Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), Área Biología
Universidad de la República
Montevideo, Uruguay

TESIS DE DOCTORADO

ASOCIACIONES FÓSILES DEL PLEISTOCENO MARINO DE URUGUAY

María Alejandra Rojas Buffet

8 de noviembre de 2016

Director: Dr. Sergio Martínez
Codirectora: Dra. Claudia del Río

Tribunal: Dr. Daniel Perea
Dr. Walter Norbis
Dra. Sandra Gordillo

A mis amores MARTÍN y AGUSTINA

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento:

A mis directores de tesis Sergio Martínez y Claudia del Río por su constante apoyo, por su paciencia (infinita) y por haberme acompañado en este laaaaargo camino.
A Daniel Perea, Walter Norbis y Sandra Gordillo, cuyas correcciones y sugerencias mejoraron sustantivamente la versión final de la tesis.
A Martín Ubilla, Mariano Verde y a Sergio por su colaboración en la colecta de muestras y trabajos de campo.
A Mariana Demicheli por ayudarme en el procesamiento de las muestras, separación de especímenes y catalogación y por aceptar sumergirse en las muestras del Puerto de Nueva Palmira.
A Fernanda Cabrera, quien colaboró en el ingreso de especímenes a la FCDPI.
A Amelia MacLellan, quien me recibió muy cálidamente en la Colección de Moluscos del Natural History Museum (Londres, Reino Unido) y a Jorge Frogoni por hacer lo propio en el Museo Paleontológico Lucas Roselli en la ciudad de Nueva Palmira.
A Fabrizio Scarabino y Juan Carlos Zaffaroni por los intercambios que tuvimos respecto a la determinación de algunas de las especies de La Coronilla, por proporcionarme bibliografía y a Juan Carlos por permitir la consulta de materiales de su colección.
A Mariano Verde por darme una mano con los icnofósiles y por poner a disposición su bibliografía. Asimismo, Martín Ubilla y Gerardo Veroslavsky también me proporcionaron bibliografía de interés.
A Federico Rubio por discutir conmigo la identificación de los Tornidae, a Alexandre Dias Pimenta por colaborar en las determinaciones de los Pyramidellidae, a Laís Viera Ramalho por darme una gran mano con los briozoarios, a Diego Urteaga por hacer lo propio con los quitones y a Marcelo V. Kitahara por su ayuda con los corales.
Al Sr. Rafael Cordano por avisar del "destape" del depósito de La Coronilla, lo que posibilitó la colecta de las muestras analizadas en esta tesis. A Eleonora Celentano, Joaquín Aldabe y Diego Caballero quienes también estuvieron al alpiste!
A los técnicos del Microscopio de Barrido Electrónico de la Facultad de Ciencias, Alejandro Márquez, Silvia Villar y Ana Laura Reyes por preocuparse de que las fotos salieran bien.
Al personal de la Administración Nacional de Puertos en el Puerto de Nueva Palmira por autorizar la entrada al yacimiento.
Al Dr. Steven Forman y al Dr. Hai Cheng por la colaboración en las dataciones por OSL y U/Th respectivamente, por sus valiosas opiniones respecto a los resultados obtenidos y por su aporte de bibliografía.
Al PEDECIBA-Biología por el apoyo económico, a la CSIC por haberme otorgado la beca de doctorado y a la ANII por financiar el proyecto que me permitió avanzar en la tesis (ANII/FCE2007_034).

Por otro lado, quiero agradecer a mis compañeros y amigos del Departamento de Paleontología y aledaños con los que siempre puedo contar y me divierto día a día: Gloria Daners (¿tenés mate?), Mariano Verde, Mariana Demicheli, Fernanda Cabrera, Andrea Corona, Martín Ubilla, Sergio Martínez, Daniel Perea, Gerardo Veroslavsky, Aldo Manzuetti, Pablo Toriño, Andrés Batista, Felipe Montenegro, Valeria Mesa, Matías Soto, Guillermo Roland…

Por último, agradezco a mi familia: a mamá, a papá y a Caro por el apoyo constante y porque gracias a ellos soy. A Martín, el mejor compañero y el mejor padre, gracias por estar sieeeeeempre, por impulsarme, por relegar sus actividades y hacer doble horario en casa para que yo pudiera dedicarme a terminar la tesis. A Agustina, hijita adorada, que pudo entender y aceptar que mami no siempre podía ir a buscarla al jardín y que tenía que ir a trabajar algún fin de semana en vez de quedarse a jugar…

ÍNDICE

RESUMEN ……..1

CAPÍTULO I – INTRODUCCIÓN ……..3

1. FUNDAMENTACIÓN ……..3

2. EL PLEISTOCENO ……..5

3. CONSECUENCIAS DE LAS OSCILACIONES CLIMÁTICAS PLEISTOCENAS ……7

3.1 Cambios en el rango de distribución de los organismos en respuesta a cambios climáticos ……..8

4. ASOCIACIONES FOSILÍFERAS LITORALES PLEISTOCENAS COMO FUENTES DE INFORMACIÓN PALEOAMBIENTAL ……...10

5. ASOCIACIONES MARINAS DEL CUATERNARIO EN URUGUAY ……...11

5.1. Asociaciones marinas del Pleistoceno ……...13

6. HIPÓTESIS ……15

7. OBJETIVOS ……15

7.1. Objetivo General ……15

7.2. Objetivos Específicos ……...15

CAPÍTULO II – ÁREA DE ESTUDIO ……..17

1. CARACTERÍSTICAS DE LA COSTA URUGUAYA ACTUAL ……..17

2. MARCO GEOLÓGICO ……..19

3. ANTECEDENTES DEL ESTUDIO DE LOS DEPÓSITOS PLEISTOCENOS ……..21

3.1 Puerto de Nueva Palmira ……21

3.2. Zagarzazú ……23

3.3 La Coronilla ……24

3.4 Parámetros ambientales inferidos ……25

3.5. Dataciones y edad inferida ……25

CAPÍTULO III – MATERIALES Y MÉTODOS ……27

1. MATERIALES ……27

2. TRABAJOS DE CAMPO ……...27

2.1 Técnicas de Colecta y muestras analizadas ……...28

2.2 Colecta de muestras para dataciones numéricas ……..29

3. TÉCNICAS DE LABORATORIO ……30

4. ANÁLISIS DE LOS DATOS ……31

4.1 Composición faunística y diversidad de bivalvos y gasterópodos ……...31

4.2. Composición faunística de otros grupos taxonómicos (no bivalvos y gasterópodos) ……...36

4.3. Paleoecología ……...37

4.4. Paleobiogeografía ……...39

CAPÍTULO IV – RESULTADOS Y DISCUSIÓN ……41

1. COMPOSICIÓN LITOLÓGICA Y OBSERVACIONES TAFONÓMICAS ……...41

1.1. Puerto de Nueva Palmira ……...42

1.2. Zagarzazú ……42

1.3. La Coronilla ……43

2. LOS DEPÓSITOS MARINOS PLEISTOCENOS EN EL MARCO LITOESTRATIGRÁFICO FORMAL ……...44

3. COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA I: BIVALVOS Y GASTERÓPODOS ……...46

3.1. Revisión de ejemplares de trabajos anteriores ……46

3.2. Resultados de las nuevas muestras analizadas ……48

3.4. Taxones registrados en trabajos anteriores pero no hallados en las muestras analizadas en esta tesis ……93

4. COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA II: POLIPLACÓFOROS ……...94

5. LOS MOLUSCOS DEL PLEISTOCENO DE URUGUAY: SÍNTESIS, NUEVOS REGISTROS Y DISTRIBUCIÓN TEMPORAL ……..95

5.1. Síntesis ……95

5.2. Nuevos registros de taxones ……..95

5.3. Distribución en el tiempo……..126

6. DIVERSIDAD DE LAS ASOCIACIONES PLEISTOCENAS ……131

6.1. Comparación de los índices de diversidad entre todas las muestras ……...133

6.2. Comparación de los índices de diversidad entre las asociaciones ……135

6.3. Efectividad de colecta y estimaciones de la diversidad de las asociaciones pleistocenas ……...137

7. DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES EN LAS ASOCIACIONES ……146

7.1. Mediante los índices de diversidad ……146

7.2. Mediante los gráficos de área ……..147

8. AGRUPAMIENTOS ……162

8.1. Modo Q ……..162

8.2. Modo R ……..171

9. ORDENAMIENTO ……...175

10. OTROS INTEGRANTES DE LAS ASOCIACIONES E ICNOFÓSILES ……...179

10.1. Briozoarios ……..179

10.2. Otros grupos taxonómicos registrados ……180

10.3. Icnofósiles ……181

11. PALEOECOLOGÍA Y PARÁMETROS AMBIENTALES INFERIDOS ……191

11.1. Profundidad ……191

11.2. Sustrato ……...199

11.3. Salinidad ……..204

12. PALEOBIOGEOGRAFÍA Y TEMPERATURA ……212

12.1. Rangos geográficos ……213

12.2. Bivalvos y gasterópodos de aguas cálidas (extralimitales) ……218

12.3. Discusión ……221

13. EDAD DE LAS ASOCIACIONES PLEISTOCENAS ……238

13.1. Dataciones numéricas ……238

13.2. Discusión ……240

13.3. La edad de las asociaciones pleistocenas de Uruguay: escenarios posibles ……..250

14. CORRELACIONES ……...253

14.1. Con depósitos continentales de Uruguay ……253

14.2. Con asociaciones marinas de la región ……254

CAPÍTULO V – CONCLUSIONES ……259

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS ……..265

LÁMINAS ……..I-XVII

APÉNDICES ……..…I-XII

ANEXOS ……I-III

RESUMEN

El Pleistoceno fue una época de importantes cambios climáticos globales y fluctuaciones del nivel del mar, los cuales tuvieron un profundo impacto tanto en el ámbito marino como terrestre, influenciando la configuración de la biota actual. En esta tesis se presenta una revisión y síntesis de la paleontología de los depósitos marinos del Pleistoceno Tardío en Uruguay, representados por las localidades del Puerto de Nueva Palmira, Zagarzazú y La Coronilla. A través de la colecta y el procesamiento de múltiples muestras se logró incrementar el conocimiento paleontológico de estos depósitos que incluyó el análisis de aspectos paleoecológicos, paleobiogeográficos, paleoambientales y cronológicos mediante la aplicación de nuevas técnicas de datación numérica en las asociaciones (^{14}C AMS, OSL, U/Th). En este sentido, este trabajo representa una contribución a la reconstrucción de los eventos bióticos y ambientales ocurridos en la costa uruguaya y en el Atlántico sudoccidental durante esta época.

Esta tesis permitió identificar para las asociaciones del Pleistoceno marino de Uruguay al menos 132 especies de moluscos, distribuidas en cuatro poliplacóforos, 65 bivalvos y 63 gasterópodos. El depósito del Puerto de Nueva Palmira incluyó 54 especies, Zagarzazú 36 y La Coronilla resultó la asociación más diversa, con 119 especies. Para el Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla se duplicó la riqueza de especies conocida hasta el momento y para Zagarzazú el incremento fue aproximadamente del 30%. De las especies registradas, 23 se reportan por primera vez para el Pleistoceno y 47 representan nuevos taxones de moluscos para el Cuaternario marino de Uruguay.

En las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla, *Ostrea equestris* es la especie más abundante, mientras que en Zagarzazú, lo son *Heleobia* cf. *H. australis* y *Mactra isabelleana*. En lo que respecta a otros grupos de organismos, se registraron 12 nuevos taxones de briozoarios en la asociación de La Coronilla. Se incrementó el registro de los taxones con evidencias de predación en la asociación del Puerto de Nueva Palmira y sobre todo en La Coronilla. En particular, el hallazgo de *Oichnus simplex* en una valva de *Chaetopleura angulata* en la asociación de La Coronilla constituye el primer registro de esta interacción para el registro fósil a nivel mundial.

Desde el punto de vista paleoambiental, las tres asociaciones se depositaron en un ambiente somero; la del Puerto de Nueva Palmira es relativamente más somera y muy cercana a la línea de costa bajo la influencia de olas, mientras que Zagarzazú y La Coronilla se depositaron en condiciones subtidales y más bien calmas. Las tres asociaciones indican condiciones de salinidad propia de ambientes marinos, debido a la mayoritaria representación de taxones marinos, aunque las del oeste de la costa uruguaya representan condiciones de salinidad alta aunque no continua a través del tiempo causadas por la incipiente descarga de agua dulce proveniente de los ríos Paraná y Uruguay. En todas las asociaciones predominan especies que viven en sustratos blandos, y es en el Puerto de Nueva Palmira donde se registra la mayor proporción de especies epifaunales de sustratos duros. En La Coronilla ocurre el mayor registro de taxones que viven asociados a otros invertebrados (especialmente microgasterópodos que se asocian a poríferos, equinodermos, etc.), y se infirió que en las 3 asociaciones, las propias conchillas constituyeron el sustrato donde especies de sustratos duros pudieron establecerse.

Los depósitos pleistocenos analizados contienen una mayoritaria proporción de taxones de origen tropical-subtropical, dentro de los que se destaca una importante representación de moluscos de aguas cálidas extralimitales (45), y la casi ausencia de taxones de aguas frías. Por ende, la temperatura para el intervalo representado habría sido mayor a la actual y derivado de la influencia más al sur de la Corriente cálida de Brasil.

Respecto a la edad de los depósitos, las edades radiocarbónicas obtenidas ubican a las asociaciones hacia fines del MIS 3, mientras que las edades por OSL para el Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú corresponden al MIS 5a y las de U/Th para La Coronilla al MIS 5c. Sin embargo, la composición malacológica global y especialmente la importante representación de taxones extralimitales indica que probablemente las asociaciones correspondan al MIS 5e, mundialmente reconocido como un intervalo de nivel del mar por encima del actual y con temperaturas mayores a las del presente. Aunque, dado que las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú contienen una menor proporción de especies extralimitales que la de La Coronilla, las que a su vez tienen hoy en día su límite austral de distribución más cerca de la costa uruguaya, no debería descartarse su depositación durante el MIS 5a.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

1. FUNDAMENTACIÓN

El estudio de las asociaciones fosilíferas de los depósitos del Pleistoceno marino de Uruguay es una temática de trabajo muy promisoria para lograr un conocimiento más refinado sobre la historia de la costa uruguaya en esta época y de la cual se conocen yacimientos similares a nivel mundial. Si bien los estudios sobre estos depósitos se han incrementado en los últimos años, la temática no ha sido explotada en toda su potencialidad. Por un lado, las asociaciones pleistocenas preservadas en las localidades de Zagarzazú y La Coronilla se descubrieron recientemente (ver Martínez et al., 2001; Rojas, 2007), habiendo sido descritas a partir del análisis de escasas muestras. Por el otro, y a pesar de que el yacimiento del Puerto de Nueva Palmira se conoce desde larga data (e.g. Kraglievich, 1928; Teisseire, 1928), solo en Martínez et al. (2001) y Rojas (2007) se presentan resultados con métodos de colecta explícitos y comparables, aunque basados también en un muestreo limitado. Por ende, el conocimiento de las asociaciones marinas pleistocenas es pasible de ser mejorado sustantivamente a través de un análisis sistemático y exhaustivo como el llevado a cabo en esta tesis.

Desde el punto de vista taxonómico, las investigaciones anteriores se han centrado principalmente en el análisis de los dos grupos mejor representados en las asociaciones, es decir, bivalvos y gasterópodos. El análisis propuesto en esta tesis pretende -a través de la colecta y el procesamiento de múltiples muestras (réplicas)- incrementar el hallazgo de nuevos taxones. Esto es factible debido a que en los últimos relevamientos realizados en los depósitos del Pleistoceno uruguayo (Rojas, 2007) se constató un importante aumento en el número de especies registradas respecto a campañas previas. Los nuevos materiales también permiten determinar a nivel específico algunos taxones que solo han sido determinados a nivel genérico o familiar, lo que posibilitará análisis paleoecológicos y paleobiogeográficos más afinados. Incluso varios de los taxones de moluscos registrados corresponden a especies de aguas cálidas que experimentaron

actualmente una retracción hacia el norte en su rango de distribución geográfica en respuesta a las variaciones de temperatura (Rojas, 2007), lo que tiene especial significación. En esta tesis se pretende evaluar con un mayor grado de certeza su representatividad en los depósitos y su aplicación en la reconstrucción paleoambiental.

Además de tener en cuenta a los componentes mayoritarios de las asociaciones (bivalvos y gasterópodos), se propone establecer un punto de partida para generar un análisis paleontológico más amplio (esto es, no exhaustivo desde el punto taxonómico sino el suficiente como para obtener información relevante, por ejemplo desde el punto de vista paleoecológico), que incluya otros grupos de invertebrados (e.g. poliplacóforos, briozoarios, ver Rojas, 2007). Se incluye también el análisis de icnofósiles presentes en las conchillas para obtener un conocimiento más global de las comunidades que vivieron en la costa uruguaya durante el Pleistoceno. De este modo, el análisis de nuevos integrantes permite una aproximación paleoecológica más completa y extrayendo conclusiones más robustas desde el punto de vista depositacional y paleoambiental.

La colecta de múltiples muestras en cada depósito posibilita establecer además, la existencia de variación faunística lateral (dentro de un mismo nivel de acumulación) y vertical (entre diferentes niveles) en cada afloramiento estudiado. Más aún, el depósito de La Coronilla requiere un estudio con métodos explícitos y homogéneos y no puramente taxonómicos, como fue realizado por Rojas (2007), lo cual se logró ahora a través de la obtención de *bulk samples*.

Esta tesis procura aproximarse a la determinación de la edad de los depósitos marinos pleistocenos. Para ello, en las asociaciones faunísticas, se aplicaron nuevas técnicas de datación numérica. Hasta ahora la edad de las mismas fue establecida en base a las inferencias ambientales obtenidas a partir del estudio paleoecológico de los moluscos (e.g. Martínez et al, 2001; Rojas, 2007). Nuevos datos numéricos permiten evaluar además la coetaneidad de los depósitos relevados y su inserción en la evolución reciente de la costa uruguaya.

El conocimiento adquirido hasta el momento plantea interrogantes respecto al escenario paleoecológico, paleobiogeográfico y paleoambiental regional obtenido a través de los relevamientos realizados por diferentes autores en los depósitos contemporáneos de la región vecina del Atlántico Sudoccidental (Argentina y Brasil). Los resultados que se obtienen en esta tesis permiten realizar predicciones e inferencias

a mayor escala, al ser contrastadas a través del estudio de las asociaciones pleistocenas de Argentina y Brasil, por lo que podrían impulsar el estudio de depósitos tradicionalmente poco atractivos para el análisis debido al estado de conservación de los fósiles (e.g. Aguirre & Farinati, 2000).

En resumen, en esta tesis se realiza una revisión y síntesis de la paleontología de los depósitos marinos del Pleistoceno Tardío en Uruguay, incluyendo el análisis de los componentes paleontológicos de las asociaciones, así como aspectos depositacionales, cronológicos, paleoecológicos, paleobiogeográficos y paleoambientales, los que contribuyen a reconstruir los eventos ocurridos en la costa uruguaya y en el Atlántico sudoccidental durante esta época.

2. EL PLEISTOCENO

El Pleistoceno es una Época del Período Cuaternario que se extiende desde los 2,580 millones de años (Ma) hasta los 11,700 años antes de la actualidad y está integrado por 4 pisos: Gelasiense (2,58-1,80 Ma), Calabriense (1,80-0,781 Ma), Medio (0,781-0,126 Ma) y Superior (0,126-0,0117 Ma) (Cohen et al., 2013).

El Pleistoceno fue un tiempo de importantes cambios climáticos globales y fluctuaciones del nivel del mar, los cuales tuvieron un profundo impacto tanto en el ámbito marino como terrestre, influenciando la configuración de la biota actual. Estas oscilaciones habrían sido consecuencia de variaciones en la cantidad y distribución latitudinal de la radiación solar, modulados por los parámetros orbitales de la Tierra (teoría de Milankovitch). De acuerdo a esta teoría, los momentos de alta radiación solar en verano producen un incremento del deshielo, llevando al retroceso de los casquetes del hemisferio norte y viceversa. Los ciclos cortos de aproximadamente 23,000 y 41,000 años pueden ser explicados como respuestas a los ciclos de radiación derivados de la precesión y oblicuidad, mientras que el ciclo de 100,000 años surge de la variación en la excentricidad de la órbita de la Tierra (e.g. Hays et al., 1976; Imbrie et al., 1992, 1993). La validez de esta teoría es generalmente aceptada (siendo el ciclo de mayor amplitud el más discutido) aunque nuevas correcciones, aportes y críticas se continúan incorporando a la literatura (e.g. Rial, 2004; Wunsch, 2004; Meyers et al., 2008; Imbrie et al., 2011; Tabor et al., 2014; Puetz et al., 2016).

La información que permite la reconstrucción de las oscilaciones climáticas proviene de diferentes fuentes, como testigos de hielo y un amplio espectro de registros marinos y continentales, así como de modelos climáticos (Kukla et al., 2002). A lo largo de todo el Pleistoceno es ampliamente reconocida la existencia de numerosos ciclos glaciales-interglaciales, caracterizados por lapsos fríos (estadiales) y cálidos (interestadiales). A estos lapsos alternados se los conoce como estadios isotópicos del oxígeno, o más comúnmente estadios isotópicos marinos (MIS, por su sigla en inglés), los cuales son interpretados a través de datos de isótopos de oxígeno derivados originalmente de foraminíferos y polen obtenidos en testigos del fondo marino (e.g., Emiliani 1955, 1966; Shackleton 1969; Crowley & North 1991; Winograd et al., 1997; Lisiecki & Raymo, 2005). En años recientes y en particular para el Pleistoceno Tardío, una mayor resolución en el establecimiento del ritmo y magnitud de estos cambios climáticos en ambos hemisferios proviene de los testigos de hielo de Groenlandia y Antártida (e.g., Petit et al., 1999; North Greenland Ice Core Project Members, 2004; EPICA Community Members, 2004, 2006; Jouzel et al., 2007; Masson-Delmotte et al., 2006, 2010; Orombelli et al., 2010; Landais et al., 2015). Esta fuente de información de alta resolución y amplitud temporal permitió reconocer pronunciados y abruptos eventos de calentamiento denominados Dansgaard-Oeschger (D-O) en Groenlandia y los equivalentes -aunque más graduales-en Antártida, denominados Antarctic Isotope Maxima (AIM) (EPICA Community Members 2006; Huber et al. 2006). Estos se intercalan con otros de enfriamiento, denominados eventos Heinrich. Estos eventos se superponen a los estadios isotópicos tradicionales y también han sido reconocidos en otros registros, como por ejemplo en testigos de sedimentos marinos y en menor medida en registros continentales dada su menor continuidad (e.g., Barker et al. 2009; Lang & Wolf, 2011; Helmens, 2014).

