i>							2					107		1			3	2		1		
<i>Pisidium vile</i>	1	7					11	5				1		30			6		165			
<i>Pomacea canaliculata</i>	4	4		7							5	4			1							1
<i>Pomacea lineata</i>							1					2			1				2			
<i>Pomacea sp.</i>	3				2									1				1		1		
<i>Asolene platae</i>														9								
<i>Asolene sp.</i>	1											1						4				
<i>Asolene spixii</i>		2		1			5					1		3					2			
<i>Physa sp.</i>												3							1			
<i>Stenophysa marmorata</i>												5							2			
<i>Biomphalaria sp.</i>																						
<i>Biomphalaria peregrina</i>				7								1	348	1	6	1		5		4	17	
<i>Biomphalaria tenagophila</i>												2					1		20	1		
<i>Drepanotrema heloicum</i>												29			2				1	1		
<i>Drepanotrema kermatoides</i>													2						9			

<i>Chilina</i> sp.	3														
<i>Chilina parva</i>	1	6													
<i>Heleobia cf. H. australis</i>	2		99	385	6	55	2	11	498	6	28	404	26	4	
<i>Heleobia cf. H. parchappi</i>						17		2			60				
<i>Heleobia cf. H. piscium</i>	12	48	2	30		48		15				6			2
<i>Heleobia robusta</i>								26				9			
<i>Heleobia</i> sp.			31					63		29	2	1			
<i>Potamolithus catharinae</i>	17		495	88		36									15
<i>Potamolithus lapidum</i>	3	2	60	104	27	55									
<i>Potamolithus</i> sp.			6					3							
Ancilidae								1			9				
<i>Anisancylus cf. A. obliquus</i>		6	2		1			2				1			
<i>Gundlachia</i> sp.	1		2											1	
<i>Hebetancylus cf. H. moricandi</i>								11		6		21	1		
<i>Uncancilus</i> sp.															1
<i>Uncancylus cf. U. concentricus</i>		1				1		3	3		4	27	1		
<i>Miradiscops brasiliensis</i>								1			2	4			
<i>Zylchogira costellata</i>			1					1							
<i>Omalonyx convexus</i>									1						
<i>Succinea</i> sp.											1				
<i>Succinea meridionalis</i>								3		3			3		
<i>Bulimulus rushi</i>	1														
<i>Bulimulus</i> sp.						1									
<i>Plagiodontes dentatus</i>									1	3			1		

Tabla 6. Frecuencias de las especies: D (dominante) especies con más de 50% de registro, A (abundante) una abundancia de 49 - 25 %, C (común) abundancia de entre 24 – 5 % y R (rara) abundancia menor al 4.9 % respecto al registro total de la localidad.

	SOPAS										Dolores										HOLOCENO
	Tres Árboles	Ao. Malo	Paso Colman	Sitio Baeza	Arroyo Itapebí	Ao. Itapebí SS04	Ao. Itapebí SS05	Arapey Gde.	Paso del Potrero	Paso Farías AS01	Jones	Cda. Nieto	Estancia Calcaterra tortuga	Estancia Calcaterra 1	Cda. La Paraguaya	Aº El Bravío	Aº Perdices	Cda. Farías atrás 2	Cda. Farías puente	Gutiérrez	Buey Negro
<i>Cyanocyclas cf. C. limosa</i>	C	A			D	R	C	C	A	D										D	A
<i>Anodontites</i>									R	R											
<i>Diplodon sp.</i>	R	R									D		R			R	C			R	
<i>Diplodon wymanii</i>		R					R		R												
<i>Diplodon charruanus</i>							R														
<i>Diplodon peraeformis</i>		R			R					R											
<i>Diplodon rhuacoicus</i>	C	R	R	C			R		R							C			C		C
<i>Diplodon parallelepipedon</i>		R																			
<i>Monocondylaea sp.</i>		R																			
<i>Musculium argentinum</i>		R				R				R		R				R	C	R	C	R	
<i>Pisidium sp.</i>												R									
<i>Pisidium sterkianum</i>						R						C	R			R	C		R		
<i>Pisidium vile</i>	R	R				R	R					R	C			R		C			
<i>Pomacea canaliculata</i>	C	R	A							R		R		R							R
<i>Pomacea lineata</i>						R						R		R					R		
<i>Pomacea sp.</i>	C			A									R				C			R	
<i>Asolene platae</i>												R									
<i>Asolene sp.</i>	R										C						C				
<i>Asolene spixii</i>		R	R			R						R		C					R		
<i>Physa sp.</i>												R									
<i>Stenophysa marmorata</i>												R						R			
<i>Biomphalaria peregrina</i>			A								A	D	R	C	C		A		C	A	
<i>Biomphalaria tenagophila</i>												R				R		R	R		
<i>Drepanotrema heloicum</i>												R		C				R	R		
<i>Drepanotrema kermatoides</i>												R						R			
<i>Chilina sp.</i>	C																				
<i>Chilina parva</i>	R	R																			
<i>Heleobia cf. H. australis</i>		R				C	D	C	C	R		R	D	C		C		D	A	C	

[illegible]

Tabla 7. Tabla de presencia (1) – ausencia (0) de especies.

	Tres Árboles	Malo	Paso Colman	Itapebí	Itapebí SS04	Itapebí SS05	Paso del Potrero	AS01	Nieto	Calcaterra tortuga	Calcaterra 1	El Bravío	Perdices	Farías 2	Farías puente	Gutierrez	Buey Negro
<i>Cyanocyclas cf. C. limosa</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Anodontites</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diplodon sp.</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0
<i>Diplodon wymanii</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diplodon charruanus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diplodon peraeformis</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diplodon rhuacoicus</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Musculium argentinum</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Pisidium sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Afropisidium sterkianum</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0
<i>Pisidium vile</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Pomacea canaliculata</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pomacea lineata</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pomacea sp.</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Asolene platae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Asolene sp.</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Asolene spixii</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Physa sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Stenophysa marmorata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Biomphalaria sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Biomphalaria peregrina</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Biomphalaria tenagophila</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>Drepanotrema heloicum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0
<i>Drepanotrema kermatoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Chilina sp.</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Chilina parva</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heleobia cf. H. australis</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Heleobia cf. H. parchappi</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Heleobia cf. H. piscium</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1
<i>Heleobia robusta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Heleobia sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0
<i>Potamolithus catharinae</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Potamolithus lapidum</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Potamolithus sp.</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Ancilidae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Anisancylus</i> cf. <i>A. obliquus</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Gundlachia</i> sp.	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Hebetancylus</i> cf. <i>H. moricandi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>Uncancilus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Uncancylus</i> cf. <i>U. concentricus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>Miradiscops brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Zylchogira costellata</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Omalonyx convexus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Succinea</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Succinea meridionalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Bulimulus rushi</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bulimulus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Plagiodontes dentatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0

Tabla 15. Scores de los resultados del NMDS de abundancias, a los que se aplicó Análisis de Componentes Principales (ACP)-

	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Tres Árboles	-0.03179	0.010951	-0.03832
Malo	-0.03497	0.085015	-0.06003
Paso Colman	-0.03525	0.006572	-0.03294
Sitio Baeza	-0.03062	0.008081	-0.0322
Itapebí	-0.03505	0.017917	-0.02974
Itapebí SS04	0.37456	0.024083	-0.23098
Itapebí SS05	0.26839	0.14948	0.22705
Arapey Gde	-0.02002	0.019468	-0.02543
Paso del Potrero	0.012499	0.13145	-0.04118
Paso Farías AS01	-0.38911	0.16936	0.015799
Jones 2	-0.03141	0.011668	-0.03167
Nieto	-0.24911	-0.28961	0.032155
Calcaterra Tort	0.2215	-0.21531	0.17291
Calcaterra	-0.02986	0.006264	-0.03112
El Bravío	-0.00767	-0.00035	-0.07352
Perdices	-0.03234	0.008172	-0.03282
Farías atrás 2	0.13525	-0.17775	0.31118
Farías puente	-0.01665	-0.0067	-0.03898
Gutiérrez	-0.03991	0.022164	-0.02421
Buey Negro	-0.02844	0.019092	-0.03598

Tabla 16. Aporte de los ejes a los tres primeros componentes principales ACP al NMDS de abundancias.

	PC 1	PC 2	PC 3
Axis 1	0.96004	0.27312	-0.0611
Axis 2	-0.14594	0.67481	0.72341
Axis 3	0.23881	-0.68559	0.68771

Tabla 17. Porcentaje de varianza en los autovalores (*eigenvalue*) de cada componente principal, matriz de abundancias.