Considerando el Pleistoceno Tardío, el denominado *Marine Isotope Stage* 5 (MIS 5) abarcó aproximadamente entre los 130,000 y los 71,000 años AP, correspondiendo a un lapso de condiciones cálidas. El MIS 5 fue dividido por Shackleton (1969) en 5 subestadios nombrados con letras en los que se reflejan oscilaciones en el $\delta^{18}O$. El pico más cálido es considerado el Último Interglacial (MIS 5e) entre los 130,000 y 116,000 años (Zubakov and Borzenkova 1990; Winograd et al. 1997; Petit et al. 1999; Kukla et al., 2002; Shackleton et al. 2003; Jouzel et al. 2007). A este le siguen los interestadiales MIS 5c y MIS 5a, entre los que se intercalan los estadiales MIS 5d y MIS 5b

(Shackleton, 1969). Al MIS 5, le sigue el corto estadial MIS 4 de condiciones frías y el MIS 3 o Último Interestadial, que se extendió promedialmente entre los 60.000 y los 27.000 años AP. Este intervalo se caracterizó por el desarrollo de menores temperaturas que las del presente, y que aquellas alcanzadas durante el MIS 5. Es característico durante el MIS 3 el desarrollo de numerosos eventos D-O y Heinrich tanto en registros del Hemisferio Norte como del Hemisferio Sur (Huber et al. 2006; Van Meerbeeck et al. 2009, 2011; Buiron et al. 2012; Long and Stoy 2013). A este intervalo le siguió el MIS 2, caracterizado por condiciones frías y que incluyó el Último Máximo Glacial entre 21,000 y 19,000 años atrás (e.g. Van Meerbeeck et al. 2009). Luego de este intervalo, se reconoce el MIS1 o Interglacial actual, momento en el que la temperatura volvió a aumentar y que ocurre en el entorno del comienzo del Holoceno hace unos 11,700 años (Walker et al., 2009, 2012).

3. CONSECUENCIAS DE LAS OSCILACIONES CLIMÁTICAS PLEISTOCENAS

Los cambios climáticos de gran escala que tuvieron lugar durante el Pleistoceno afectaron diversos parámetros como la temperatura, la humedad, la pluviosidad y los patrones de vientos, aún en regiones alejadas de la influencia directa de los glaciares. Como consecuencia de estos fenómenos se produjeron importantes modificaciones del paisaje, expansión de temperaturas frías hacia latitudes bajas, formación de lagos en áreas desiertas, desarrollo de importantes ríos, movimientos de grandes cantidades de sedimento, etc. (e.g. Anderson et al., 2007; Lowe & Walker, 2014; Bradley, 2015). También, estos ciclos glaciales e interglaciales llevaron a variaciones sustanciales en el balance mundial del agua, implicando grandes cambios en el nivel del mar mundial (Pirazzoli, 1996; Medina-Elizalde, 2013; Murray-Wallace & Woodroffe, 2014). Algunas de las consecuencias de un aumento en el nivel del mar implican el desplazamiento de la línea de costa a un nuevo nivel y la modificación de las zonas expuestas a la acción de las olas, cambiando la dinámica de transporte de sedimento y depositación. En los sistemas costeros se produce la migración continente adentro de la línea de costa –con pérdida de tierra que queda sumergida- y en el caso de un estuario como el Río de la Plata, un incremento en la salinidad de las aguas (e.g. Martínez et al.,

2006; Rojas, 2007). Los valles quedan bajo agua, se desarrollan bahías restringidas en los lugares de escasa pendiente, y las playas son erosionadas y sumergidas.

Las oscilaciones climáticas del Cuaternario tuvieron también consecuencias sobre la vida en la Tierra, siendo muy significativa la cantidad de datos extraídos a partir de asociaciones fósiles de variadas afinidades taxonómicas. Estas, evidencian cambios evolutivos, extinciones y modificaciones biogeográficas tanto en el ambiente terrestre como marino. A continuación se hará énfasis en este último fenómeno.

3.1 Cambios en el rango de distribución de los organismos en respuesta a cambios climáticos

La modificación en el rango de distribución geográfica de los organismos es un fenómeno que ha sido extensamente estudiado, sobre todo en relación a los cambios climáticos ocurridos en los últimos miles de años. Algunos estudios biogeográficos de esta índole en organismos actuales evidencian las consecuencias sobre éstos, de los cambios climáticos y ambientales que se han venido produciendo en los últimos tiempos (Holbrook et al., 1997; Sims et al., 2001; Zacherl et al., 2003; Perry et al., 2005; Lee-Yaw et al., 2016). Estos estudios implican que además de ser necesaria la predicción lo más exacta posible de los modelos físicos, existen aún muchos procesos biológicos pobremente entendidos que influenciarán de manera desconocida las respuestas de la biota marina a los cambios climáticos globales (Fields et al., 1993). Por ejemplo, la plasticidad fenotípica y la variabilidad genética de las especies para adaptarse, el efecto de la pérdida o constricción del rango geográfico de especies susceptibles o clave en la estructura de las comunidades y el rol que tendrán los cambios en la distribución geográfica en el reclutamiento, alimentación, competencia y relaciones predador-presa (Davis et al., 1998). Aún así, numerosos autores especulan sobre algunas de las posibles consecuencias biogeográficas del Cambio Global en el futuro a través del estudio de la distribución de organismos (e.g. para taxones marinos: Engle & Summers, 1999; Thieltges et al., 2004; Hays et al., 2005; Cheung et al., 2009).

Además de los estudios en ambientes actuales, considerando el pasado geológico reciente, el estudio del registro fósil puede revelar patrones de asociación y cambio en su composición a través de escalas de tiempo que no pueden ser alcanzadas en los estudios ecológicos modernos (Valentine & Jablonski, 1993). El análisis del rango de

distribución geográfica de taxones en el presente y en depósitos antiguos, así como la comparación de la composición taxonómica de asociaciones fósiles con las vivientes en un área, pueden revelar la existencia de cambios faunísticos ocurridos en los últimos millones o miles de años. Estos pueden evidenciar la ocurrencia de modificaciones ambientales globales y/o locales que ocurieron en un área. Aquellas ocurridas en el pasado reciente (Cuaternario), se constituyen especialmente en poderosas herramientas para predecir los efectos de cambios similares en el futuro (e.g. Warwick & Turk, 2002; Oldfield, 2004; Meadows, 2012; Blois et al., 2013).

Como se mencionara anteriormente, el Cuaternario se caracterizó a nivel mundial por la existencia de oscilaciones climáticas marcadas. Los efectos de estas oscilaciones sobre la biota han sido extensamente documentados en todo el globo, habiéndose considerado el cambio climático como un importante factor en la historia evolutiva de los organismos. Por ejemplo, cambios morfológicos (e.g. Hellberg et al., 2001), o extinciones y modificaciones en la distribución geográfica de numerosos taxones (e.g Manceñido & Griffin, 1988; Wu et al., 2002; Chen et al., 2002).

Considerando específicamente ejemplos en moluscos, existen numerosas evidencias de modificaciones en los patrones de distribución de especies, siendo frecuentemente la temperatura del agua y sus efectos indirectos, el factor más invocado por diferentes autores tanto a nivel regional como mundial. Valentine & Jablonski (1993) y Roy et al. (1995, 2001) entre otros, compararon los rangos de especies de moluscos actuales y de depósitos pleistocenos en la plataforma este del Pacífico; Lutaenko (1993), Amano (1994) y Kitamura & Ubukata (2003) registran cambios en las asociaciones fósiles de moluscos del Pleistoceno Temprano y Holoceno en el mar de Japón , mientras que Aguirre (1993) y Aguirre & Fucks (2004) señalan cambios distribucionales de moluscos en la costa argentina. Sin embargo, también han sido propuestas otras causas para explicar los fenómenos de expansión o retracción de rangos geográficos en moluscos marinos en el pasado reciente. DeVries & Wells (1990) concluyen que la ocurrencia de asociaciones holocenas térmicamente anómalas de la costa de Perú no son evidencia de cambio climático sino de cambios paleogeográficos locales. Murray-Wallace et al. (2000) explican la retracción en el rango de distribución de la especie *Anadara trapezia* como el resultado de la pérdida de hábitats apropiados para esta especie, sin descartar cambios de temperatura. Asimismo, Ávila et al. (2009) justifican la desaparición de varias especies de bivalvos que estuvieron presentes en el

Pleistoceno en las Islas Azores por la desaparición de sustratos apropiados. El colapso o la reorganización de la productividad oceánica aparenta ser el factor causante de la extinción de gasterópodos turritelinos en el Noroeste Atlántico y en el Noreste del Pacífico, más que los cambios de temperatura propuestos para el evento de extinción de moluscos en el Oeste del Atlántico en el Plio-Pleistoceno (Allmon, 1992).

4. ASOCIACIONES FOSILÍFERAS LITORALES PLEISTOCENAS COMO FUENTES DE INFORMACIÓN PALEOAMBIENTAL

Una de las fuentes de información que han contribuido a documentar los cambios ambientales ocurridos en el pasado reciente son los depósitos litorales ricos en fósiles que se hallan en las costas del mundo. Asociaciones de moluscos marinos pleistocenos han sido analizados en la costa Pacífica de Norteamérica (e.g. Valentine & Jablonski, 1993; Roy et al., 1995; Powell et al., 2004; Muhs et al., 2012b), México (DeDiego-Forbis et al., 2004), islas atlánticas ubicadas a diferentes latitudes (Meco et al., 2002; Muhs et al., 2002; 2012a; Ávila et al., 2009, 2015), islas del Pacífico (Kohn & Arua, 1999; Muhs et al., 2002), Japón (Amano, 1994; Kitamura & Ubukata, 2003; Gallagher et al., 2015), Australasia (Murray-Wallace et al., 2000; Murray-Wallace, 2002), Antártida (Berkman et al., 1998), África (Tankard & Rogers, 1978; Crame, 1986; Cooper, 1990; Sessa et al., 2013) y Europa (Zazo et al., 2003; Ferranti et al., 2006; Nielsen et al., 2006; Garilli, 2011; Carboni et al., 2014).

En América del Sur, se conocen depósitos marinos pleistocenos en la costa pacífica (e.g. Hsu et al., 1989; Ortlieb et al., 1990; Rivadeneira & Carmona, 2008), Canal de Beagle (Gordillo et al., 2010; Gordillo & Isla, 2011; Rabassa et al., 2008) y en la costa Atlántica, principalmente en Argentina (e.g. Aguirre & Whatley 1995; Isla et al. 2000; Aguirre 2003; Aguirre & Fucks, 2004; Aguirre et al. 2011; Charó et al. 2013a y b, 2014, 2015; Martínez et al., 2016) y en menor medida de otros países como Brasil (e.g., Lopes & Simone 2012; Lopes et al. 2013, 2104a) y Venezuela (Macsotay & Cáceres Hernández, 2005).

En Uruguay, la existencia de asociaciones fosilíferas del Pleistoceno fue constatada por primera vez por Martínez et al. (2001) en las localidades de Puerto de Nueva Palmira (departamento de Colonia) y La Coronilla (departamento de Rocha).

Subsecuentemente, Rojas (2007) proveyó un nuevo análisis del contenido malacológico de estas dos asociaciones e identificó una tercera en el balneario Zagarzazú (departamento de Colonia). Más recientemente, Martínez et al. (2013) realizaron un análisis biogeográfico de la malacofauna pleistocena y holocena del Atlántico sudoccidental, incluyendo datos previamente publicados de Brasil, Argentina y Uruguay.

5. ASOCIACIONES MARINAS DEL CUATERNARIO EN URUGUAY

Los depósitos originados en el marco de las últimas oscilaciones del nivel del mar sobre la costa uruguaya son especialmente ricos en moluscos (en particular en bivalvos y gasterópodos) aunque se han registrado ocasionales restos de escafópodos y poliplacóforos (*e.g.* de Mata, 1947; Figueiras, 1962; Sprechmann, 1978). Dada la gran abundancia y diversidad de este grupo, desde los trabajos pioneros sobre estos depósitos, el foco se ha centrado en ellos. Los primeros escritos corresponden a Dámaso Antonio Larrañaga quien en 1819 realizó sus observaciones que fueron publicadas bastante más tarde, en 1894. Posteriormente, interesantes aportes realizaron los naturalistas d'Orbigny (1842) y Darwin (1846), producto de sus viajes por América del Sur. Ya a principios del siglo XX y en las décadas sucesivas el estudio de la malacofauna se focalizó principalmente en la composición taxonómica de los depósitos del Cuaternario marino. Algunos autores, sin indicar procedencia geográfica precisa como Formica-Corsi (1900) y otros, fundamentalmente restringieron sus observaciones a los departamentos de Montevideo, Colonia y Soriano (*e.g.* Ihering, 1907, 1923; Frenguelli, 1930; de Mata, 1947; Calcaterra, 1971; Roselli, 1939, 1976). Figueiras (1961, 1962, 1967, 1975) realizó sucesivos aportes, mencionando el hallazgo de nuevas especies y sintetizando la información generada hasta ese momento. Paralelamente, otros autores esbozaron un interés en las características ecológicas de las especies y realizaron algunas consideraciones de tipo paleoambiental y paleoclimáticas, con aportes novedosos (Ihering, 1907; Teisseire, 1928; Parodiz, 1962). Una lista sistemática de las especies de moluscos puede consultarse en Clavijo et al. (2005).

Ha sido más recientemente que explícitamente los estudios se han centrado en las características ecológicas de los taxones de moluscos registrados en las asociaciones

para realizar inferencias paleoecológicas y paleoambientales (*e.g*. Sprechmann, 1978; Martínez, 1988, 1990; y autores subsiguientes), aunque se debe destacar que Ihering (1907) realizó algunas consideraciones tempranas con este enfoque. Asimismo, se incorporaron a los estudios localidades ubicadas en otros sectores de la costa, como los depósitos del este de nuestro país, hasta ese momento relegados y/o desconocidos (Sprechmann, 1978; Martínez, 1988, 1990; Piñeiro et al., 1992). Por otro lado, Martínez et al. (1998, 2001, 2006), Rojas (2002) y Rojas & Martínez (2002) adoptaron criterios de muestreo explícitos y homogéneos para garantizar la comparabilidad de los resultados obtenidos en diferentes asociaciones. Estos últimos trabajos incorporaron además dataciones radiocarbónicas en los depósitos relevados, para situar de manera más precisa el intervalo representado por las asociaciones y las inferencias derivadas de estas. Martínez & Rojas (2013) realizaron una curva de nivel del mar considerando depósitos holocenos.

En lo que respecta a otros grupos taxonómicos, existen contribuciones más bien puntuales y menciones derivadas del hallazgo ocasional de sus restos en los depósitos.

Considerando los microfósiles, los mejores conocidos son los foraminíferos, cuya presencia fue mencionada por Figueiras (1975) pero analizada en profundidad por Sprechmann (1978), quien realizó inferencias paleoambientales a partir de estos fósiles. También se han reportado espículas de esponjas (Frenguelli, 1930; García Rodríguez et al., 2001), diatomeas (Frenguelli, 1930; Larrañaga, 1990; García Rodríguez et al., 2001; 2002; 2004; Mourelle et al., 2015), silicofitolitos (García Rodríguez et al., 2001), valvas de ostrácodos (Sprechman, 1978; Rojas, 2007) y palinomorfos (Bedani et al., 2000; Mourelle et al., 2015).

Correspondientes a otros grupos, se han hallado restos de equinoideos (Figueiras, 1962; Sprechmann, 1978; Piñeiro et al., 1992; Martínez & Mooi, 2005; Rojas, 2007), fragmentos de corales (Figueiras, 1962; Piñeiro et al., 1992; Rojas, 2007), crustáceos representados por pinzas y caparazones de cangrejos (de Mata, 1947; Figueiras, 1962; Alonso, 1978; Sprechmann, 1978; Perea, 1982; Martínez, 1983; Verde et al., 1998; Rojas, 2007) y placas aisladas y esqueletos de balanos (Figueiras, 1975; Sprechmann, 1978; Perea, 1982; Martínez, 1983; Piñeiro et al., 1992; Rojas, 2007). Ocasionalmente se han registrado tubos de anélidos y algunos briozoarios (Figueiras, 1962, 1975; Sprechmann, 1978; Piñeiro et al., 1992; Rojas, 2007). En particular, los briozoarios (analizados con mayor detenimiento en esta tesis) han sido mencionados como fauna

acompañante en las asociaciones de moluscos del Cuaternario de Uruguay pero nunca han sido estudiados en detalle. En general, su presencia ha sido registrada como "Bryozoa" (e.g. Figueiras, 1975; Sprechmann, 1978; Piñeiro et al., 1992; Rojas, 2007) y únicamente la especie *Membranipora tehuelcha* ha sido mencionada para el depósito holoceno de las Areneras de Carrasco (Figueiras, 1962). La única mención del phylum para el Pleistoceno corresponde a Rojas (2007) para la asociación de La Coronilla.

Los vertebrados están representados por escamas, dientes y huesos de peces óseos descritos en Piñeiro & Verde (1999), Rinderknecht et al. (2005) y mencionados por Rojas (2007) y algunos dientes de condrictios (Figueiras, 1962; Mones, 1976; Perea & Ubilla, 1981; Rojas, 2007).

Además de fósiles de cuerpo han sido registrados restos de la actividad de organismos, evidenciados por icnofósiles de sustrato duro -en conchillas- (Verde & Lorenzo, 1999; Verde, 2003; Lorenzo & Verde, 2004) y de sustrato blando en los sedimentos (Verde, 1994; 2003; Goso Aguilar, 2006).

5.1. Asociaciones marinas del Pleistoceno

La existencia de acumulaciones de conchillas de origen marino–transicional ubicadas temporalmente en el Pleistoceno, era hasta muy recientemente tema de diversas opiniones si se consideraban sus relaciones estratigráficas, su geología o su contenido paleontológico. Entre algunos de los proponentes de la existencia de registros marinos más antiguos que el Holoceno figuraba Frenguelli (1930), quien adjudicaba al "Belgranense" los depósitos del Puerto de Nueva Palmira por su "aspecto, posición, naturaleza y contenido paleontológico" similar a los depósitos así llamados en la Provincia de Buenos Aires. En contraposición, Teisseire (1928) y Kraglievich (1928, 1932) planteaban que dicho afloramiento se originó durante la "Transgresión Querandina" del Holoceno. Si bien Parodiz (1962) ubicó los depósitos del área de Montevideo entre el Pleistoceno cuspidal y el Holoceno, otros autores aseveraron que no existían en Uruguay registros de transgresiones sucedidas durante el Pleistoceno (Bordas, 1957; Figueiras, 1961, 1962), a diferencia de lo que ocurría en Argentina.

La confirmación empírica de la existencia de depósitos marinos fosilíferos del Pleistoceno en Uruguay, provino de la obtención de edades radiocarbónicas mayores a 11,700 años -posición actual del límite Pleistoceno-Holoceno (Cohen et al., 2013)- y

ubicadas en el límite de resolución del método de datación por ^{14}C. Martínez et al. (1997) comunican edades radiocarbónicas de 31.000 +/- 1.200 años AP y 34.600 +/- 2.000 años AP para la localidad del Puerto de Nueva Palmira en el departamento de Colonia. Luego, Bracco & Ures (1998), en un depósito en Nueva Palmira (sin precisar el lugar exacto), refieren dos edades similares: 31.900 +/- 700 años AP y 35.300 +/- 1.150 años AP. A juzgar por la altura sobre el nivel del mar mencionada por estos autores (a una cota de 8-10 m), se puede inferir que se trataría del mismo depósito estudiado por los primeros investigadores. Posteriormente, en Martínez et al. (2001), se detalla el contexto geológico y paleontológico del depósito y se comunican además, nuevas edades pleistocenas (35.500 +/- 1.900 años AP y 29.500 +/- 600 años AP) para un afloramiento en el balneario La Coronilla en el departamento de Rocha.

Posteriormente, Rojas & Martínez (2004) comunican una edad radiocarbónica de 35.500 +/- 1.900 años AP para un depósito del balneario Zagarzazú en el departamento de Colonia, realizada por primera vez para los depósitos pleistocenos sobre ejemplares en posición de vida (*Tagelus plebeius*). En Rojas (2003, 2004) se presentan resultados preliminares sobre el análisis de la asociación de moluscos de esta nueva localidad y en Rojas (2007) se ahonda en la composición taxonómica, paleoecología e inferencias ambientales de los fósiles de este depósito.

Por ende, los depósitos litorales ricos en moluscos marinos del Pleistoceno Tardío en Uruguay se ubican en el Puerto de Nueva Palmira, en el balneario Zagarzazú y en el balneario La Coronilla y son el objeto de análisis en esta tesis (Figura I-1).

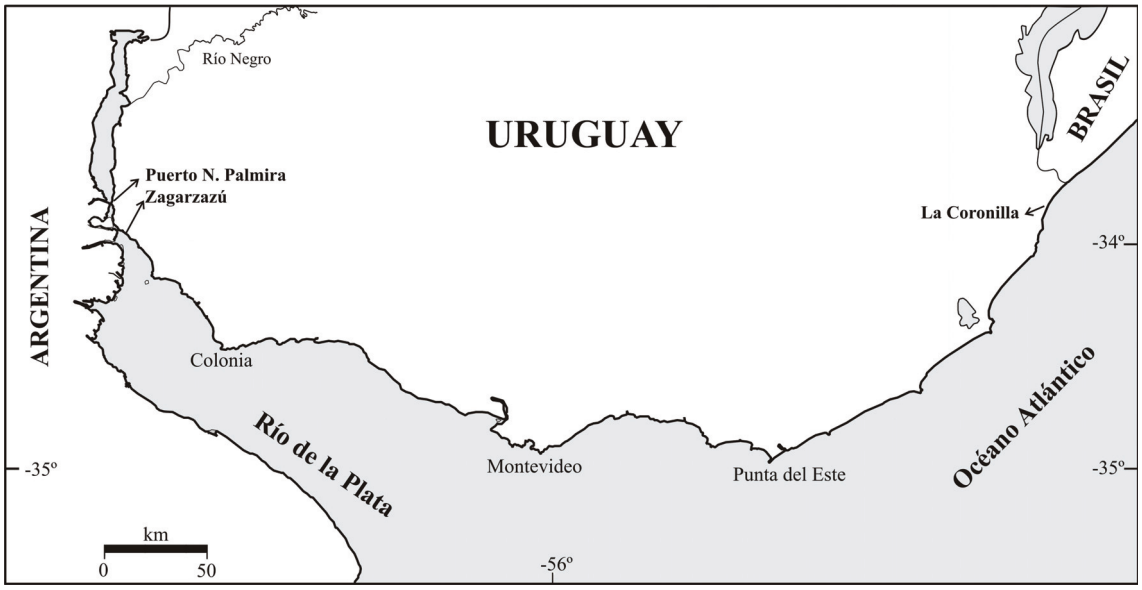


Figura I-1. Ubicación geográfica de las asociaciones marinas del Pleistoceno de Uruguay.

6. HIPÓTESIS

- Las asociaciones de moluscos del Pleistoceno Tardío de Uruguay poseen una mayor riqueza y diversidad que la conocida hasta el momento.
- La composición taxonómica y la abundancia de las especies que las integran, se distribuyen uniformemente en cada uno de los depósitos.
- Los fósiles del Pleistoceno registran diferencias ambientales y climáticas respecto a la actualidad.
- Los fósiles que integran las asociaciones pleistocenas no reflejan las mismas condiciones de salinidad en la costa uruguaya.
- Las especies que integran las asociaciones pleistocenas reflejan mayores temperaturas que la actual en la costa uruguaya.

7. OBJETIVOS

7.1. Objetivo General

Analizar los depósitos marinos fosilíferos del Pleistoceno Tardío de Uruguay para dilucidar los procesos que les dieron lugar, acotar su edad, establecer los ambientes de depositación, y a través del estudio paleoecológico de los fósiles hallados, establecer las condiciones ambientales reinantes en la costa uruguaya en esta época.

7.2. Objetivos Específicos

- Determinar la composición taxonómica e icnotaxonómica de las asociaciones fósiles del Pleistoceno Tardío de Uruguay.
- Compararla con aquella de los depósitos más recientes para establecer posibles diferencias y similitudes.
- Determinar si existen variaciones horizontales y verticales en la composición de especies y su abundancia en cada uno de los depósitos relevados.

- Realizar un análisis paleoecológico de las asociaciones, incluyendo requerimientos ecológicos de los taxones hallados, el registro de interacciones ecológicas y análisis de diversidad de las asociaciones.
- Establecer parámetros ambientales como sustrato, profundidad, salinidad y temperatura inferidos a través de análisis paleoecológicos y de distribución de los taxones en cada una de las asociaciones y enmarcarlas en el escenario de la costa uruguaya.
- Acotar la edad de los depósitos a través de la aplicación de técnicas de datación con mayor alcance temporal y poder de resolución.
- Realizar correlaciones con los depósitos de países de la región (Argentina y Brasil) para obtener un panorama regional de los ambientes y la biogeografía del Atlántico sudoccidental durante el Pleistoceno Tardío.

CAPÍTULO II

ÁREA DE ESTUDIO

1. CARACTERÍSTICAS DE LA COSTA URUGUAYA ACTUAL

En este apartado se describen las condiciones físicas y biológicas reinantes actualmente en la costa uruguaya para poder compararlas con las inferidas a partir de las asociaciones de moluscos pleistocenas analizadas.

El Río de la Plata fluye hacia el Océano Atlántico entre aproximadamente los 34º-36ºS y 56º-58ºO, generando un sistema estuarino de aproximadamente 38,000 km^2 (*e.g.* Urien, 1972; López Laborde, 1998). Recibe desde el oeste el aporte de agua dulce de los ríos Paraná y Uruguay y desde el este el agua marina del Océano Atlántico. Está dividido por un banco sumergido (Barra del Indio) en una región fluvial interior y una región de aguas salobres exterior (Mianzan et al., 2001). La distribución de salinidad de fondo es poco variable, sin embargo la superficial se modifica de acuerdo al balance de los vientos, la descarga del río y la fuerza de Coriolis, así como los fenómenos de El Niño (e.g., Guerrero et al. 1997; Acha et al. 2008; Möller et al. 2008; Nagy et al. 2008). El Río de la Plata representa en este sentido una zona de transición que a su vez varía con las estaciones; en otoño e invierno las aguas estuarinas se desplazan hacia el noreste a lo largo de la costa uruguaya y aproximadamente lo contrario ocurre en primavera y verano, cuando las aguas de plataforma penetran más al oeste (Guerrero et al., 1997). Además de una gran variabilidad en la salinidad, también se verifican grandes variaciones estacionales en la temperatura superficial de las aguas (Piola et al., 2000).

El gradiente fluvio-marino de nuestra costa puede ser dividido a grandes rasgos en fluvial, estuarino y marino. Estos sectores presentan diferentes límites y/o subdivisiones según los autores (*e.g.* Urien, 1972; Nagy et al., 1998; Brazeiro et al., 2006), pero de hecho varían en el espacio y el tiempo. Del mismo modo, la biota que vive en nuestra costa responde a este gradiente salino, ya que se verifica de oeste a este una zonación de

taxones de agua dulce, estuarinos y marinos (ver Masello & Menafra, 1998; Giberto et al., 2004; Giménez et al., 2005; Brazeiro et al., 2006).

En el frente marino, la dinámica del suroeste del Océano Atlántico está dominada por la confluencia de la Corriente de Brasil con la Corriente de Malvinas. La primera representa el brazo oeste asociado con el Giro Subtropical que lleva agua tropical y subtropical hacia el sur, a lo largo del margen continental de América del Sur. La segunda, se origina como una rama del Frente Subantártico, asociado con la Corriente Circumpolar Antártica y fluye a lo largo del borde de la plataforma argentina, transportando hacia el norte las aguas subantárticas (Olson et al., 1988; Piola et al., 2000; Odebrecht & Castello 2001). Esta corriente fría y de agua más dulce encuentra a la cálida y salina Corriente de Brasil en una región conocida como la Confluencia Brasil-Malvinas entre aproximadamente los 35º y los 40ºS, para luego dirigirse ambas hacia el este (Boebel et al., 1999). Esta zona se caracteriza por tener temperaturas superficiales altamente variables y contrastes de salinidad, mostrando además, migraciones latitudinales estacionales. Luego de su confluencia con la Corriente de Malvinas, la Corriente de Brasil se separa del borde de la plataforma e ingresa al Atlántico Sur. El límite sur de agua cálida asociada con la Corriente de Brasil fluctúa entre los 38º y los 44ºS; estando más al norte en invierno (hasta los 30ºS) y más al sur en verano, ocurriendo a la inversa con las aguas frías de la Corriente de Malvinas (Olson et al., 1988; Piola et al., 2000). Especialmente en invierno y primavera, el agua fría alcanza la plataforma sur de Brasil y se retrae en verano, cuando las temperaturas tienden a ser cálidas y homogéneas, por la fuerte influencia de la Corriente de Brasil (Soares & Moller, 2001).

Está claro que la interacción natural de estos factores, así como fluctuaciones climáticas derivadas por ejemplo del fenómeno de El Niño, pueden causar cambios relativamente importantes en la temperatura superficial del agua en la zona que derivan en modificaciones de la dinámica de los procesos biológicos (Stevenson et al., 1998; Lentini et al., 2000, 2001).

Los gradientes de temperatura relacionados con estas masas de agua determinan la configuración de las provincias malacológicas actuales del Atlántico Sudoccidental. De norte a sur se desarrollan la Provincia Brasileña –ligada a la Corriente de Brasil-, la Provincia Argentina –resultante de la mezcla de las corrientes de Brasil y Malvinas- y la Provincia Magallánica –ligada en el Atlántico a la Corriente de Malvinas- (e.g.

Scarabino 1977; Briggs 1995; Martínez & del Río 2002; Martínez et al., 2013). La biología del área de confluencia representa un zona de transición caracterizada por la mezcla de organismos subtropicales y subantárticos, constituyendo un importante límite biogeográfico (Gayoso & Podestá, 1996). Estudios realizados en las áreas costeras arenosas y rocosas de Argentina, Uruguay y Brasil, han demostrado que la composición faunística presenta una combinación de especies de origen templado-cálido y templado-frío, con el Río de la Plata actuando como una barrera ecológica y representando una amplia área de ecotono entre las áreas del sur y del norte (ver Masello & Menafra, 1998; Scarabino et al., 2006 a y b, 2015, entre otros).

2. MARCO GEOLÓGICO

Las unidades litoestratigráficas más comúnmente utilizadas para caracterizar los depósitos del Cuaternario marino de Uruguay son las formaciones Villa Soriano y Chuy. Estos depósitos se conocen desde larga data, correspondiendo las primeras menciones a Dámaso Antonio Larrañaga y a los naturalistas Alcides d'Orbigny y Charles Darwin. En trabajos algo más recientes, ya en el siglo XX se los refiere como los "sedimentos platenses" y "Belgranenses", así como depósitos de la "Transgresión Querandina", por extrapolación a nuestro país de los depósitos correlacionables de Argentina (e.g. Frenguelli, 1930; Kraglievich, 1928, 1932; Serra, 1943; de Mata, 1947).

La Formación Villa Soriano corresponde a los depósitos que Caorsi & Goñi (1958) denominaron "Arcillas grises del Vizcaíno", tomando su nombre de la isla Vizcaíno en la desembocadura del Río Negro. Su presente caracterización como Formación Villa Soriano se debe a Goso (1972). Esta unidad aflora en una franja paralela a la costa actual de nuestro país, extendiéndose desde la desembocadura del Río Negro hasta los márgenes de la Laguna Merín. Desde el punto de vista litológico está integrada por una gran variabilidad granulométrica, desde arcillas a arenas medias y ocasionalmente gravas y cantos (Preciozzi et al., 1988), depositadas -según la opinión de diferentes autores-, durante uno o más eventos transgresivos (Figueiras, 1961, 1962; Bossi, 1966; Sprechmann, 1978; Preciozzi et al., 1988). Una característica en la que parecen concordar la mayoría de los autores es su abundante contenido en moluscos (Serra, 1943; Caorsi & Goñi, 1958), por lo que a esta unidad han sido asignados la gran

mayoría de los fósiles hallados en los depósitos marinos cuaternarios (Ubilla & Martínez, 2016). Con respecto a su edad, la Formación Villa Soriano corresponde al Pleistoceno Tardío- Holoceno según Bossi (1966) y Preciozzi et al. (1988) y al Holoceno según Figueiras (1962), Bossi et al. (1975) y Sprechmann (1978) pero sin contarse –en ese momento- con dataciones numéricas de los sedimentos o de sus fósiles. Los criterios para posicionar temporalmente a la unidad en ese momento se establecían por sus relaciones estratigráficas y por la comparación de las asociaciones malacológicas contenidas en sus sedimentos con aquellas de la región. El reciente incremento de dataciones sobre material biogénico de depósitos asignables a esta unidad, la ubicarían en el Pleistoceno Tardío–Holoceno (e.g. Preciozzi et al., 1988; Bracco et al., 1994; Bracco & Ures, 1998; Martínez et al., 2001, 2006; Rojas, 2002). El límite inferior se sustentaba en la obtención de edades mínimas (depósitos del Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla en Martínez et al., 2001). Sin embargo, en una reciente síntesis sobre los depósitos cuaternarios, Ubilla & Martínez (2016) incluyen dentro de la Formación Villa Soriano únicamente los depósitos fosilíferos datados como Holoceno. Estos autores sostienen que identificar esta unidad en el campo es relativamente fácil –a pesar de la amplitud granulométrica que la caracteriza- especialmente por la presencia de moluscos marinos y/o estuarinos que contiene. Asimismo, indican que por encima de esta unidad sólo se encuentran sedimentos recientes o suelos.

Los depósitos de la Formación Villa Soriano han sido correlacionados con depósitos similares de Argentina (Goñi & Hoffstetter, 1964; Aguirre & Whatley, 1995) y con el Grupo Patos del Estado de Rio Grande del Sul en Brasil (Forti Esteves, 1974; Martínez, 1990).

La Formación Chuy fue definida por Delaney (1963) aunque la primera mención publicada corresponde a Goñi & Hoffstetter (1964). Según Navarro (1990) esta unidad se extiende desde la cuenca del Río Santa Lucía hacia el este del país. Fue originalmente descripta como integrada por arenas medias de tonalidades amarillo rojizas, aunque posteriormente se asignaron a esta unidad, litologías no incluidas en su definición original. Preciozzi et al. (1988) incluye litologías arcillo-arenosas y arcillo-gravillosas así como arcillas verdes arenosas y/o limosas fosilíferas. Goso Aguilar (2006) la identifica en la costa del departamento de Canelones, incluyendo arenas finas a gruesas y conglomerados aunque también niveles de arcilla verde fosilífera. Sprechmann (1978) asigna a esta unidad escasas valvas de moluscos y microfósiles recuperados de testigos

de perforación, mientras que Goso Aguilar (2006) reporta la presencia de *Ophiomorpha nodosa* en las facies arenosas y moldes de moluscos en los niveles de arcilla verde. Respecto a la edad de la Formación Chuy, existe consenso entre los autores en ubicar su depositación durante el Pleistoceno en base a sus relaciones estratigráficas (*e.g*. Goñi & Hoffstetter, 1964; Goso, 1972; Sprechmann, 1978; Goso Aguilar, 2006). Ubilla & Martínez (2016) destacan la amplitud litológica que caracterizaría a esta unidad (así como a la Formación Villa Soriano) y el hecho de que por encima de esta se desarrollan unidades pleistocenas continentales. Ubilla & Martínez (2016) incluyen los depósitos que se analizan en esta tesis dentro de la Formación Chuy.

3. ANTECEDENTES DEL ESTUDIO DE LOS DEPÓSITOS PLEISTOCENOS

3.1 Puerto de Nueva Palmira

El depósito fosilífero está ubicado a unos 12 – 13m de altura sobre el nivel del mar actual (Martínez et al., 2001) dentro del predio del Puerto de Nueva Palmira (Lámina I). Presenta una potencia de unos 2 m y suprayace a sedimentos asignados a la Formación Fray Bentos. La litología del depósito corresponde a arena media a gruesa con la presencia de clastos cuyo diámetro máximo alcanza los 4 a 5 cm. Los fósiles son abundantes. Las conchillas se hallan dispuestas mayormente al azar y densamente empaquetadas. Los bivalvos se encuentran en su mayoría desarticulados aunque ocurren raras instancias de especímenes con las valvas articuladas. La abrasión y fragmentación son atributos tafonómicos muy frecuentes, revelando un grado importante de transporte. Según lo propuesto por Martínez et al. (2001) y Rojas (2007), la asociación probablemente represente la acumulación de conchillas durante múltiples eventos de alta energía en un ambiente proximal dominado por olas.

El depósito fosilífero del Puerto de Nueva Palmira es uno de los más mencionados en la literatura que trata sobre los yacimientos del Cuaternario marino de Uruguay. Desde los primeros estudios que pueden ser asignados al depósito que analizamos en la actualidad, varios cambios han ocurrido en el área. El más importante es el relativo a la construcción del Puerto de Nueva Palmira, con la consecuente modificación del paisaje.

Teisseire (1927, 1928) reporta la fauna de moluscos de un depósito al que refiere en la barranca del cementerio de la ciudad de Nueva Palmira, el cual se ubicaba en el área donde posteriormente se construiría el puerto. Este autor lo refiere con una altitud de unos 7 a 10 m. Menciona la presencia de *Anomalocardia brasiliana*, *Bullia cochlidium*, *Cardium muricatum*, *Mactra isabelleana*, *Pitar rostratum, Thais haemastoma*, *Bullia deformis* y *Fissuridea patagonica*. Es probable que el depósito analizado por este autor y autores subsiguientes sea equivalente al analizado en esta tesis dado que Teisseire (1927), Kraglievich (1928) y Fontana (1930) mencionan que en ese entonces, un Puerto (Zona Franca) se estaba construyendo en la barranca del cementerio. Fontana (1930) corrige la altitud del depósito al que refiere Teisseire (1928) a 15 m y reporta la presencia a aproximadamente 6 m de altura de "variadas conchillas fósiles con gasterópodos a ser estudiados". También comenta (así como Kraglievich (1928) en su figura 6) sobre la abundante representación de *Corbula mactroide* (sic). Ambos autores, basados en la presencia de este bivalvo correlacionan este depósito con el "Querandinense". Frenguelli (1930) hace referencia al depósito del Puerto de Nueva Palmira, al cual asigna al "Belgranense" por su aspecto, posición, naturaleza y contenido paleontológico. Reporta la presencia de *Littoridina charruana*, *Bulla striata*, *Bittium varium*, *Purpura haemastoma*, *Bullia globulosa*, *Ostrea spreta*, *Ostrea puelchana*, *Anomalocardia brasiliana* y *Mactra isabelleana*. Sobre la presencia de *Corbula mactroides*, Frenguelli sostiene que Kraglievich (1928) confundió esta especie con *Mactra isabelleana*, la cual según él es muy abundante en el yacimiento. En una publicación posterior, Kraglievich (1932) reafirma que se refirió a *Corbula mactroides*. Roselli (1939) menciona el depósito y comenta sobre las diferentes opiniones acerca de su asignación al Belgranense o Querandinense. Serra (1943) presenta una sección estratigráfica del yacimiento y comenta sobre los fósiles más abundantes: *Mactra isabelleana* y *Purpura haemastoma*. Calcaterra (1971) expresa dudas sobre la edad Querandinense de este depósito en base a la altura, la cual sitúa a más de 12 m sobre el nivel del mar y en base a la potencia de los sedimentos suprayacentes. También menciona la presencia de *Mactra isabelleana*, *Thais haemastoma*, *Arca* sp., *Crassostrea* sp. y *Buccinanops* sp. Francis (1975) hace referencia a la barranca costera de Nueva Palmira y además de listar algunas especies de moluscos, hace referencia a la controversia histórica entre Kraglievich y Frenguelli sobre la presencia o ausencia de *Erodona mactroides* en el depósito, la cual él mismo no fue capaz de hallar. Este autor también se muestra sorprendido por la altura a la cual se halla el depósito en relación a

otros típicamente atribuidos al Querandinense. Roselli (1976) describe en profundidad el depósito y adhiere a la asignación temporal al Pleistoceno Tardío propuesto por Frenguelli (1930). Provee una lista de taxones que incluye a *Mactra* (*Mactratoma*) *isabelleana*, *Anomalocardia brasiliana*, *Thais* (*Stramonita*) *haemastoma*, *Buccinanops globulosus*, *Buccinanops cochlidium*, *Buccinanops deformis*, *Plicatula spondyloidea*, *Ostrea spreta*, *Arca bisulcata*, *Ostrea puelchana*, *Tagelus* (*Tagelus*) *gibbus*, *Diodora patagonica*, *Urosalpinx rushi*, *Littoridina australis*, *Nassarium* sp., *Brachidontes dominguensis*, *Trachycardium muricatum*, *Balanus* sp., *Pitar* (*Pitar*) *rostrata*, *Clamys* sp., *Glycymeris longior*, *Siphonaria* (*Pachysiphonaria*) *lessoni*, *Crepidula dilatada* ¿var. patagonica?, *Calliostoma* sp., *Erodona mactroides*, *Mactra* sp., ¿*Olivancillaria*?, ¿*Chione*?, *Drupa* (*Drupa*) *necocheana* y dos especies de gasterópodos terrestres.

Posteriormente, la composición malacológica, geocronología y condiciones paleoambientales fueron estudiadas por Martínez et al. (2001). Lorenzo & Verde (2004) reportan la presencia de los icnotaxones *Entobia* isp., *Caulostrepsis taenicola* y *Oichnus paraboloides* sobre conchillas de moluscos. Más recientemente, Rojas (2007) profundizó en el conocimiento de esta asociación.

3.2. Zagarzazú

Este depósito fosilífero está localizado en la plataforma de abrasión del balneario Zagarzazú, aproximadamente 0,5-1m por encima del nivel del mar (Lámina II). La exposición del afloramiento depende de la dinámica litoral de la zona, ya que puede estar cubierto por agua o arena.

La litología del depósito está integrada por arena fina en la base cubierta por arcilla de color verde. Los fósiles se encuentran en ambas litologías aunque son más abundantes en la arena. La preservación puede ser variable, en general es buena. Es frecuente la presencia de bivalvos en posición de vida y especímenes con conchillas delgadas y delicadas son frecuentemente hallados enteros. Sin embargo, ocurren también conchillas desarticuladas y fragmentadas. No es frecuente hallar especímenes con signos de abrasión. El ambiente de depositación inferido es un ambiente proximal de baja energía (Rojas 2007).

El conocimiento de la asociación de Zagarzazú es bastante reciente. Rojas (2003, 2004) y Verde (2003) presentaron reportes preliminares sobre los moluscos y los icnofósiles, respectivamente. Las trazas de bioerosión sobre conchillas reportadas por Verde (2003) corresponden a *Entobia* isp., *Gastrochaenolites* isp. y *Meandropolydora* isp. Los icnofósiles emplazados en el sedimento corresponden a *Ophiomorpha nodosa* y *Thalassinoides* isp., así como otros icnofósiles de bivalvos no identificados. Rojas (2007) realizó un análisis más extenso sobre la fauna de moluscos, las condiciones paleoambientales y aportó una edad radiocarbónica para este depósito.

3.3 La Coronilla

Este depósito se ubica en la plataforma de abrasión de la playa de La Coronilla a unos 0,5 a 1m sobre el nivel del mar (Lámina III). Al igual que ocurre con el yacimiento del balneario Zagarzazú, la accesibilidad al depósito depende de la dinámica de la playa ya que puede estar cubierto por agua o por arena.

La litología del depósito corresponde a una arena arcillosa de color gris verdoso en la cual los fósiles presentan una buena preservación. Es frecuente la preservación de especímenes con conchillas delicadas y la presencia de ejemplares en posición de vida. Ocurre la presencia de conchillas fragmentadas aunque no muestran en general signos de abrasión. Todo esto sugiere que la asociación es de tipo autóctona-parautóctona por lo que no fue expuesta a un transporte significativo (Rojas 2007). El ambiente de depositación se infiere como proximal, protegido de olas.

Los antecedentes correspondientes al conocimiento de esta asociación son escasos. Martínez et al. (2001) analizaron por primera vez la composición malacológica de esta asociación y aportaron los primeros datos geocronológicos y paleoambientales inferidos a partir de la fauna. Lorenzo & Verde (2004) comunicaron la presencia de los icnofósiles *Entobia* isp., *Caulostrepsis taenicola* y *Oichnus paraboloides* sobre conchillas de moluscos. Rojas (2007) adicionó un número importante de taxones de moluscos previamente no reportados y realizó nuevas inferencias paleoambientales.