PC Eigenvalue % variance

1	0.027451	52.146
2	0.016717	31.755
3	0.008475	16.099

Tabla 18. Scores de los resultados del NMDS de frecuencias, a los que se aplicó Análisis de Componentes Principales (ACP)-

Name	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Tres Árboles	-0.23985	-0.13851	-0.06695
Malo	-0.27768	0.082416	-0.03669
Paso Colman	0.02569	-0.06509	0.15764
Sitio Baeza	-0.07647	-0.10816	-0.01339
Itapebí	-0.08998	-0.03047	0.027653
Itapebí SS04	-0.118	0.21312	-0.05979
Itapebí SS05	-0.09907	0.075189	-0.10722
Arapey Gde	-0.06145	0.016433	-0.03265
Paso del Potrero	-0.15106	0.10583	-0.05301
Paso Farías AS01	-0.08071	0.016909	0.012025
Jones 2	0.020407	-0.14976	0.060374
Nieto	0.42649	0.004167	0.086856
Tortuga	0.11539	-0.06952	-0.13586
Estancia Calcaterra, Dolores	0.10419	0.10342	0.26586
La Paraguaya	0.024492	-0.05822	0.07626
El Bravío	0.12148	-0.00051	-0.15664
Perdices	0.084446	-0.21862	0.020456
Farías atrás 2	0.23326	0.096774	-0.15405
Farías puente	0.20177	0.13319	0.073341
Gutiérrez chico	-0.01188	-0.02841	0.013393
Buey Negro	-0.15146	0.019803	0.022394

Tabla 19. Aporte de los ejes a los tres primeros componentes principales. ACP al NMDS de frecuencias.

	PC 1	PC 2	PC 3
Axis 1	0.98291	0.095017	-0.15765
Axis 2	-0.01699	0.89964	0.43631
Axis 3	0.18328	-0.42618	0.88588

Tabla 20. Porcentaje de varianza en los autovalores (*eigenvalue*) de cada componente principal, matriz de frecuencias.

PC	Eigenvalue	% variance
1	0.028278	57.244
2	0.011515	23.31
3	0.009606	19.446

Tabla 21. Distribución de la abundancia de las especies por edades.

	38.000 – 48.000	13.000 – 20.000	6.500
<i>Cyanocyclas limosa</i>	342	629	12
<i>Diplodon wymanii</i>	8	0	0
<i>Diplodon charruanus</i>	6	0	0
<i>Diplodon peraeiformis</i>	8	1	0
<i>Diplodon rhuacoicus</i>	18	8	4
<i>Musculium argentinum</i>	13	24	0
<i>Pisidium sterkianum</i>	2	108	0
<i>Pisidium vile</i>	23	167	0
<i>Pomacea canaliculata</i>	4	14	1
<i>Pomacea lineata</i>	1	5	0
<i>Asolene platae</i>	0	9	0
<i>Asolene spixii</i>	7	6	0
<i>Stenophysa marmorata</i>	0	11	0
<i>Biomphalaria peregrina</i>	0	358	0
<i>Biomphalaria tenagophila</i>	0	23	0
<i>Drepanotrema heloicum</i>	0	33	0
<i>Drepanotrema kermatoides</i>	0	11	0
<i>Chilina parva</i>	6	4	0
<i>Heleobia</i> cf. <i>H. australis</i>	541	449	0
<i>Heleobia</i> cf. <i>H. parchappi</i>	17	0	0
<i>Heleobia</i> cf. <i>H. piscium</i>	128	33	2
<i>Heleobia robusta</i>	0	35	0
<i>Potamolithus catharinae</i>	636	0	15
<i>Potamolithus lapidum</i>	221	3	0
<i>Anisancylus</i> cf. <i>A. obliquus</i>	3	3	0
<i>Hebetancylus</i> cf. <i>H. moricandi</i>	0	33	0
<i>Uncancylus</i> cf. <i>U. concentricus</i>	1	31	0
<i>Miradiscops brasiliensis</i>	0	5	0
<i>Succinea meridionalis</i>	0	10	0
<i>Bulimulus rushi</i>	2	0	0
<i>Plagiodontes dentatus</i>	0	2	0