3.4 Parámetros ambientales inferidos

El análisis paleoecológico actualista de los taxones de moluscos presentes en las asociaciones de los depósitos pleistocenos indican condiciones ambientales diferentes a la actual en cuanto a salinidad y temperatura. Martínez *et al.* (2001) infieren condiciones de alta salinidad tanto para los depósitos del Puerto de Nueva Palmira como para los de La Coronilla, debido a la mayoritaria proporción de especies marinas en las asociaciones. Del mismo modo, Rojas (2007) corrobora esta tendencia a través del análisis de nuevas muestras y determina condiciones similares para la asociación de Zagarzazú. Respecto a la temperatura, Martínez *et al.* (2001) infieren mayores temperaturas que la actual en base a la alta proporción de especies con afinidades tropicales-subtropicales comparada con la proporción actual. Rojas (2007) obtiene resultados similares para las tres asociaciones, aunque porcentajes algo inferiores para la asociación de Zagarzazú.

Los resultados proporcionados por Rojas (2007) permitieron concluir además que existen diferencias relativas entre los parámetros ambientales inferidos entre las asociaciones pleistocenas y holocenas en la costa uruguaya. Las primeras indican mayores salinidades y temperaturas que las segundas.

3.5. Dataciones y edad inferida

Las edades numéricas disponibles en los antecedentes sólo han sido determinadas en base al método de datación por ^{14}C convencional.

Bracco & Ures (1998) proveen edades ^{14}C para Nueva Palmira sin indicación de perfil estratigráfico ni lugar específico de colecta de la muestra, aunque mencionan que fue obtenida a una altura de 8-10 m. Estos autores comunican dos edades de 31,900+/-700 años AP (muestra URU 0081) sobre conchillas no identificadas y de 35,300+/-1150 años AP (muestra URU 0087) sobre clastos carbonáticos incluidos en el depósito.

Martínez et al. (2001) publican dos edades ^{14}C obtenidas del depósito analizado en esta tesis. Una de ellas dio un resultado de 31,000+/-1200 años AP (muestra LP-738) obtenida sobre el bivalvo *Mactra isabelleana* y la otra de 34,600+/-2000 años AP (muestra LP-730) sobre *Anomalocardia brasiliana*. Los análisis de difracción de rayos

X aplicados para evaluar la utilidad de las muestras usadas arrojó resultados confiables para las edades obtenidas.

Para el depósito de La Coronilla, Martínez et al. (2001) obtuvieron edades de 29,500+/-600 años AP (muestra LP- 884) sobre *Ostrea equestris* y de 35,500+/-1900 años AP (muestra LP-824) sobre *M. isabelleana*.

Para la asociación del balneario Zagarzazú, Rojas (2007) obtuvo una edad ^{14}C de 35,500+/-1900 años AP (muestra LP-1466) sobre *Tagelus plebeius*. Es de destacar que los especímenes utilizados para esta datación fueron colectados en posición de vida.

Las edades reportadas por Martínez et al. (2001) y Rojas (2007) fueron realizadas en el Laboratorio de Tritio y Carbono de la Universidad de La Plata (LATYR). Todas estas edades fueron tomadas como mínimas, razón por la cual las asociaciones fueron consideradas más antiguas (Martínez et al. 2001; Rojas 2007).

Si bien la magnitud de las edades numéricas disponibles ubica a los depósitos analizados en el Pleistoceno, no existen hasta el momento datos numéricos de otra índole que acoten el rango temporal representado por estas asociaciones. Algo similar sucede en depósitos con edades mínimas en Argentina, las que han tratado de acotarse mediante criterios estratigráficos, geomorfológicos o paleontológicos, con importantes niveles de incertidumbre (*e.g.* Aguirre & Whatley, 1995; Aguirre, 2003).

Martínez et al. (2001) propusieron en base al carácter cálido de los moluscos, que los depósitos del Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla se depositaron durante el Último Interglacial (MIS 5e), debido a las mayores temperaturas reinantes en ese momento (Zubakov & Borzenkova, 1990; Murray-Wallace & Belperio, 1991). Rojas (2007) sustentó con nuevos datos dicha hipótesis y extendió la misma conclusión para la asociación del balneario Zagarzazú.

CAPÍTULO III

MATERIALES Y MÉTODOS

1. MATERIALES

El material fósil estudiado corresponde a los especímenes colectados en las localidades relevadas en esta tesis, los que fueron depositados en la Colección Paleontológica de la Facultad de Ciencias (FCDPI). Asimismo, fueron examinados ejemplares de interés previamente depositados en la misma colección y en el Museo Paleontológico Francisco Lucas Roselli en el departamento de Colonia.

También se consultaron materiales actuales de la Colección de Juan Carlos Zaffaroni, de la Colección Comparativa de Invertebrados del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias (FCCI) y de la Mollusca Section, Department of Zoology del Natural History Museum de Londres (NHM).

2. TRABAJOS DE CAMPO

La actividad inicial para llevar a cabo esta tesis consistió en la realización de trabajos de campo en las localidades con depósitos marinos pleistocenos conocidos. Asimismo, se relevaron nuevos depósitos fosilíferos con el fin de detectar si correspondían a esta época. En cada localidad fosilífera se realizaron las tareas de campo usuales, como la realización de observaciones tafonómicas; el registro fotográfico del yacimiento y de los niveles fosilíferos, y la extracción de muestras en el o los niveles de interés. También se colectaron especímenes con la finalidad de ser datados y en los depósitos del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú se obtuvieron muestras del sedimento para ser datadas por OSL.

2.1 Técnicas de colecta y muestras analizadas

La colecta de muestras en cada afloramiento y nivel fosilífero se realizó limpiando la superficie expuesta, para luego extraer con una pala un volumen de aproximadamente 30 cm^3 (*bulk samples*). Cada muestra fue almacenada en una bolsa de nylon, etiquetada y trasladada al laboratorio.

En cada afloramiento se colectaron réplicas con el fin de abarcar al máximo la extensión lateral y vertical de cada depósito, a fin de obtener una idea representativa de la diversidad y la composición taxonómica.

En el depósito del Puerto de Nueva Palmira se reconocieron 3 niveles de acumulación de conchillas (nombrados de la base al tope, nivel A, nivel B y nivel C) (Lámina I-C). De acuerdo a las posibilidades se tomaron varias muestras dentro de cada nivel, con una separación de aproximadamente 2 m entre sí (Tabla III-1). Las muestras de cada nivel fueron numeradas de manera correlativa. Las muestras analizadas tuvieron un tamaño similar, aunque la muestra PNP3B tuvo un volumen menor (< 2 dm^3) ya que en esa posición, el sedimento estaba más consolidado, y se accedió a menos material.

Tabla III-1. Nomenclatura de las muestras colectadas.

Puerto de Nueva Palmira	**Zagarzazú**	**La Coronilla**
PNP 1A	ZZZDOC 1	LC 3A
PNP 3A	ZZZDOC 3	LC 4A
PNP 4A	ZZZDOC 5	LC 1B
PNP 6A	ZZZDOC 7	LC 3B
PNP 1B	ZZZDOC 9	LC 7B
PNP 3B		LC 12C
PNP 3C		LC 14C
PNP 4C		

En el depósito de Zagarzazú solo fue posible tomar muestras en planta, es decir que las muestras representan un mismo nivel de acumulación y pueden detectarse únicamente variaciones en la lateral (Tabla III-1). En este caso, las muestras fueron tomadas aproximadamente cada 10 m. En el depósito de La Coronilla se apreciaron tres

niveles de acumulación de conchillas (nombrados de la base al tope, nivel A, nivel B y nivel C) (Lámina III-D). Según las posibilidades se tomaron varias muestras en cada nivel, en promedio cada 3 m. Las muestras de cada nivel recibieron números correlativos en relación a su ubicación (Tabla III-1).

2.2 Colecta de muestras para dataciones numéricas

La colecta de sedimento para datación por OSL (Luminiscencia Óptimamente Estimulada) se realizó en los depósitos del Puerto de Nueva Palmira (Lámina I-F) y Zagarzazú (Lámina II-C) debido a que ambos están constituidos por arena y con escaso o nulo contenido de pelita. Si bien esta técnica de datación ha sido más empleada en depósitos continentales (e.g. de origen eólico), últimamente ha mostrado ser útil para la datación de depósitos marinos litorales (Mallinson et al 2008; Simms et al. 2009; Suguio et al. 2011). El muestreo se realizó utilizando tubos de PVC de 4,5 cm de diámetro y 35 cm de largo envueltos con una gruesa cinta negra con el fin de eliminar la posibilidad de que la luz alcanzara la muestra para analizar. Los tubos fueron introducidos horizontalmente en cada perfil. Los extremos de cada tubo fueron descartados en el laboratorio por lo que la muestra a ser datada estuvo constituida únicamente por la parte central de cada tubo. Las edades fueron obtenidas sobre granos de cuarzo de 150-250 μm de tamaño en el Luminescence Dating Research Laboratory, Department of Earth and Environmental Sciences de la University of Illinois en Chicago, Estados Unidos.

La datación por U/Th (Uranio-Torio) se realizó en el Department of Earth Sciences, University of Minnesota, Minneapolis, Estados Unidos. Por un lado se tomaron muestras de corales pertenecientes a *Astrangia ratbhuni* de La Coronilla (FCDPI 4278), provenientes de una colecta realizada en enero de 2004 por Fabrizio Scarabino e integrantes de la ONG Karumbé, por lo que se carece control estratigráfico de dichas muestras. Sin embargo, se puede presumir que –en relación al muestreo de esta tesis- provenían de un nivel superior (nivel C?) ya que las muestras fueron colectadas en planta y superficialmente. Por otro lado, se seleccionaron ejemplares de *A. ratbhuni* hallados en las muestras PNP1A y PNP4A del Puerto de Nueva Palmira. También fueron seleccionados fragmentos de espículas de octocorales similares a los reportados por Farinati (1989) provenientes de las asociaciones de Zagarzazú y La

Coronilla. De la asociación de Zagarzazú se dataron materiales correspondientes a las muestras ZZZDOC7 (FCDPI 7096) y a la muestra ZS03 analizada por Rojas (2007) con número de colección FCDPI 7571. De La Coronilla se dataron materiales correspondientes a las muestras LC4A (FCDPI 6692), LC1B (FCDPI 6199), LC3B (FCDPI 7569) y LC7B (FCDPI 7570).

Las dataciones radiocarbónicas por AMS (Espectrometría de Masas con Aceleradores) se realizaron en el NSF-Arizona AMS Facility, University of Arizona, Tucson, Arizona, Estados Unidos. Para ello se seleccionaron los siguientes materiales: una valva de *Anomalocardia brasiliana* del Puerto de Nueva Palmira, proveniente de la muestra PNP3A (FCDPI 6519); una valva de *A. brasiliana* proveniente de Zagarzazú, de la muestra ZS02 analizada por Rojas (2007) y con el número de colección FCDPI 3953; y una valva de *Chione subrostrata* proveniente de La Coronilla, de la muestra LC3B (FCDPI 7314).

Los materiales utilizados para las dataciones por U/Th y ^{14}C AMS fueron -en la medida de lo posible- seleccionados tomando en cuenta que estuvieran lo menos fragmentados y desgastados posible. Para ello se realizó una exhaustiva inspección bajo lupa binocular y luego fueron limpiados mediante un baño de ultrasonido Cole Palmer 8890. En particular, los escasos ejemplares de *A. ratbhuni* provenientes del Puerto de Nueva Palmira se hallaron algo fragmentados y con leves signos de abrasión, así como las espículas de octocorales de Zagarzazú y La Coronilla.

3. TÉCNICAS DE LABORATORIO

Las muestras colectadas en cada depósito fueron procesadas a fin de obtener aislados y limpios los especímenes de moluscos y otros fósiles para realizar una determinación adecuada del material. Para ello, se siguió el procedimiento que se detalla a continuación y que se ha empleado en estudios anteriores (Martínez et al., 2006; Rojas, 2007):

- Las muestras fueron volcadas sobre una bandeja y dejadas al aire libre para que perdieran la humedad, durante aproximadamente 15 días.

- Una vez secas, se tamizaron en agua para facilitar la separación y limpieza de los especímenes y para favorecer la disgregación de las muestras con contenido pelítico. Se utilizaron 3 tamices (4, 2 y 1 mm de malla).

- El residuo de cada tamiz, además del sedimento remanente se dejó secar al aire libre sobre bandejas.

- Durante el *picking* se agruparon los especímenes por especie y por valvas (en el caso de los bivalvos). Esta tarea se realizó a ojo desnudo para el remanente del tamiz con mayor diámetro de malla y bajo lupa binocular para el remanente de los tamices y el tamiz ciego.

- Se utilizó una lupa binocular para la observación y determinación de los especímenes obtenidos en cada muestra. Para aquellos de escasos milímetros, se hizo uso del microscopio electrónico de barrido de la Facultad de Ciencias (JEOL JSM-5900LV).

- Durante y luego de este proceso, se seleccionaron los especímenes para datación radiocarbónica por AMS y a partir de las muestras obtenidas se seleccionaron los especímenes de corales y octocorales para ser datados por el método U/Th.

- Todos los especímenes recuperados que forman parte de esta tesis fueron depositados en la Colección Paleontológica de la Facultad de Ciencias (FCDPI).

4. ANÁLISIS DE LOS DATOS

4.1 Composición faunística y diversidad de bivalvos y gasterópodos

Se realizó una revisión taxonómica de los especímenes previamente colectados en estas localidades y depositados en la FCDPI y analizados en Martínez et al. (2001) y Rojas (2007) a fin de poner a punto las determinaciones.

Se realizó un análisis cualitativo y cuantitativo (riqueza y abundancia) de la composición taxonómica de cada muestra en cada depósito analizado. Se realizó un conteo de los ejemplares de cada especie y se establecieron las proporciones relativas de cada taxón en cada muestra. Para los gasterópodos se contaron los ejemplares enteros y

aquellos fragmentos que contenían el ápice. En el caso de los bivalvos, el número total de ejemplares correspondió al número mayor de valvas, izquierdas o derechas.

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa PAST, versión 3.01 (Hammer et al., 2001).

4.1.1. Índices de diversidad utilizados

Para comparar la diversidad observada entre las distintas muestras analizadas, se utilizaron los siguientes índices según Margalef (1980), Magurran (1998), Harper (1999) y Hammer & Harper (2006). Estos índices fueron ploteados según gradientes laterales y/o verticales.

* **Índice de Riqueza (S)** de especies que considera el número de taxones de cada muestra y de cada localidad.

* **Índice de Shannon (H)**, que considera el número de taxones y su abundancia relativa. Se calcula mediante la fórmula:

$$H(S) = -\Sigma\, p_i \,.\, \ln p_i$$

p_i es la proporción de cada especie en la muestra y S es el número de especies contabilizadas. El valor máximo que alcanza este índice es H máx= ln (S), cuando todas las especies presentes están igualmente distribuidas.

* **Índice de Equitatividad (J)**, que considera cuán igualmente abundantes son las especies de una muestra. Se calcula como:

$$J = H/\ln(S)$$

S es el número de especies. El valor máximo que alcanza J es 1, y ocurre cuando las especies de una muestra tienen la misma abundancia.

* **Índice de Dominancia (D)**, considera cómo se distribuye la abundancia de las especies en la muestra y si posee o no especies muy abundantes o dominantes por sobre las otras. Se calcula como:

$$D= \Sigma\, (p_i^2)$$

El índice será cercano a 1 si en la muestra existe un único taxón dominante.

4.1.2. Estimadores de diversidad

Se aplicaron 3 métodos para estimar la diversidad esperada en las asociaciones y para evaluar la eficacia del muestreo aplicado.

* **Rarefacción**. Provee una forma rápida y robusta de estimar gráficamente la diversidad de taxones de una muestra y el tamaño de muestra mínimo en el cual se alcanza un máximo de diversidad. La curva de rarefacción se estabilizará alcanzando una meseta cuando el muestreo haya registrado todos o buena parte de los taxones presentes. Por ende, aunque se aumentara el número de especímenes colectados, no se incrementaría significativamente el número de taxones registrados. Aquí, $E(S_n)$ o el número de especies esperado en una muestra de tamaño n y la varianza $V(S_n)$ son dados por:

$$E(S_n)= \Sigma^{s}_{i=1} (1-(N-N_i/N)/(N/n))$$

$$V(S_n)= \Sigma^{s}_{i=1} ((N-N_i/N)/(N/n)(1-(N-N_i/N)/(N/n))$$

$$+2\Sigma^{s}_{j=2}\Sigma^{j-1}_{i=1} ((N-N_i-N_j/n)/(N/n)-(N-N_i/n)(N-N_j/n)/(N/n)(N/n))$$

$$\text{donde } (N/n)=N!/(-n)!n!$$

N es el total de individuos en la muestra, s el número total de especies, N_i el número de individuos de la especie número i.

Con esta información (Apéndice II) se confeccionaron curvas de rarefacción para cada una de las muestras analizadas en cada asociación y para el total de ejemplares de cada depósito relevado.

* **Índice de Chao 1**, provee un estimativo de la riqueza total de especies para una muestra. 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 1 sólo individuo (*singletons*) y F_2 es el número de taxones representados por 2 individuos (*doubletons*).

Este índice se calculó para cada muestra analizada y por localidad, considerando todas las muestras como una.

* **Índice de Chao 2**, utiliza datos de presencia/ausencia de dos o más muestras de tamaño similar tomadas al azar. Se calcula como:

$$\text{Chao 2} = S_{obs} + (m-1/m)\, Q_1\, (Q_1-1)/2Q_2+1).$$

donde S_{obs} es el número total de taxones observados, m es el número de muestras, Q_1 el número de especies que ocurren en una sola muestra y Q_2 el número de especies que ocurren en 2 muestras.

Si $Q_1 > 0$ y $Q_2 > 0$, la varianza es estimada como:

$$\text{Var (Chao 2)} = (m-1/m)\, Q_1(Q_1-1)/2(Q_2+1) + (m-1/m)^2\, Q_1(2Q_1-1)^2 / 4(Q_2+1)^2 + (m-1/m)^2\, Q_1^2 Q_2(Q_1-1)^2 / 4(Q_2+1)^4$$

Si $Q_1 > 0$ y $Q_2 = 0$:

$$\text{Var (Chao 2)} = (m-1/m)\, Q_1(Q_1-1)/2 + (m-1/m)^2\, Q_1(2Q_1-1)^2 / 4 - (m-1/m)^2\, Q_1^4 / 4\text{Chao2}$$

Si $Q_1 = 0$:

$$\text{Var (Chao 2)} = S_{obs}\, e^{-M/\,Sobs}\, (1- e^{-M/\,Sobs}),$$

donde M es el número total de ocurrencias de todos los taxones en todas las muestras.

El índice de Chao 2 se calculó considerando las muestras de cada uno de los niveles A, B y C del Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla para obtener una estimación del número de taxones que restaría hallar en cada nivel, y considerando todas las muestras de Zagarzazú, ya que provienen todas del mismo nivel. Del mismo modo, el índice Chao 2 se calculó para la totalidad de las muestras de cada afloramiento para obtener un estimativo de los taxones que faltaría hallar en cada una de las asociaciones.

4.1.3. Análisis de agrupamiento

Utilizando como base de datos la matriz de taxones en las muestras analizadas se realizaron una serie de análisis de agrupamiento. Este tipo de análisis es usado para evidenciar agrupamientos jerárquicos en bases de datos multivariados tanto de presencia/ausencia como de abundancia. El resultado consiste en un dendrograma que muestra cómo los datos pueden ser agrupados en base a diferentes índices y algoritmos seleccionados.

Se utilizó el algoritmo UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*) y las similitudes entre los grupos generados fueron calculadas mediante el coeficiente de Dice y el índice de Raup-Crick (para presencia/ausencia) y los índices de

distancia de Chord y Bray-Curtis (para datos de abundancia). Estos índices fueron elegidos por poseer propiedades diferentes de manera de enriquecer la discusión de los resultados.

* El **Coeficiente de Dice** no toma en cuenta las ausencias compartidas, sino que considera solamente las presencias compartidas, se calcula como 2a / 2a + b + c; siendo a la ocurrencia compartida por las dos localidades comparadas, b la ocurrencia en una sola de las localidades comparadas y c la ocurrencia en la otra localidad del par comparado.

* El **Índice de Raup-Crick** se aplica a datos de presencia-ausencia y utiliza un procedimiento de permutación ("Monte Carlo"), que compara el número de especies que co-ocurren en dos asociaciones con la distribución de las co-ocurrencias de 1000 réplicas al azar.

* La **Distancia de Chord** representa la distancia euclidiana entre vectores normalizados, por lo que las abundancias absolutas de los taxones en las muestras son llevadas a abundancias relativas (porcentaje) en relación al tamaño de la muestra.

* La **Distancia de Bray-Curtis** representa el complemento del índice de Jaccard usado para datos de presencia/ausencia y no incluye ausencias compartidas entre muestras. Este índice no normaliza la abundancia por lo que es muy sensible a la presencia de taxones abundantes en las muestras.

Los análisis fueron realizados en modo R (agrupa los taxones, para lo cual estos se colocan en las filas de la matriz) y en modo Q (se agrupan las localidades, por lo que los taxones se colocan en las columnas).

La medida de la confiabilidad de los dendrogramas obtenidos está evidenciada por el valor del Coeficiente de Correlación Cofenética. Los valores superiores a 0,7 indican que la topología del dendrograma es confiable.

4.1.4. Análisis de ordenamiento

Se aplicó el análisis mediante NMDS (*Non-metric multidimensional scaling*), el cual produce un ordenamiento que intenta representar la distancia entre pares de objetos en un espacio de pocas dimensiones. Este método permite utilizar cualquier coeficiente o índice de disimilaridad o medida de distancia. El NMDS se basa en rangos y es

posible utilizarlo con datos cualitativos como cuantitativos. Los valores de stress por debajo de 0,1 son considerados buenos y aquellos iguales o menores a 0,05 indican un buen ordenamiento. El algoritmo calcula la posición de los objetos por un proceso iterativo y en el gráfico producido, los objetos que se encuentran más cercanos son los más similares entre sí.

Se aplicó el NMDS para las muestras utilizando el coeficiente de Dice, la distancia de Bray-Curtis y la distancia de Chord.

4.1.5. Variaciones en la composición taxonómica en cada asociación pleistocena

Para evaluar la existencia de variaciones laterales y verticales en la composición taxonómica de cada asociación, se confeccionaron gráficos de área -mediante el programa Excel- agrupando las muestras correspondientes. Para ello se graficó la abundancia de cada taxón en cada muestra del mismo nivel (A, B y C) en las localidades del Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla. Las 5 muestras de Zagarzazú corresponden al mismo nivel, por lo que no pudo ser tomada en cuenta la variación en la vertical.

En el caso de evaluar la posible variación en la vertical (sólo posible para el Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla), se incluyeron en las gráficas muestras de los 3 niveles.

Dada la importante riqueza de las asociaciones, sólo se incluyeron en las gráficas los taxones cuya abundancia superara el 1%.

4.2. Composición faunística de otros grupos taxonómicos (no bivalvos y gasterópodos)

Además de analizar la composición taxonómica de bivalvos y gasterópodos, se incluyó la identificación al menor nivel taxonómico posible y la descripción de los ejemplares correspondientes a poliplacóforos y briozoarios. En el primer caso, la información fue publicada en Geobios (Rojas & Urteaga, 2011). En cuanto a los briozoarios, la identificación y descripción de los taxones fue realizado por la Dra. Laís

V. Ramalho del Departamento de Invertebrados, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brazil.

4.3. Paleoecología

4.3.1. Factores limitantes

A posteriori de la identificación de los taxones de moluscos presentes en cada muestra, se los clasificó según sus requerimientos ecológicos respecto a la temperatura, salinidad, profundidad y sustrato. Se aplicó en este contexto la metodología actualista debido a que todos los taxones colectados viven hoy en día. Los datos sobre las preferencias ecológicas de los taxones fueron obtenidos de Sicardi (1967), Figueiras & Sicardi (1968, 1969, 1970, 1971, 1972, 1973, 1974, 1979, 1980), Forti Esteves (1974), Aguirre (1992), Ríos (1994. 2009), Aguirre & Farinati (2000), Scarabino (2003, 2004), Arruda et al. (2006), Scarabino et al. (2006a y b; 2015), Martínez et al. (2006), referencias en Rojas (2007), Huber (2010a) Mikkelsen & Bieler (2008), Rosenberg (2009), Rosenberg et al. (2009), Rubio et al. (2011) y Forcelli & Narosky (2015). Algunos de los taxones registrados no pudieron ser clasificados según algunos de estos factores ecológicos, porque el nivel de determinación alcanzado no permitía dirimir entre las categorías o debido a la falta de información en las fuentes consultadas.

Para inferir la **temperatura** se tuvo en cuenta la distribución geográfica de los taxones hallados (ver más abajo), la cual refleja en gran medida su rango de tolerancia térmica (e.g. Spalding et al., 2007; Belanger et al., 2012). En este sentido, los taxones hallados en cada muestra fueron clasificados en: taxones de aguas tropicales y subtropicales (CA) -cuya distribución es determinada por la Corriente del Brasil y compartidos con la Provincia Brasileña-, taxones de aguas frías (MG) -cuya distribución es determinada por la Corriente de Malvinas y compartidos con la Provincia Magallánica- y taxones endémicos (ARG) –distribuidos donde la corriente cálida y fría se mezclan, presentes en la Provincia Argentina- (ver Capítulo II). Para cada muestra se calculó la proporción de taxones de cada una de estas categorías, lo cual permitió confeccionar gráficos para cada una de las localidades de manera de poder compararlos entre sí, y con la proporción de especies cálidas, frías y endémicas que viven hoy en día en la costa uruguaya. La proporción actual entre las categorías de temperatura

calculadas a partir de moluscos se obtuvo de Sicardi (1967) y es la que ha sido usada por Martínez *et al*. (2001, 2006).

Respecto la **salinidad**, se adoptó aquí el criterio adoptado por Martínez et al. (2006), quienes consideraron estuarinos a aquellos taxones que sólo pueden vivir en agua salobre y como marinos al resto, sin considerar su grado de tolerancia a los cambios de salinidad. Es así que los taxones marinos eurihalinos –aquellos que toleran variaciones en la salinidad de las aguas- son considerados como marinos y en caso de ser pertinente se hizo alusión a esa característica.

Las especies de cada muestra se clasificaron según su preferencia de tipo de **sustrato** en: especies de sustrato blando (pelitas y arenas no consolidadas), de sustrato duro (moradores de rocas, clastos, etc), de sustrato consolidado (especies perforadoras) y asociadas a la presencia de otros invertebrados (epibiontes, parásitos, etc.). Aquellas especies de sustrato blando fueron a su vez subdivididas en moradoras de fondos con cantidad variable de arena y pelita, fondos arenosos, fondos pelíticos y de fondos de granulometría gruesa. Las proporciones de taxones incluidos en cada una de estas categorías se graficaron para cada asociación analizada.

Para el análisis de la **profundidad** a la que viven los taxones hallados se tomaron los datos disponibles en Rosenberg (2009). Por un lado se consideraron los datos de profundidad cruda (de la base de datos, sin especificación de si se trata de ejemplares vivos o no) y por otro los datos de profundidad obtenidos de ejemplares vivos. Con estos, se construyeron rangos de profundidad para los taxones de cada asociación con el fin de detectar el solapamiento de los mismos e inferir el rango en metros representado por cada asociación.

4.3.2. Reconocimiento de interacciones ecológicas e icnofósiles presentes

En esta tesis se realizó un reconocimiento preliminar de los icnofósiles presentes en las conchillas recuperadas en las muestras analizadas. En particular, se trató de determinar el registro de predación en diferentes taxones a través del conteo del icnogénero *Oichnus* Bromley, 1981. Asimismo se trataron de identificar otras interacciones como organismos que utilizan las conchillas como sustrato dejando icnofósiles en estas, así como epibiontes sobre las conchillas. Para ello, se analizaron las

conchillas recuperadas en las muestras a ojo desnudo, mediante lupa binocular y microscopio electrónico de barrido.

4.4. Paleobiogeografía

Debido a que en principio todos los taxones registrados en las muestras analizadas viven hoy en día, su distribución geográfica actual fue establecida en base a la siguiente bibliografía: Sicardi (1967), Figueiras & Sicardi (1968, 1969, 1970, 1971, 1972, 1973, 1974, 1979, 1980), Ríos (1994, 2009), Scarabino (2003 a y b, 2004), Scarabino & Zaffaroni (2004), Arruda et al. (2006), Scarabino et al. (2006 a y b; 2015), referencias en Rojas (2007), Mikkelsen & Bieler (2008), Rosenberg (2009), Rosenberg et al. (2009), Huber (2010a), Rubio et al. (2011) y Forcelli & Narosky (2015).

Mediante los datos obtenidos se construyeron gráficas con los rangos geográficos de las especies halladas en cada asociación. Algunos taxones identificados únicamente a nivel de género o familia no fueron incluidos en los gráficos dado que las posibles especies correspondientes a estos taxones eran muy numerosas y tenían distribuciones sin solapamiento. Sin embargo, para algunos taxones de especial interés determinados a nivel de género se optó por ubicar el límite austral a la latitud más alta alcanzada por alguna de sus especies.

4.4.1. Taxones de aguas cálidas

La presencia de aquellos taxones de moluscos de aguas cálidas que se hallaron en los depósitos cuaternarios pero que no viven hoy en la costa uruguaya (extralimitales según Roy et al., 1995) fue analizada con mayor detalle, dado su potencial para la reconstrucción paleoambiental (e.g. Martínez et al., 2006; Rojas, 2007). En este sentido, fue considerada la representatividad de estas especies en relación al resto en cada localidad, mediante el cálculo de porcentajes. Asimismo, se estableció la proporción de taxones de aguas cálidas en cada límite de distribución para cada asociación pleistocena. Se revisó a través de fuentes bibliográficas la presencia de estas especies en depósitos coetáneos de Argentina y Brasil, para así determinar la distribución alcanzada por éstas a escala regional.

CRÉDITOS

La Lic. Mariana Demicheli procesó las muestras del Puerto de Nueva Palmira (excepto la PNP1B) y realizó el análisis preliminar de la composición taxonómica de los moluscos presentes, su diversidad, distribución en el yacimiento y análisis paleoecológico. Los resultados obtenidos formaron parte de su trabajo final (Demicheli, 2015) correspondiente a la Licenciatura en Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, bajo la orientación de la autora de esta tesis.

CAPÍTULO IV

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1. COMPOSICIÓN LITOLÓGICA Y OBSERVACIONES TAFONÓMICAS

En la figura IV-1 se presentan las secciones estratigráficas de cada depósito pleistoceno analizado. Los asteriscos corresponden a los niveles de donde provienen las muestras colectadas.

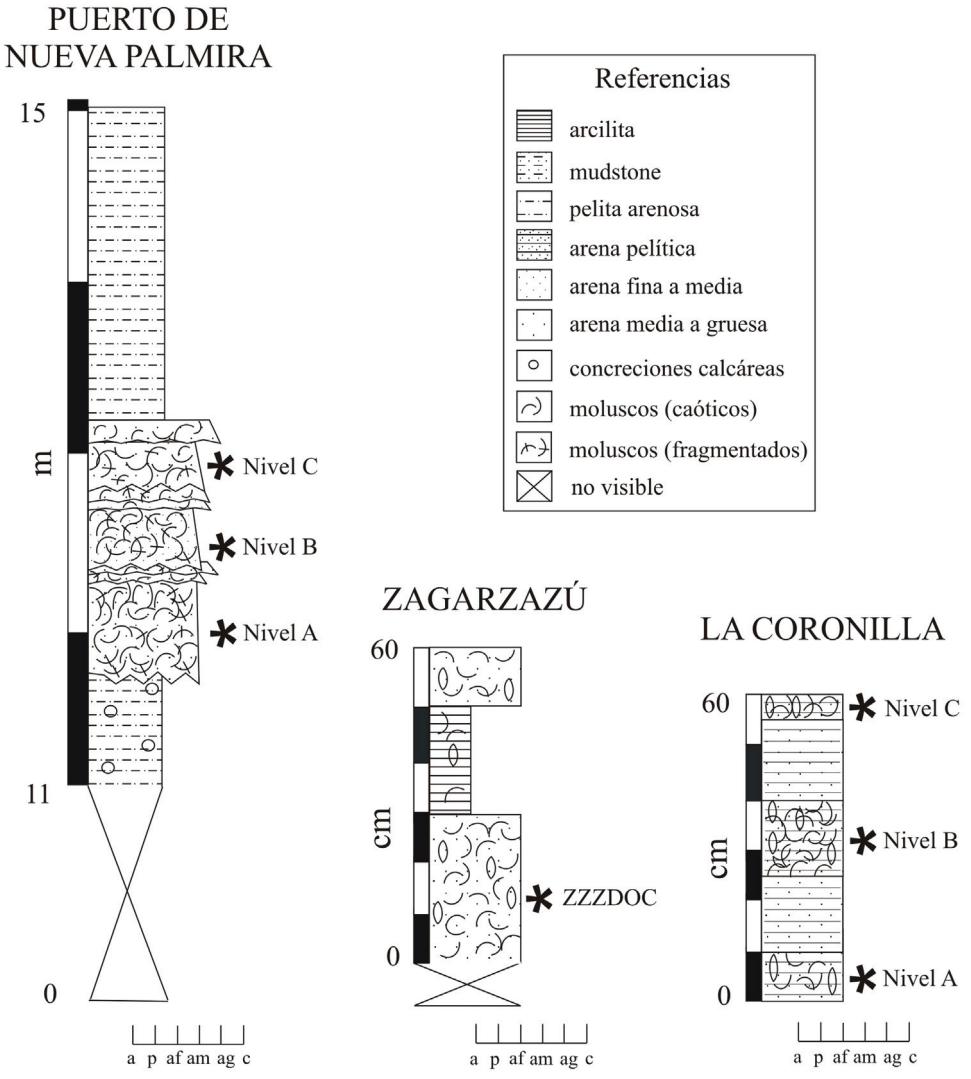


Figura IV-1. Secciones estratigráficas de los depósitos pleistocenos estudiados.

1.1. Puerto de Nueva Palmira

Las muestras tomadas en este depósito presentaron una matriz de arena media a gruesa, en general con la presencia de clastos polimícticos de tamaño variable (de grava fina a muy gruesa). Esta matriz era bastante abundante en la mayoría de las muestras. Ocasionalmente, en algunas de las muestras se hallaron bloques (en general con un tamaño no mayor a 8 cm) de conchillas aglomeradas y cementadas que no fue posible procesar. Las conchillas se hallaron densamente empaquetadas y su estado de preservación resultó variable. Fue extremadamente poco frecuente hallar bivalvos articulados (representados por menos de 5 ejemplares de *Macoma constricta* y *Tagelus plebeius*). La gran mayoría de los individuos se hallaron entonces desarticulados y la fragmentación resultó muy frecuente. Excepcionalmente fue posible hallar algunas valvas bien preservadas de especies con conchillas frágiles (e.g., *Bushia rushii* y *Macoma constricta*). Respecto al estado de la superficie externa de los especímenes, el grado de abrasión resultó variable aunque no fue posible identificar conchillas con su superficie intacta. Muchas conchillas mostraron roturas frescas y bordes angulosos, otras presentaban sus bordes redondeados y gastados y en otras, el desgaste resultó tan importante que su tamaño original fue notoriamente disminuido o sus rasgos fueron notoriamente eliminados, al extremo de dificultar o impedir su determinación.

En general las muestras incluyeron ejemplares de diferentes tamaños, aunque esta asociación resultó la que incluyó menor cantidad de micromoluscos. Asimismo, los microgasterópodos se hallaron frecuentemente en peor estado de preservación. Respecto a la proporción de valvas derechas e izquierdas de las especies de bivalvos más representadas, en el caso de *Ostrea equestris*, la valva más frecuente resultó ser la derecha (salvo en la muestra PNP4C), habiéndose hallado la diferencia más grande en la muestra PNP1A donde la proporción es el doble. En el caso de otros bivalvos abundantes (*Mactra isabelleana* y *Anomalocardia brasiliana*), no se verificaron diferencias tan notorias en la representación entre ambas valvas (tablas IV-4 a IV-11).

1.2. Zagarzazú

Las muestras tomadas en este depósito presentaron una matriz de arena muy fina a fina, friable, ocasionalmente con clastos polimícticos tamaño grava muy fina. La matriz

resultó abundante en todas las muestras. En algunas de ellas se hallaron fragmentos de *beach-rocks*, acúmulos de conchillas cementadas entre sí y con sedimento.

La preservación de las conchillas resultó muy buena en general. Fue frecuente encontrar ejemplares con las valvas conjugadas (*Tagelus plebeius*, *Macoma constricta*, *Mactra isabelleana*, *Anomalocardia brasiliana*). La mayoría de los ejemplares se hallaron enteros, aunque los ejemplares de mayor tamaño como los de *Cyrtopleura costata* se encontraron fragmentados (salvo los registrados en posición de vida en el afloramiento, Lámina II-F). La fragmentación se verificó especialmente en taxones con conchillas delgadas y frágiles. Fue prácticamente nula la presencia de especímenes con signos de abrasión. Las conchillas presentaron sus bordes filosos y en caso de estar fragmentados, los puntos de rotura no se hallaron redondeados.

Respecto a tamaños, en general predominaron los medianos, especialmente para *Mactra isabelleana* (< 3 cm), una de las especies más abundantes. También se registraron micromoluscos y juveniles de algunas especies (e.g. *Anomalocardia brasiliana*, *Laevicardium* sp., *Pitar rostratus*).

En cuanto a la proporción de valvas derechas e izquierdas en las especies de bivalvos más frecuentes, esta resultó similar en todas las muestras. La diferencia más marcada se observó en la muestra ZZZDOC9, donde el número de valvas izquierdas de *Ostrea equestris* multiplicó por 20 al de valvas derechas (tablas IV-12 a IV-17).

1.3. La Coronilla

Las muestras provenientes de este depósito presentan una litología conformada por arena fina con un importante contenido pelítico. El color de esta matriz es gris-verdoso y es muy abundante en todas las muestras. El contenido arenoso tiende a disminuir hacia la vertical.

El estado de conservación de las conchillas es en general muy bueno aunque es importante la presencia de pequeños fragmentos indeterminables (*shell debris*). Es muy frecuente hallar especímenes con valvas articuladas (*Tagelus plebeius*, *Mactra isabelleana*, *Atrina seminuda*, *Trachycardium muricatum*, *Anomalocardia brasiliana*, *Corbula caribaea*, *Juliacorbula aequivalvis*, *Tellina gibber*, *Ostrea puelchana*, *Ostrea equestris*). Los ejemplares recuperados en general se encuentran enteros, aún los

ejemplares más grandes (*Ostrea puelchana*, *Atrina seminuda*), los cuales no son para nada frecuentes. La fragmentación se verificó sobre todo en taxones con conchillas delgadas y frágiles (e.g. *Macoma uruguayensis*, *Bulla occidentalis*, *Barnea lamellosa*) y en taxones epifaunales (e.g. *Bostrycapulus odites*, *Tegula patagonica*, *Plicatula gibbosa*, *Brachidontes* sp.), excepto la especie más abundante (*Ostrea equestris*). Es prácticamente nula la presencia de especímenes con signos de abrasión. Las conchillas presentan sus bordes filosos y en caso de estar fragmentados, los puntos de rotura no están redondeados. El *shell-debris* no presenta signos de abrasión.

Respecto a los tamaños representados, en general predominan los tamaños pequeños de especies medianas, muy notorio en la especie predominante *Ostrea equestris* (en general < 3 cm) así como también en otras, como *Mactra guidoi*, *Pitar rostratus*, *Chione subrostrata* o *Anomalocardia brasiliana* (< 2 cm). Además, la mayoría de los taxones que integran esta asociación son micromoluscos.

En cuanto a la proporción de valvas izquierdas y derechas en la especie más abundante, el número de valvas derechas de *O. equestris* en todas las muestras duplica a las izquierdas, salvo en la muestra LC14C que la relación es algo mayor. En los bivalvos que siguen en abundancia, la relación de valvas tiende a ser más similar (tablas IV-18 a IV-24).

2. LOS DEPÓSITOS MARINOS PLEISTOCENOS EN EL MARCO LITOESTRATIGRÁFICO FORMAL

Como fuera expuesto en el Capítulo II, la identificación de las formaciones Chuy y Villa Soriano en el campo y la asignación de los fósiles hallados en diferentes afloramientos a una u a otra, resulta problemático debido a que sus definiciones litológicas son amplias y coincidentes (Martínez & Ubilla, 2004; Ubilla & Martínez, 2016). Otros criterios han sido propuestos para diferenciarlas (contenido paleontológico, unidades suprayacentes, edad) y los problemas persisten. Como se mencionó anteriormente, la Formación Villa Soriano se caracterizaría por contener abundantes conchillas de moluscos y sedimentos actuales o suelos por encima. La Formación Chuy se caracteriza por estar cubierta por depósitos pleistocenos de origen continental y según

el criterio adoptado por Ubilla & Martínez (2016), también contiene moluscos en algunas localidades.

El depósito del Puerto de Nueva Palmira presenta abundantes moluscos y subyace a sedimentos cuaternarios continentales (Figura IV-1) por lo que podría corresponder a la Formación Chuy, tal como lo formalizan Ubilla & Martínez (2016) aunque ya planteado anteriormente (ver Preciozzi et al., 1988). Los depósitos de Zagarzazú y La Coronilla presentan abundante contenido fosilífero, mientras que por encima sólo se hallarían sedimentos actuales (quizás los estratos suprayacentes fueron erosionados), pudiendo corresponder a la Formación Villa Soriano. La situación del depósito de La Coronilla fue notado por Ubilla & Martínez (2016). Sin embargo, a pocos cientos de metros en el Canal Andreoni, se han hallado restos de megafauna cuaternaria en sedimentos que podrían asignarse a la Formación Dolores (Ubilla et al., 2014). La relación entre estos sedimentos y los que conforman el depósito marino de La Coronilla aquí estudiado, no ha sido analizado. Por otro lado, arcillas verdes como las que integran el depósito de Zagarzazú, han sido incluidas dentro de la Formación Chuy y no dentro de la Formación Villa Soriano.

Si se considera únicamente el criterio litológico (incluyendo la presencia de fósiles como clastos), los depósitos marinos pleistocenos analizados en esta tesis podrían incluirse en cualquiera de las dos unidades formales (por ejemplo, incluyendo arcillas verdes a la composición litológica de la Formación Villa Soriano).

Si se consideran los sedimentos que suprayacen a estos depósitos, el Puerto de Nueva Palmira y eventualmente La Coronilla, corresponderían a la Formación Chuy, mientras que Zagarzazú representaría a la Formación Villa Soriano.

Si se considera la edad de los depósitos a correspondencia estratigráfica, los tres pertenecen a la Formación Chuy.

Esto demuestra que existen serias dificultades en la identificación y diferenciación de las unidades litoestratigráficas formales tal cual están consideradas actualmente. Por ende, es necesario establecer un sistema estratigráfico práctico y aplicable. Por este motivo es que al momento se ha preferido considerar las inferencias paleoecológicas, paleoambientales y paleobiogeográficas en referencia a la ubicación geográfica de los afloramientos y a su edad numérica, y evitar asignarlos a una unidad litoestratigráfica en particular (ver Rojas, 2007).

3. COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA I: BIVALVOS Y GASTERÓPODOS

3. 1. Revisión de ejemplares de trabajos anteriores

La revisión de los ejemplares previamente depositados en la Colección Paleontológica (Invertebrados Fósiles) de la Facultad de Ciencias que figuran en Martínez et al. (2001) y Rojas (2007) dio como resultado que algunos de ellos fueran re-determinados.

Los materiales re-determinados correspondientes al Puerto de Nueva Palmira se detallan en la tabla IV-1.

Tabla IV-1. Revisión de especímenes del Puerto de Nueva Palmira.

Fuente	Determinación original	Determinación actualizada
Martínez et al. (2001)	*Crepidula* sp.	*Bostrycapulus odites*
Rojas (2007)	*Crassostrea* sp.	*Ostrea equestris*
Rojas (2007)	Odostomidae indet.	*Bittiolum varium*
Rojas (2007)	*Olivella* sp.	Gastropoda indet.
Rojas (2007)	*Marshallora* sp.	*Triphora* cf. *T. medinae*
Rojas (2007)	*Cyrtopleura* sp.	*Barnea lamellosa*

El ejemplar originalmente asignado a *Olivella* sp. se encuentra demasiado roto y gastado como para realizar una determinación a nivel de género o especie; por ello es aquí considerado un gasterópodo indeterminado. Por otro lado, la comparación de los ejemplares originalmente asignados a *Cyrtopleura* sp. fueron determinados a nivel específico como *Barnea lamellosa* al ser comparados con materiales más completos en las muestras procesadas en esta tesis.

Los materiales revisados correspondientes a la asociación de Zagarzazú se detallan en la tabla IV-2.

Tabla IV-2. Revisión de especímenes de Zagarzazú.		
Fuente	**Determinación original**	**Determinación actualizada**
Rojas (2007)	*Crepidula* sp.	*Bostrycapulus odites*
Rojas (2007)	*Turbonilla uruguayensis*	*Turbonilla* sp.
Rojas (2007)	*Cyrtopleura* sp.	*Cyrtopleura costata*

El ejemplar originalmente asignado a *Turbonilla uruguayensis* está demasiado desgastado como para poder asignarlo a una especie de *Turbonilla* conocida. La comparación de los ejemplares asignados en Rojas (2007) originalmente a *Cyrtopleura* sp. con nuevos y más completos materiales aquí identificados como *Cyrtopleura costata*, permitieron reconocer que aquellos corresponden a esta especie.

Los materiales revisados provenientes de La Coronilla se listan en la tabla IV-3.

Tabla IV-3. Revisión de especímenes de La Coronilla.		
Fuente	**Determinación original**	**Determinación actualizada**
Martínez et al. (2001) y Rojas (2007)	*Chrysallida gemmulosa*	*Fargoa bushiana*
Martínez et al. (2001)	*Turbonilla americana*	*Turbonilla multicostata*
Martínez et al. (2001)	*Abra uruguayensis*	*Abra aequalis*
Martínez et al. (2001) y Rojas (2007)	*Clausinella gayi*	*Transennella* sp.
Rojas (2007)	*Nucula* sp.	*Ennucula uruguayensis*
Rojas (2007)	*Lucapinella* sp.	*Lucapinella henseli*
Rojas (2007)	*Adrana* sp.	*Adrana patagonica*
Rojas (2007)	*Pitar* sp.	*Pitar* cf. *P. palmeri*
Rojas (2007)	*Crassinella* sp.	*Crassinella lunulata*

Rojas (2007)	*Cardiomya* sp.	*Cardiomya cleryana*
Rojas (2007)	*Tellina* sp.	*Merisca martinicensis*
Rojas (2007)	*Odontocymbiola* sp.	*Zidona dufresnei*
Rojas (2007)	*Eulima* sp.	*Melanella* sp.

Los materiales que fueran asignados a *Tawera gayi* (como *Clausinella gayi*) corresponden a otro venérido del género *Transennella*, ya que dichos especímenes carecen del borde ventral dentado característico del género *Tawera* y poseen en su lugar, líneas oblícuas, carácter típico del género *Transennella*. Los ejemplares correspondientes a *Nucula* sp. pertenecen a la especie *Ennucula uruguayensis*, la cual, a pesar de haber sido sinonimizada con *Ennucula puelcha*, se mantiene en esta tesis como una especie válida en base a las observaciones reportadas por Scarabino et al. (2006b). El hallazgo de nuevos ejemplares así como la revisión de los materiales originales, permitió asignar a nivel de especie el resto de los materiales previamente determinados solo a nivel genérico.

Por otro lado, aquellos materiales clasificados como *Heleobia australis* en los trabajos anteriores, se incluyen aquí como *Heleobia* cf. *H. australis* debido a la dificultad que existe para identificar las especies del género utilizando solamente la conchilla.

3.2. Resultados de las nuevas muestras analizadas

El procesamiento de las muestras seleccionadas en las localidades pleistocenas determinó el registro de 92.896 ejemplares de bivalvos y gasterópodos. De ellos, 20.045 corresponden al depósito del Puerto de Nueva Palmira; 18.805 al depósito del balneario Zagarzazú y 54.032 a la asociación de La Coronilla.

El total de ejemplares se distribuye en 126 taxones determinados más comúnmente a nivel de especie, género o familia en uno de los casos. De ellos, 62 corresponden a bivalvos y 64 corresponden a gasterópodos. En la asociación del Puerto de Nueva Palmira se registraron 52 taxones; 32 ocurrieron en Zagarzazú y 111 se hallaron en la asociación de La Coronilla (Apéndice I).

3.2.1. Puerto de Nueva Palmira

A continuación se presentan los taxones hallados así como su abundancia respectiva en cada una de las muestras analizadas.

PNP1A

La tabla IV-4 contiene las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-2 presenta los valores de aquellas más representativas de esta muestra. En ambas se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, cercano al 50% de la muestra. Es seguida por *Mactra isabelleana* y *Anomalocardia brasiliana*. Con porcentajes inferiores al 5% se encuentran *Pitar rostratus*, *Tagelus plebeius*, *Heleobia* cf. *australis* y *Bostrycapulus odites*.

Tabla IV-4. Composición taxonómica de la muestra PNP1A.

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	N° ejemplares	Porcentaje
7097	*Ostrea equestris*	424	965	965	47,28
7110	*Mactra isabelleana*	519	491	519	25,43
7111	*Anomalocardia brasiliana*	315	304	315	15,43
7101	*Pitar rostratus*	64	54	64	3,14
7099	*Tagelus plebeius*	33	25	33	1,62
7114	*Heleobia* cf. *H. australis*			28	1,37
7107	*Bostrycapulus odites*			23	1,13
7102	*Corbula caribaea*	14	15	15	0,73
7113	*Bittiolum varium*			12	0,59
7122	*Macoma constricta*	10	12	12	0,59
7128	*Tellina gibber*	5	9	9	0,44
7100	*Chione subrostrata*	4	7	7	0,34
7106	*Diodora patagonica*			4	0,20
7098	*Donax* sp.	4	3	4	0,20
7117	*Lunarca ovalis*	0	4	4	0,20
7109	*Stramonita haemastoma*			4	0,20
7105	*Buccinanops globulosus*			3	0,15
7124	*Odostomia* sp.			3	0,15
7112	*Iselica anomala*			3	0,15

7103	*Noetia bisulcata*	0	2	2	0,10
7118	*Phlyctiderma semiaspera*	0	2	2	0,10
7120	*Barnea lamellosa*			1	0,05
7104	*Brachidontes* sp.			1	0,05
7127	*Costoanachis sertulariarum*			1	0,05
7125	*Cylichna bidentata*			1	0,05
7123	*Erodona mactroides*	1	1	1	0,05
7126	*Finella dubia*			1	0,05
7116	*Gouldia cerina*			1	0,05
7130	*Limaria* sp.			1	0,05
7115	*Nucula semiornata*			1	0,05
7119	*Plicatula gibbosa*			1	0,05
				2041	

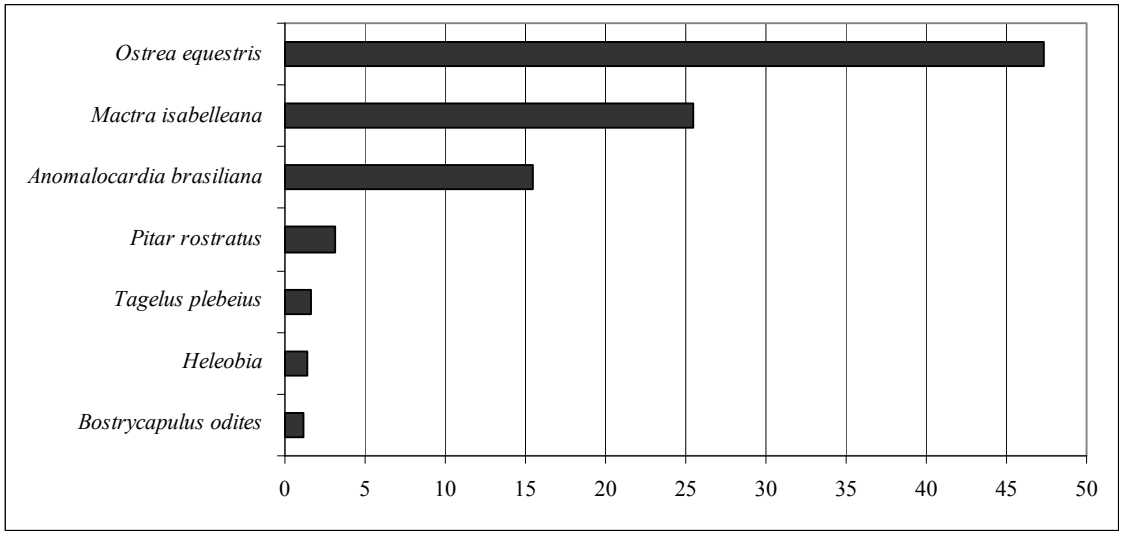


Figura IV-2. Porcentaje de los taxones más abundantes en la muestra PNP1A.

PNP3A

La tabla IV-5 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-3 presentan los valores de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, cercano al 50% de la muestra. Es seguida por *Anomalocardia brasiliana* y *Mactra isabelleana*. Con porcentajes inferiores al 3% y superiores al 1% se encuentran *Pitar rostratus*, *Tagelus plebeius*, *Bostrycapulus odites* y *Corbula caribaea*.

Tabla IV-5. Composición taxonómica de la muestra PNP3A					
FCDPI	**Taxones**	**Valvas izq.**	**Valvas der.**	**N° ejemplares**	**Porcentaje**
6516	*Ostrea equestris*	1002	1591	1591	44,42
6519	*Anomalocardia brasiliana*	918	831	918	25,63
6517	*Mactra isabelleana*	581	618	618	17,25
6504	*Pitar rostratus*	96	88	96	2,68
6518	*Tagelus plebeius*	79	65	79	2,21
6514	*Bostrycapulus odites*			66	1,84
6507	*Corbula caribaea*	28	42	42	1,17
6532	*Heleobia* cf. *H. australis*			33	0,92
6506	*Tellina gibber*	30	25	30	0,84
6510	*Brachidontes* sp.	17	20	20	0,56
6511	*Macoma constricta*	14	12	14	0,39
6528	*Bittiolum varium*			13	0,36
6509	*Bushia rushii*	10	10	10	0,28
6505	*Chione subrostrata*	9	8	9	0,25
6530	*Donax* sp.	1	5	5	0,14
6520	*Stramonita haemastoma*			5	0,14
6512	*Diodora patagonica*			4	0,11
6503	*Lunarca ovalis*	4	4	4	0,11
6526	*Cylichna bidentata*			3	0,08
6522	*Erodona mactroides*	3	2	3	0,08
6531	*Acteocina candei*			2	0,06
6513	*Buccinanops globulosus*			2	0,06
6534	*Cerithiopsis fusiformis*			2	0,06
6515	*Nassarius* cf. *N. vibex*			2	0,06
6533	*Phlyctiderma semiaspera*	2	2	2	0,06
6542	*Triphora cf. T. medinae*			2	0,06
6508	*Barnea lamellosa*			1	0,03
6536	*Boonea jadisi*			1	0,03
6524	*Felaniella* cf. *F. vilardeboana*	1	0	1	0,03
6523	*Gouldia cerina*	0	1	1	0,03
6525	*Nucula semiornata*	0	1	1	0,03
6529	*Plicatula gibbosa*			1	0,03
6527	*Turbonilla multicostata*			1	0,03
				3582	

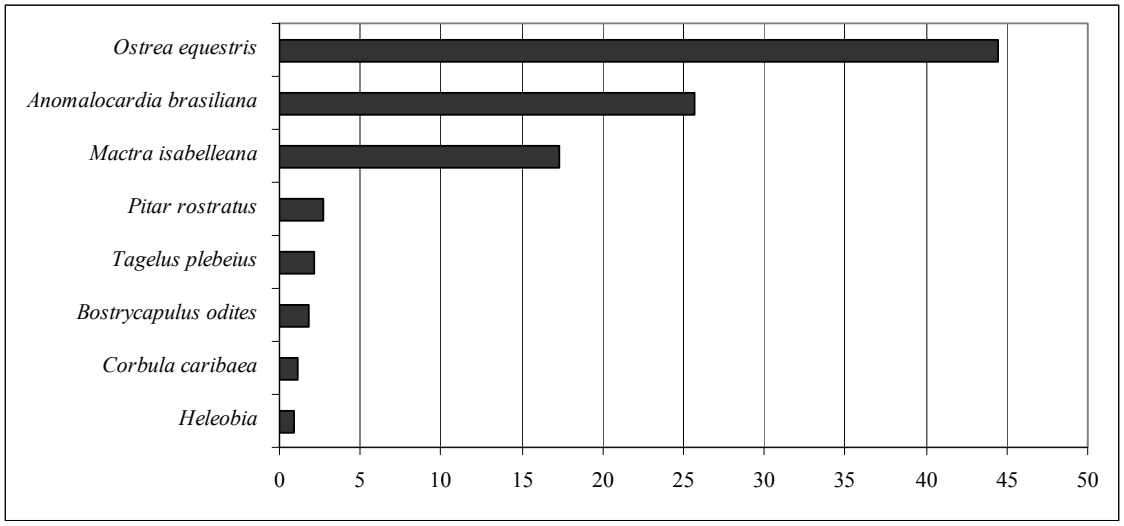


Figura IV-3. Porcentaje de los taxones más abundantes de la muestra PNP3A.

PNP4A

La tabla IV-6 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-4 presenta los valores de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, cercano al 50% de la muestra. Es seguida por *Anomalocardia brasiliana* y *Mactra isabelleana*. Con porcentajes entre el 3% y el 1% se encuentran *Pitar rostratus*, *Tagelus plebeius*, *Bostrycapulus odites*, *Corbula caribaea*, *Tellina gibber* y *Bittiolum varium*.

Tabla IV-6. Composición taxonómica de la muestra PNP4A

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	N° ejemplares	Porcentaje
6798	*Ostrea equestris*	831	1084	1084	49,01
6800	*Anomalocardia brasiliana*	476	408	476	21,52
6799	*Mactra isabelleana*	281	264	281	12,70
6810	*Pitar rostratus*	66	73	73	3,30
6813	*Tagelus plebeius*	71	66	71	3,21
6801	*Bostrycapulus odites*			54	2,44
6831	*Corbula caribaea*	21	27	27	1,22
6823	*Tellina gibber*	25	25	25	1,13
6826	*Bittiolum varium*			24	1,08
6825	*Heleobia* cf. *H. australis*			18	0,81
6808	*Macoma constricta*	13	11	13	0,59

6809	*Chione subrostrata*	6	12	12	0,54
6802	*Stramonita haemastoma*			8	0,36
6806	*Bushia rushii*	7	4	7	0,32
6824	*Erodona mactroides*	3	7	7	0,32
6827	*Diodora patagonica*			6	0,27
6811	*Lunarca ovalis*	2	3	3	0,14
6819	*Donax* sp.	3	2	3	0,14
6804	*Noetia bisulcata*	2	1	2	0,09
6829	*Buccinanops globulosus*			2	0,09
6823	*Phlyctiderma semiaspera*	2	1	2	0,09
6521	*Iselica anomala*			1	0,05
6805	*Barnea lamellosa*			1	0,05
6812	*Brachidontes* sp.			1	0,05
6814	*Siphonaria lessoni*			1	0,05
6815	*Cerithiopsis fusiformis*			1	0,05
6816	*Nucula semiornata*			1	0,05
6817	*Gouldia cerina*	1	1	1	0,05
6820	*Laevicardium* sp.	0	1	1	0,05
6821	*Epitonium* sp.			1	0,05
6822	*Cylichna bidentata*			1	0,05
6828	*Littoraria flava*			1	0,05
6832	*Triphora* cf. *T. medinae*			1	0,05
6833	*Parvanachis* sp.			1	0,05
6834	*Limaria* sp.			1	0,05
				2212	

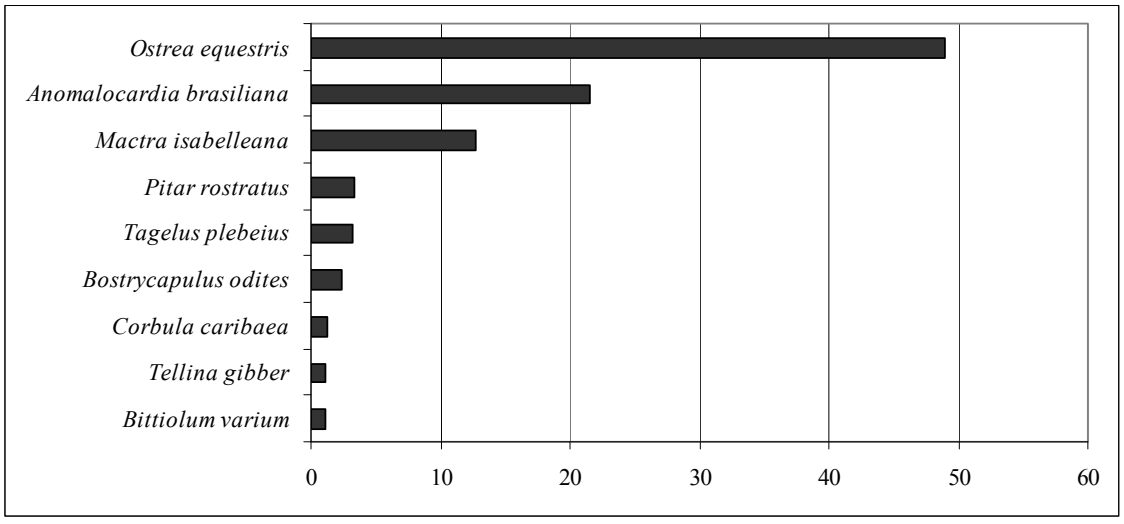


Figura IV-4. Pocentaje de los taxones más abundantes de la muestra PNP4A.

PNP6A

La tabla IV-7 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-5 presenta los valores de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, superando el 40% de la muestra. A esta especie le siguen *Anomalocardia brasiliana* y *Mactra isabelleana*. Con porcentajes entre el 3% y el 1% se encuentran *Pitar rostratus*, *Tagelus plebeius*, *Tellina gibber* y *Bostrycapulus odites*.

Tabla IV-7. Composición taxonómica de la muestra PNP6A.

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	N° ejemplares	Porcentaje
7156	*Ostrea equestris*	1240	1509	1509	42,42
7158	*Anomalocardia brasiliana*	1220	1203	1220	34,30
7157	*Mactra isabelleana*	364	423	423	11,89
7168	*Tagelus plebeius*	71	107	107	3,01
7166	*Pitar rostratus*	69	54	69	1,94
7164	*Tellina gibber*	43	25	43	1,21
7174	*Bostrycapulus odites*			42	1,18
7175	*Corubula caribaea*	28	24	28	0,79
7176	*Bittiolum varium*			28	0,79
7177	*Heleobia* cf. *H. australis*			20	0,56
7159	*Bushia rushii*	10	9	10	0,28
7160	*Macoma constricta*	9	8	9	0,25
7169	*Lunarca ovalis*	3	7	7	0,20
7171	*Stramonita haemastoma*			5	0,14
7189	*Diodora patagonica*			4	0,11
7178	*Donax* sp.	4	0	4	0,11
7179	*Erodona mactroides*	3	4	4	0,11
7162	*Gouldia cerina*	3	1	3	0,08
7173	*Buccinanops globulosus*			3	0,08
7180	*Acteocina candei*			3	0,08
7184	*Phlyctiderma semiaspera*	3	1	3	0,08
7186	*Chione subrostrata*	2	3	3	0,08
7182	*Felaniella* cf. *F. vilardeboana*	2	1	2	0,06
7161	*Trachycardium muricatum*	1	0	1	0,03
7163	*Noetia bisulcata*	1	0	1	0,03

7165	*Barnea lamellosa*			1	0,03
7167	*Brachidontes* sp.			1	0,03
7181	*Nucula semiornata*			1	0,03
7183	*Odostomia* sp.			1	0,03
7191	*Sphenia fragilis*			1	0,03
7187	*Iselica anomala*			1	0,03
				3557	

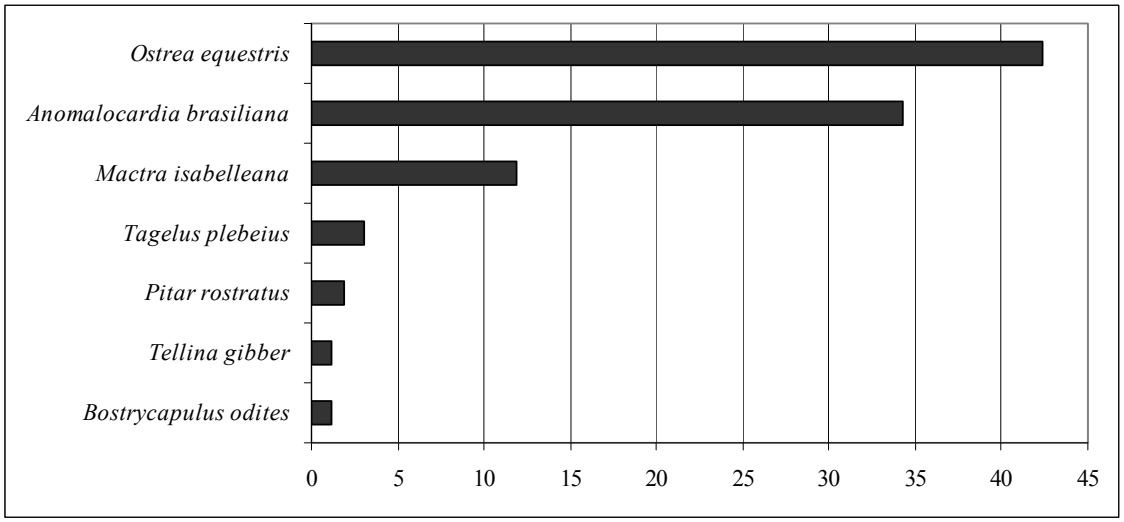


Figura IV-5. Porcentaje de los taxones más abundantes de la muestra PNP6A.

PNP1B

La tabla IV-8 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-6 presenta los valores de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, superando el 45% de la muestra. Es seguida por *Mactra isabelleana* y *Anomalocardia brasiliana*. Con porcentajes entre casi el 4% y el 1% se encuentran *Pitar rostratus*, *Heleobia* cf. *H. australis*, *Corbula caribaea* y *Tagelus plebeius*.

Tabla IV-8. Composición taxonómica de la muestra PNP1B.

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	N° ejemplares	Porcentaje
7629	*Ostrea equestris*	566	948	948	45,86
7620	*Mactra isabelleana*	689	581	689	33,33
7627	*Anomalocardia brasiliana*	172	145	172	8,32
7628	*Pitar rostratus*	80	62	80	3,87

7636	*Heleobia* cf. *H. australis*			41	1,98
7649	*Corbula caribaea*	33	36	36	1,74
7626	*Tagelus plebeius*	21	16	21	1,02
7630	*Chione subrostrata*	19	15	19	0,92
7639	*Tellina gibber*	8	5	8	0,39
7635	*Bittiolum varium*			7	0,34
7640	*Macoma constricta*	6	4	6	0,29
7624	*Diodora patagonica*			5	0,24
7642	*Barnea lamellosa*	4	4	4	0,19
7625	*Bostrycapulus odites*			3	0,15
7638	*Donax* sp.	3	2	3	0,15
7647	*Gouldia cerina*	3	2	3	0,15
7633	*Iselica anomala*			3	0,15
7637	*Phlyctiderma semiaspera*	1	3	3	0,15
7631	*Cylichna bidentata*			2	0,10
7645	*Erodona mactroides*	2	1	2	0,10
7622	*Lunarca ovalis*	2	2	2	0,10
7623	*Stramonita haemastoma*			2	0,10
7646	*Brachidontes* sp.			1	0,05
7648	*Juliacorbula aequivalvis*	1	0	1	0,05
7641	*Cyrtopleura* sp.			1	0,05
7644	*Felaniella* cf. *F. vilardeboana*	0	1	1	0,05
7634	*Limaria* sp.			1	0,05
7621	*Mactra guidoi*	1	1	1	0,05
7643	*Siphonaria lessoni*			1	0,05
7632	*Triphora* cf. *T. medinae*			1	0,05
				2067	

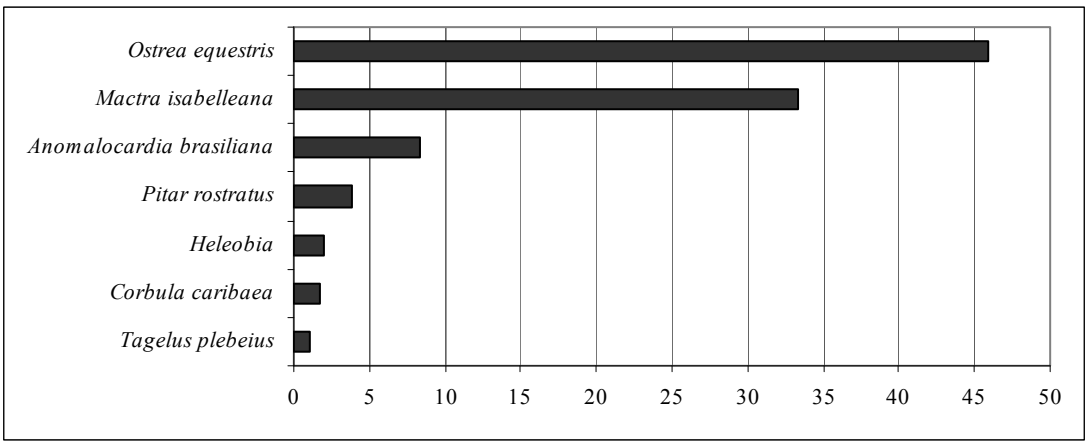


Figura IV-6. Porcentaje de los taxones más abundantes en la muestra PNP1B.

PNP3B

La tabla IV-9 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-7 representa los valores de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Mactra isabelleana* es el taxón más abundante, superando el 50% de la muestra. Es seguida por *Ostrea equestris* y *Anomalocardia brasiliana*. Con porcentajes entre el 5% y el 3% se encuentran *Heleobia* cf. *H. australis*, *Stramonita haemastoma* y *Pitar rostratus*.

Tabla IV-9. Composición taxonómica de la muestra PNP3B

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	N° ejemplares	Porcentaje
6550	*Mactra isabelleana*	36	49	49	52,13
6546	*Ostrea equestris*	15	15	15	15,96
6549	*Anomalocardia brasiliana*	4	8	8	8,51
6558	*Heleobia* cf. *H. australis*			5	5,32
6551	*Stramonita haemastoma*			3	3,19
6557	*Pitar rostratus*	1	3	3	3,19
6547	*Lunarca ovalis*	1	1	1	1,06
6548	*Tagelus plebeius*	0	1	1	1,06
6552	*Buccinanops globulosus*			1	1,06
6553	*Iselica anomala*			1	1,06
6554	*Chione subrostrata*	1	0	1	1,06
6555	*Corbula caribaea*	0	1	1	1,06
6556	*Macoma constricta*	1	0	1	1,06
6559	*Triphora* cf. *T. medinae*			1	1,06
6563	*Bittiolum varium*			1	1,06
6561	*Brachidontes* sp.			1	1,06
6562	*Phlyctiderma semiaspera*	0	1	1	1,06
				94	

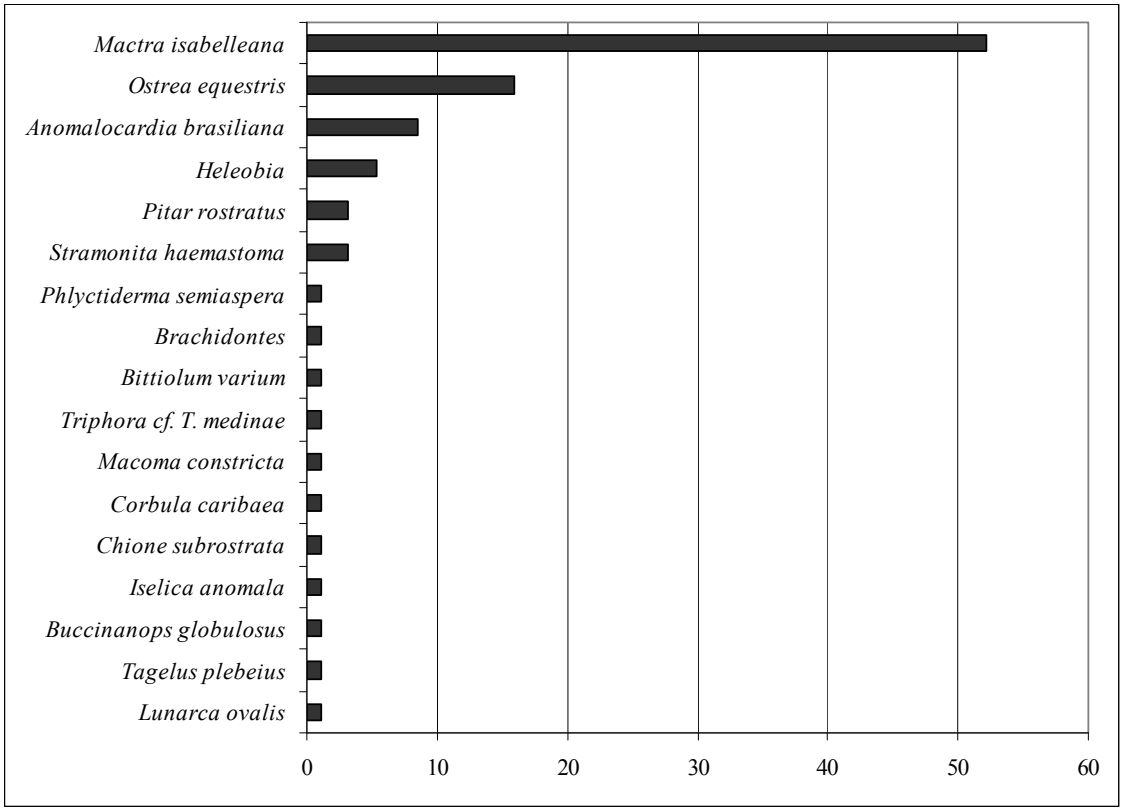


Figura IV-7. Porcentaje de los taxones más abundantes en la muestra PNP3B.

PNP3C

La tabla IV-10 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-8 presenta los valores de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, cercano al 50% de la muestra. Es seguida por *Mactra isabelleana*. Con porcentajes entre el 4% y el 1% se encuentran *Bostrycapulus odites*, *Anomalocardia brasiliana*, *Pitar rostratus*, *Heleobia* cf. *H. australis*, *Bittiolum varium*, *Corbula caribaea* y *Chione subrostrata*.

Tabla IV-10. Composición taxonómica de la muestra PNP3C.

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	N° ejemplares	Porcentaje
6695	*Ostrea equestris*	1547	1844	1844	47,92
6696	*Mactra isabelleana*	1113	1033	1113	28,92
6698	*Bostrycapulus odites*			167	4,34
6707	*Anomalocardia brasiliana*	126	157	157	4,08

6706	*Pitar rostratus*	140	147	147	3,82
6722	*Heleobia* cf. *H. australis*			116	3,01
6718	*Bittiolum varium*			80	2,08
6697	*Corbula caribaea*	44	51	51	1,33
6705	*Chione subrostrata*	46	33	46	1,20
6709	*Tellina gibber*	28	20	28	0,73
6702	*Diodora patagonica*			13	0,34
6713	*Tagelus plebeius*	8	11	11	0,29
6729	*Cylichna bidentata*			10	0,26
6708	*Noetia bisulcata*	7	5	7	0,18
6711	*Donax* sp.	5	4	5	0,13
6721	*Parvanachis* sp.			5	0,13
6703	*Crepidula plana*			5	0,13
7131	*Crepidula protea*			5	0,13
6724	*Triphora* cf. *T. medinae*			4	0,10
6732	*Turbonilla* sp.			4	0,10
6714	*Cerithiopsis fusiformis*			3	0,08
6700	*Costoanachis sertulariarum*			2	0,05
6704	*Buccinanops globulosus*			2	0,05
6715	*Macoma constricta*	2	1	2	0,05
6716	*Odostomia* sp.			2	0,05
6728	*Limaria* sp.			2	0,05
6734	*Lunarca ovalis*	2	2	2	0,05
6761	*Boonea jadisi*			2	0,05
6537	*Stramonita haemastoma*			1	0,03
6543	*Felaniella vilardeboana*			1	0,03
6701	*Nassarius* cf. *N. vibex*			1	0,03
6710	*Erodona mactroides*	0	1	1	0,03
6712	*Brachidontes* sp.			1	0,03
6719	*Barnea lamellosa*			1	0,03
6720	*Tegula patagonica*			1	0,03
6723	*Nucula semiornata*	1	0	1	0,03
6725	*Iselica anomala*			1	0,03
6726	*Siphonaria lessoni*			1	0,03
6727	*Trachycardium muricatum*			1	0,03
6730	*Sphenia fragilis*	1	1	1	0,03
6733	*Littoraria flava*			1	0,03
				3848	

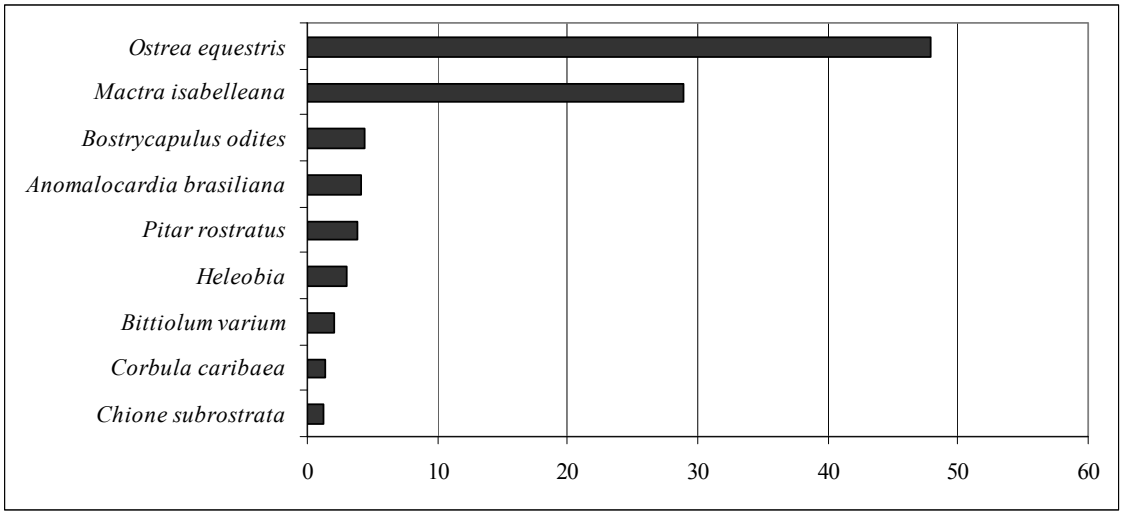


Figura IV-8. Porcentaje de los taxones más abundantes de la muestra PNP3C.

PNP4C

La tabla IV-11 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-9 presenta los valores de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, cercano al 60% de la muestra. Es seguida por *Mactra isabelleana*. Con porcentajes entre el 8% y el 1% se encuentran *Bostrycapulus odites*, *Anomalocardia brasiliana*, *Pitar rostratus* y *Heleobia* cf. *H. australis*.

Tabla IV-11. Composición taxonómica de la muestra PNP4C.

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	N° ejemplares	Porcentaje
6948	*Ostrea equestris*	1529	1182	1529	57,83
6947	*Mactra isabelleana*	597	603	603	22,81
6949	*Bostrycapulus odites*			208	7,87
6951	*Anomalocardia brasiliana*	70	62	70	2,65
6950	*Pitar rostratus*	64	69	69	2,61
6971	*Heleobia* cf. *H. australis*			52	1,97
6968	*Bittiolum varium*			21	0,79
6953	*Chione subrostrata*	17	19	19	0,72
6956	*Tagelus plebeius*	6	13	13	0,49
6952	*Noetia bisulcata*	10	6	10	0,38
6965	*Corbula caribaea*	7	10	10	0,38

6954	*Diodora patagonica*			5	0,19
6959	*Lunarca ovalis*	5	2	5	0,19
6967	*Acteocina candei*			5	0,19
6958	*Macoma constricta*	1	3	3	0,11
6955	*Crepidula plana*			2	0,08
6960	*Tellina gibber*	2	2	2	0,08
6970	*Erodona mactroides*	0	2	2	0,08
6974	*Odostomia* sp.			2	0,08
6975	*Cerithiopsis fusiformis*			2	0,08
6961	*Trachycardium muricatum*			1	0,04
6962	*Tegula patagonica*			1	0,04
6964	*Turbonilla* sp.			1	0,04
6969	*Iselica anomala*			1	0,04
6972	*Phlyctiderma semiaspera*			1	0,04
6973	*Donax* sp.	0	1	1	0,04
6976	*Costoanachis sertulariarum*			1	0,04
6977	*Buccinanops globulosus*			1	0,04
6978	*Stramonita haemastoma*			1	0,04
6979	*Lottia subrugosa*			1	0,04
6980	*Littoraria flava*			1	0,04
6957	*Brachidontes* sp.			1	0,04
				2644	

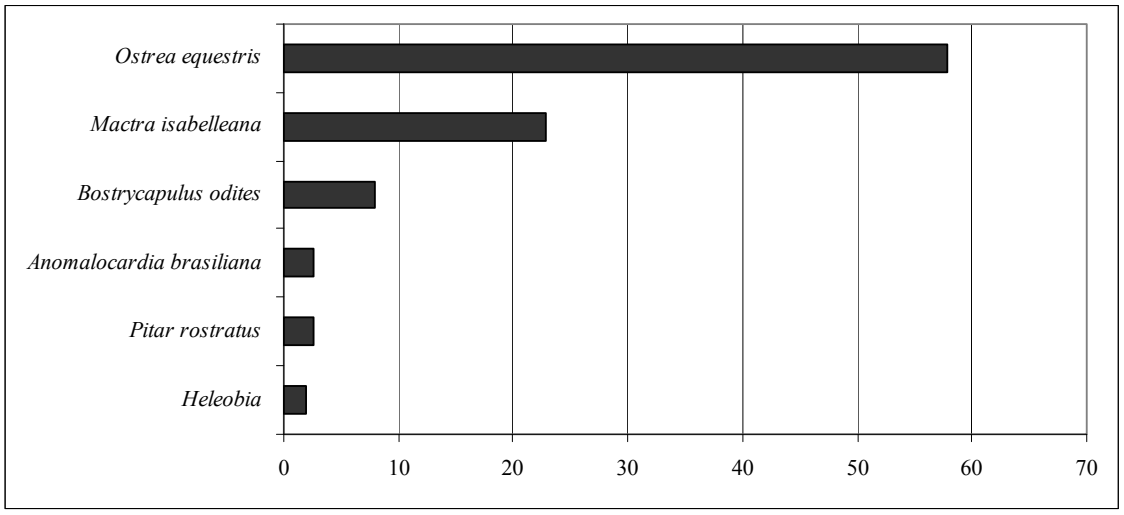


Figura IV-9. Porcentaje de los taxones más abundantes de la muestra PNP4C.

3.2.2. *Comparación de todas las muestras del Puerto de Nueva Palmira*

La figura IV-10 muestra la gráfica con los porcentajes alcanzados por los taxones en las siete muestras analizadas del Puerto de Nueva Palmira. A nivel general, la muestra más disímil es la PNP3B, lo cual podría explicarse por su menor tamaño. En el resto de las muestras, *Ostrea equestris* es el taxón más abundante. Los taxones que le siguen en abundancia son generalmente *Mactra isabelleana* y *Anomalocardia brasiliana* a pesar de que existen variaciones en el porcentaje alcanzado. *Pitar rostratus*, *Tagelus plebeius*, *Heleobia* cf. *australis* y *Bostrycapulus odites* son en general los taxones que siguen en abundancia. La mayor variación ocurre en aquellos taxones que se encuentran en porcentajes cercanos o inferiores al 1%.

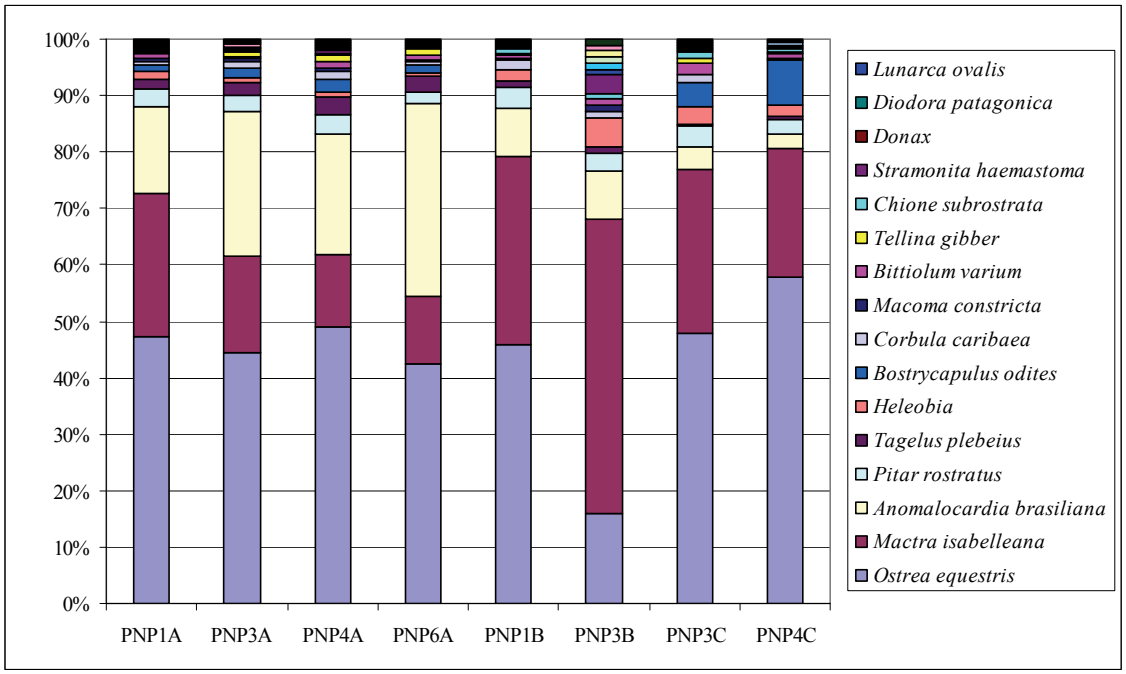


Figura IV-10. Comparativo de los porcentajes de los taxones más abundantes en las muestras del Puerto de Nueva Palmira.

3.2.3. Zagarzazú

A continuación se presentan los taxones hallados en este depósito, así como su abundancia respectiva en cada una de las muestras analizadas.

ZZZDOC1

La tabla IV-12 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-11 representa el porcentaje de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Heleobia* cf. *H. australis* es el taxón más abundante, cercano al 60% de la muestra. Es seguida por *Mactra isabelleana*, la cual supera el 30%. Con porcentajes menores al 3% y superior al 1% se encuentran *Cylichna bidentata* y *Anomalocardia brasiliana*.

Tabla IV-12. Composición taxonómica de la muestra ZZZDOC1.

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	Nº ejemplares	Porcentaje
6994	*Heleobia* cf. *H. australis*			2950	59,11
6985	*Mactra isabelleana*	1555	1663	1663	33,32
6996	*Cylichna bidentata*			136	2,72
6987	*Anomalocardia brasiliana*	116	109	116	2,32
6991	*Tellina gibber*	32	38	38	0,76
6986	*Tagelus plebeius*	23	15	23	0,46
6999	*Parvanachis* sp.			19	0,38
6993	*Pitar rostratus*	6	13	13	0,26
6988	*Macoma constricta*	8	7	8	0,16
6992	*Donax* sp.	0	5	5	0,10
6990	*Ostrea equestris*	5	0	5	0,10
6997	*Corbula caribaea*	2	4	4	0,08
7567	*Epitonium candeanum*			2	0,04
7000	*Epitonium georgettinum*			2	0,04
6998	*Laevicardium* sp.	0	2	2	0,04
7002	*Brachidontes* sp.			1	0,02
7006	*Cooperella riosi*	0	1	1	0,02
6989	*Cyrtopleura costata*			1	0,02
6995	*Nucula semiornata*	1	1	1	0,02
7001	*Turbonilla* sp.			1	0,02
				4991	

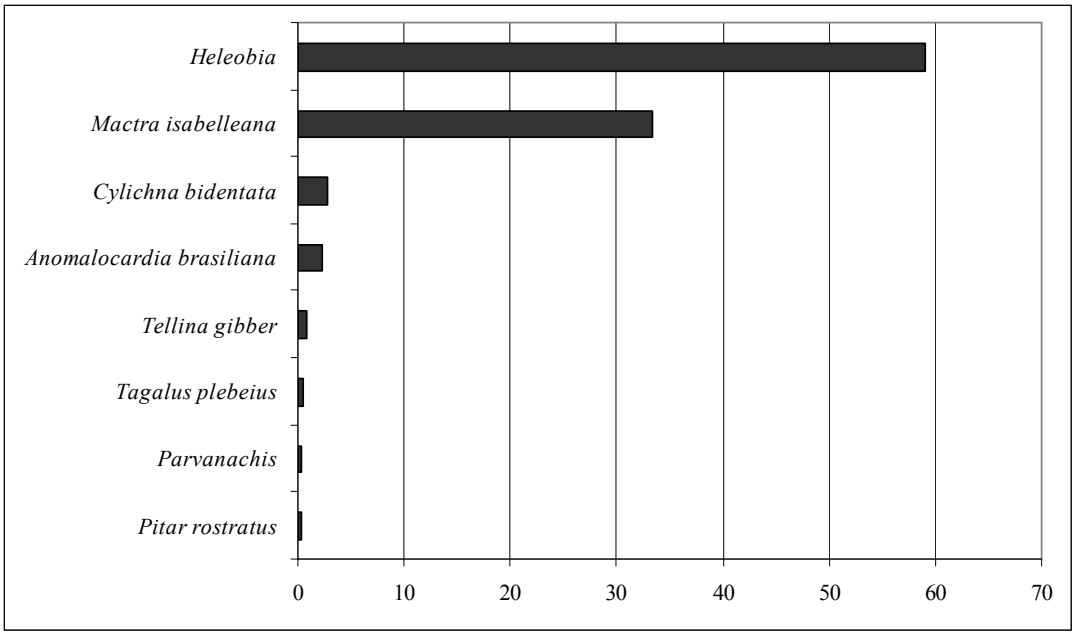


Figura IV-11. Porcentaje de los taxones más abundantes en la muestra ZZZDOC1.

ZZZDOC3

La tabla IV-13 muestra los taxones obtenidos en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-12 representa el porcentaje de los taxones más representativos de esta muestra. Se observa que *Heleobia* cf. *H. australis* es el taxón más abundante, superando el 50% de los individuos. Es seguida por *Mactra isabelleana*, cercana al 40%. Con porcentajes menores al 5% y superior al 1% se encuentran *Cylichna bidentata* y *Anomalocardia brasiliana*.

Tabla IV-13 Composición taxonómica de la muestra ZZZDOC3.

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	Nº ejemplares	Porcentaje
7032	*Heleobia* cf. *H. australis*			2334	51,59
7033	*Mactra isabelleana*	1581	1715	1715	37,91
7029	*Cylichna bidentata*			205	4,53
7017	*Anomalocardia brasiliana*	136	136	136	3,01
7014	*Tellina gibber*	42	40	42	0,93
7030	*Tagelus plebeius*	22	31	31	0,69
7016	*Macoma constricta*	11	12	12	0,27
7018	*Pitar rostratus*	11	11	11	0,24
7026	*Parvanachis* sp.			11	0,24
7015	*Ostrea equestris*	7	5	7	0,15

7024	*Corbula caribaea*	4	4	4	0,09
7025	*Epitonium candeanum*			3	0,07
7020	*Erodona mactroides*	3	3	3	0,07
7013	*Nucula semiornata*	1	2	2	0,04
7019	*Cyrtopleura costata*	1	1	1	0,02
7027	*Donax* sp.	1	1	1	0,02
7021	*Laevicardium* sp.	1	0	1	0,02
7036	*Mactra guidoi*	0	1	1	0,02
7022	*Brachidontes* sp.		1	1	0,02
7028	*Finella dubia*			1	0,02
7023	*Cooperella riosi*	1	0	1	0,02
7031	*Acteocina candei*			1	0,02
				4524	

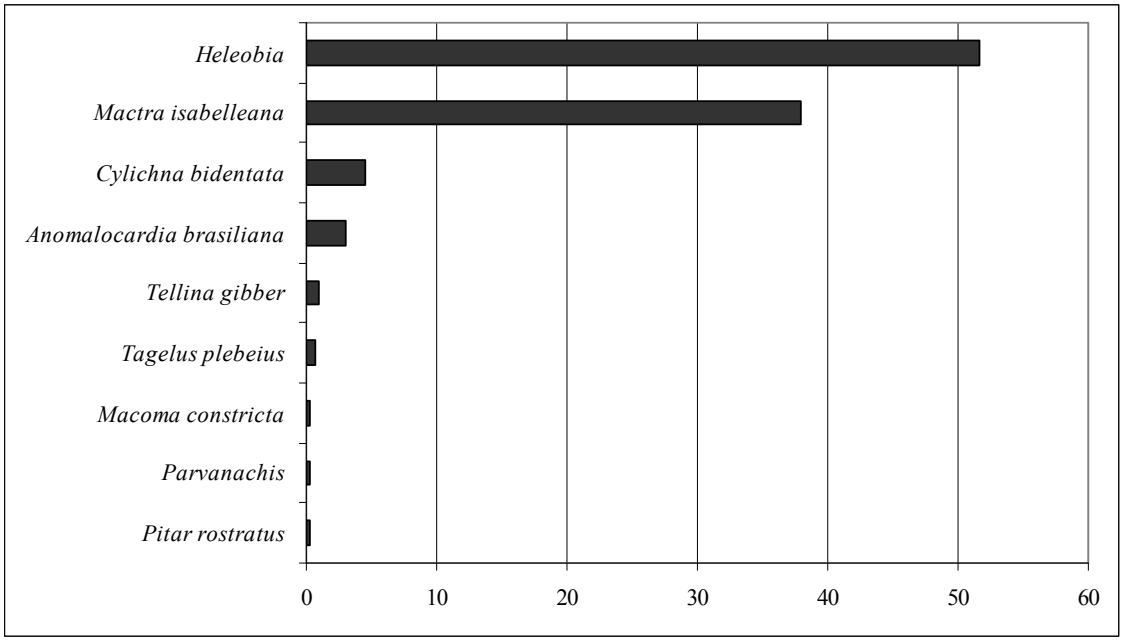


Figura IV-12. Porcentaje de los taxones más abundantes en la muestra ZZZDOC3.

ZZZDOC5

La tabla IV-14 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-13 presenta el porcentaje de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Heleobia* cf. *H. australis* es el taxón más abundante, superando el 60% de la muestra. Es seguido por *Mactra isabelleana*,

cercana al 30%. Con porcentajes en el entorno al 5% y 3% se encuentran *Cylichna bidentata* y *Anomalocardia brasiliana*.

Tabla IV-14.Composición taxonómica de la muestra ZZZDOC5.					
FCDPI	**Taxones**	**Valvas izq.**	**Valvas der.**	**Nº ejemplares**	**Porcentaje**
7043	*Heleobia* cf. *H. australis*			4518	61,77
7040	*Mactra isabelleana*	1948	1969	1969	26,92
7042	*Cylichna bidentata*			388	5,30
7057	*Anomalocardia brasiliana*	207	229	229	3,13
7058	*Tellina gibber*	30	38	38	0,52
7041	*Tagelus plebeius*	30	34	34	0,46
7045	*Pitar rostratus*	30	25	30	0,41
7056	*Ostrea equestris*	29	9	29	0,40
7059	*Macoma constricta*	13	16	16	0,22
7048	*Parvanachis* sp.			14	0,19
7060	*Mactra guidoi*	14	4	14	0,19
7044	*Corbula caribaea*	6	10	10	0,14
7051	*Donax* sp.	5	5	5	0,07
7046	*Erodona mactroides*	4	2	4	0,05
7062	*Cooperella riosi*	3	0	3	0,04
7054	*Nucula semiornata*	2	1	2	0,03
7053	*Laevicardium* sp.	1	2	2	0,03
7050	*Epitonium candeanum*			2	0,03
7047	*Brachidontes* sp.	1	2	2	0,03
7052	*Acteocina candei*			2	0,03
7061	*Cyrtopleura costata*			1	0,01
7049	*Bostrycapulus odites*			1	0,01
7055	*Sphenia fragilis*	1	0	1	0,01
				7314	

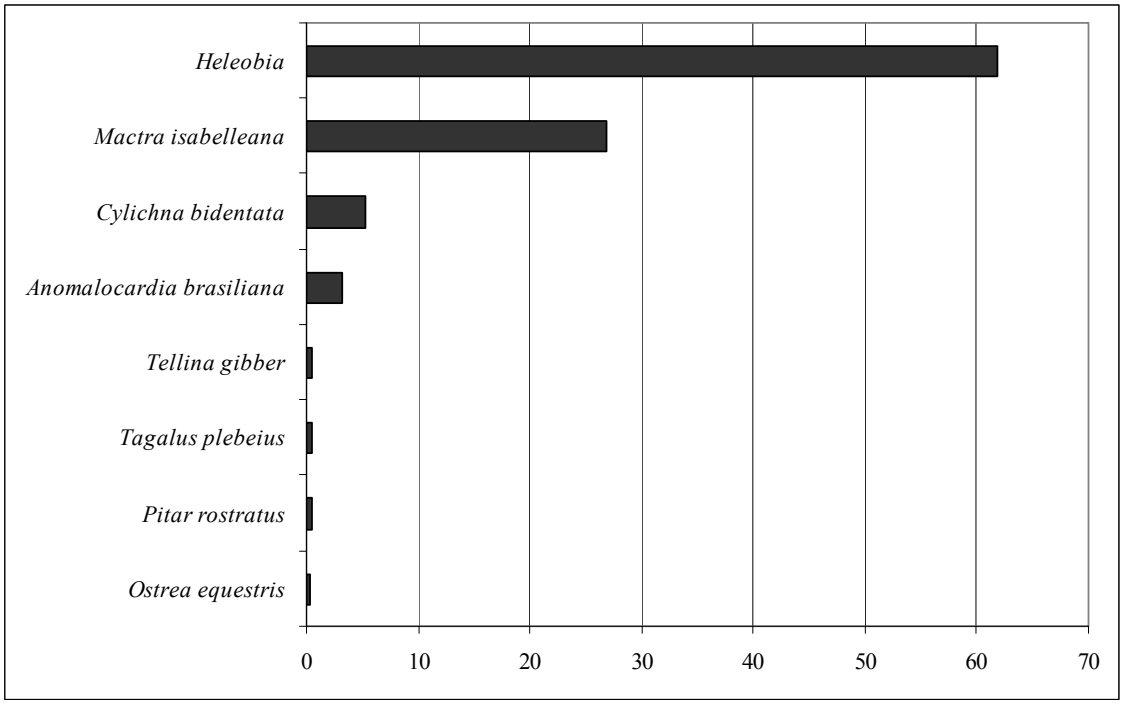


Figura IV-13. Porcentaje de los taxones más abundantes en la muestra ZZZDOC5.

ZZZDOC7

La tabla IV-15 muestra los taxones obtenidos en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-14 presenta el porcentaje de los taxones más representativos de esta muestra. Se observa que *Mactra isabelleana* es el taxón más abundante, superando el 70% de la muestra. Es seguida por *Heleobia* cf. *H. australis* cercana al 13%. Con porcentajes en el entorno al 5% y 1% se encuentran *Cylichna bidentata, Tellina gibber, Pitar rostratus* y *Ostrea equestris.*

Tabla IV-15. Composición taxonómica de la muestra ZZZDOC7.

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	Nº ejemplares	Porcentaje
7072	*Mactra isabelleana*	861	847	861	72,47
7085	*Heleobia* cf. *H. australis*			154	12,96
7079	*Cylichna bidentata*			54	4,55
7075	*Tellina gibber*	28	25	28	2,36
7078	*Pitar rostratus*	22	23	23	1,94
7073	*Ostrea equestris*	15	18	18	1,52
7077	*Corbula caribaea*	11	9	11	0,93
7074	*Tagelus plebeius*	9	8	9	0,76
7088	*Macoma constricta*	3	7	7	0,59

7089	*Ennucula puelcha*	3	5	5	0,42
7091	*Nucula semiornata*	3	3	3	0,25
7080	*Parvanachis* sp.			3	0,25
7090	*Finella dubia*			2	0,17
7092	*Cooperella riosi*	2	0	2	0,17
7081	*Epitonium candeanum*			2	0,17
7087	*Cyrtopleura costata*			1	0,08
7082	*Bostrycapulus odites*			1	0,08
7083	*Turbonilla* sp.			1	0,08
7084	*Bushia rushi*			1	0,08
7086	*Buccinanops* sp.			1	0,08
7076	*Brachidontes* sp.			1	0,08
				1188	

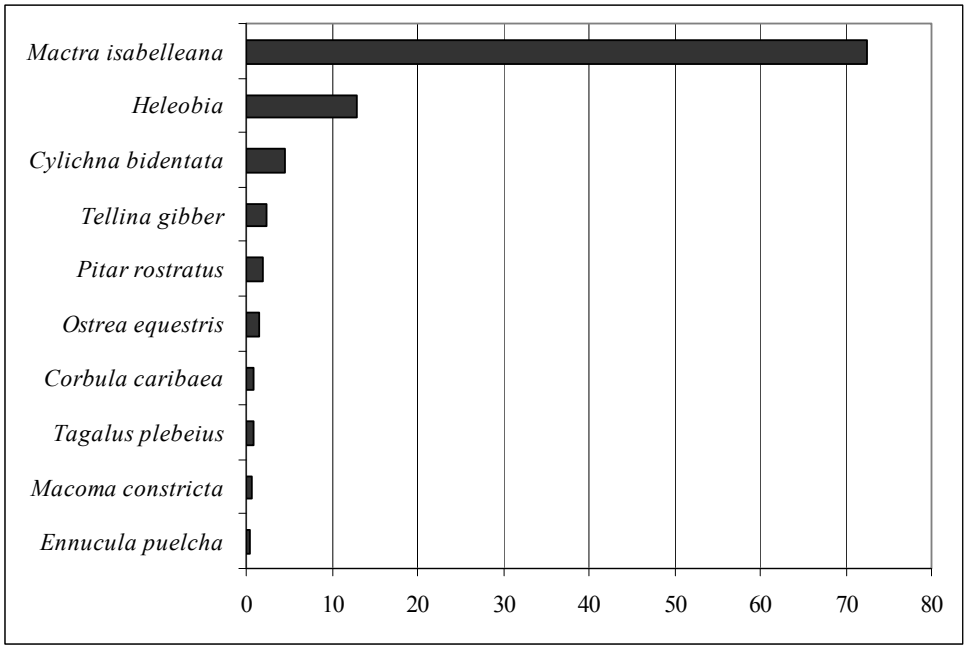


Figura IV-14. Porcentaje de taxones en la muestra ZZZDOC7.

ZZZDOC9

La tabla IV-16 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-15 presenta el porcentaje de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Mactra isabelleana* es el taxón más abundante, superando el 40% de la muestra. Es seguida por *Ostrea equestris* cercana al 30%. Con porcentajes entre el 8% y 1% se encuentran *Ennucula puelcha*, *Pitar rostratus, Tellina gibber, Corbula caribaea* y *Nucula semiornata.*

Tabla IV-16. Composición taxonómica de la muestra ZZZDOC9.					
FCDPI	**Taxones**	**Valvas izq.**	**Valvas der.**	**Nº ejemplares**	**Porcentaje**
7133	*Mactra isabelleana*	336	303	336	42,80
7132	*Ostrea equestris*	222	26	222	28,28
7148	*Ennucula puelcha*	67	67	67	8,54
7135	*Pitar rostratus*	59	46	59	7,52
7138	*Tellina gibber*	27	37	37	4,71
7137	*Corbula caribaea*	14	17	17	2,17
7149	*Nucula semiornata*	10	11	11	1,40
7134	*Tagelus plebeius*	7	2	7	0,89
7146	*Macoma constricta*	5	1	5	0,64
7139	*Cylichna bidentata*			5	0,64
7143	*Gouldia cerina*	1	4	4	0,51
7141	*Epitonium georgettinum*			4	0,51
7147	*Anomalocardia brasiliana*	1	3	3	0,38
7140	*Heleobia* cf. *H. australis*			3	0,38
7145	*Laevicardium* sp.			1	0,13
7144	*Donax* sp.			1	0,13
7142	*Iselica anomala*			1	0,13
7136	*Brachidontes* sp.			1	0,13
7568	*Epitonium albidum*			1	0,13
				785	

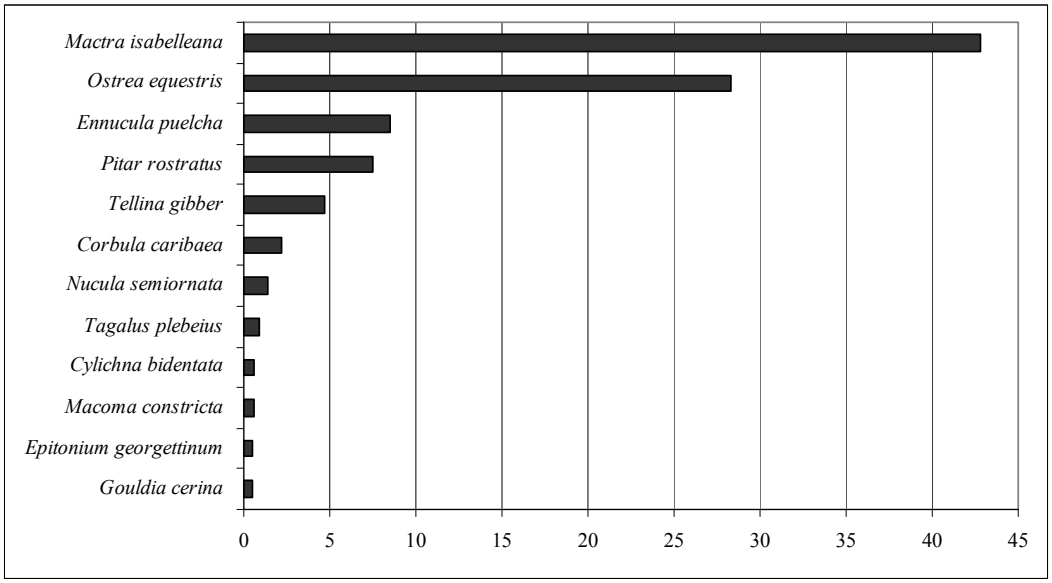


Figura IV-15. Porcentaje de taxones de la muestra ZZZDOC9.

3.2.4.Comparación de todas las muestras de Zagarzazú

La figura IV-16 muestra los porcentajes alcanzados por los taxones en las cinco muestras de Zagarzazú analizadas. A nivel general, la muestra ZZZDOC9 es la que más difiere del resto mientras que las ZZZDOC1, ZZZDOC3 y ZZZDOC5 son las más similares entre sí, con alguna dferencia entre la proporción de las especies más abundantes. La muestra ZZZDOC7 tiene una composición similar a las 3 anteriores pero varía en las abundancias de los taxones.

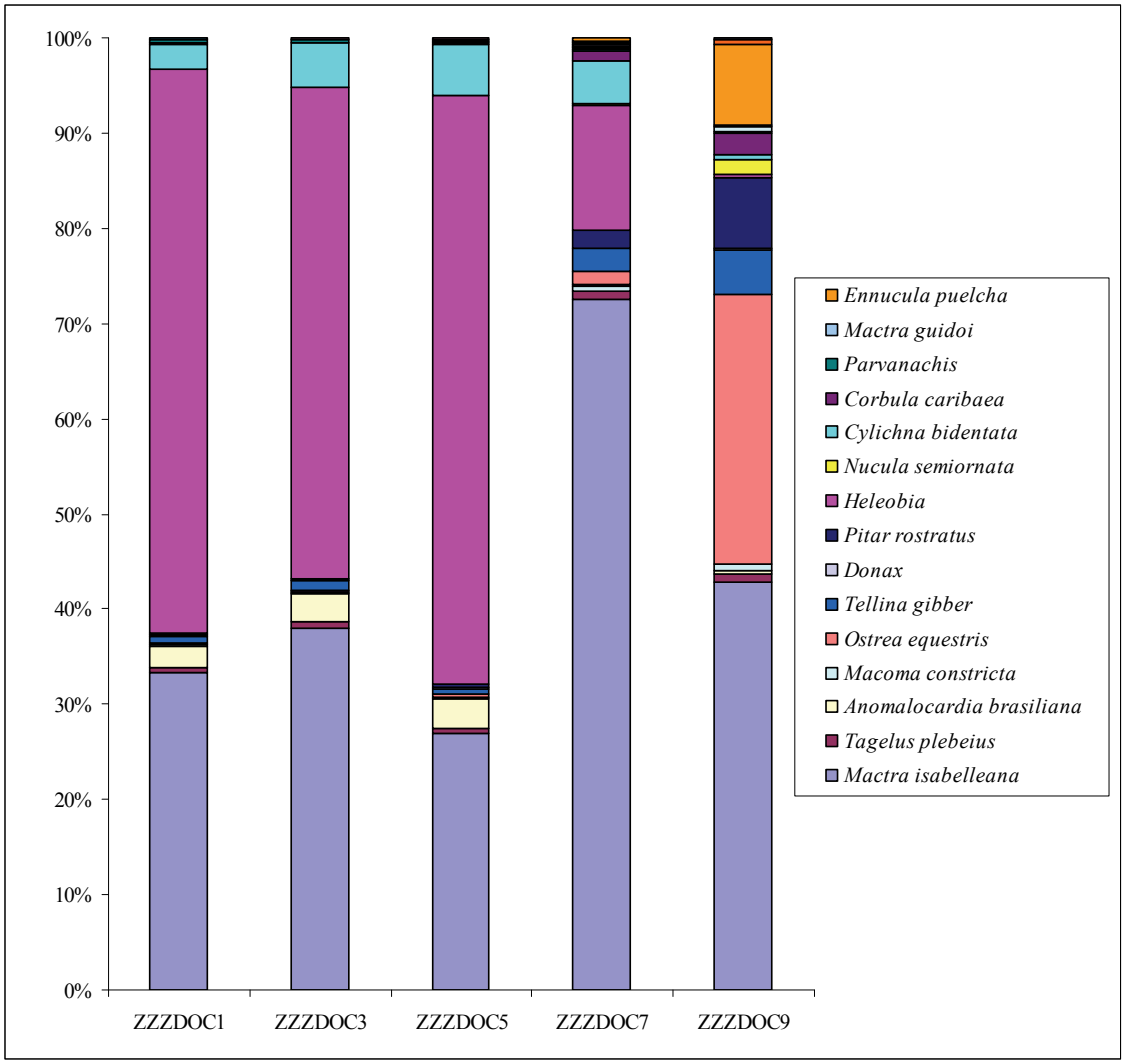


Figura IV-16. Comparativo de los porcentajes de los taxones más abundantes en las muestras de Zagarzazú.

3.2.5. La Coronilla

A continuación se presentan los taxones hallados así como su abundancia respectiva en cada una de las muestras analizadas.

LC3A

La tabla IV-17 muestra los taxones obtenidos en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-17 presenta el porcentaje de los taxones más representativos de esta muestra. Se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, superando el 40% de la muestra. Es seguida por *Bostrycapulus odites*, cercana al 25%. Con porcentajes sensiblemente inferiores, menores al 4% y cercanos al 2% se encuentran *Parvanachis* sp., *Juliacorbula aequivalvis*, *Tellina gibber* y *Macoma uruguayensis.*

Tabla IV-17. Composición taxonómica de la muestra LC3A.

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	Nº ejemplares	Porcentaje
6268	*Ostrea equestris*	651	1223	1223	42,93
6271	*Bostrycapulus odites*			700	24,57
6286	*Parvanachis* sp.			107	3,76
6290	*Juliacorbula aequivalvis*	67	65	67	2,35
6257	*Tellina gibber*	60	59	60	2,11
6272	*Macoma uruguayensis*	46	54	54	1,90
6295	*Boonea seminuda*			49	1,72
6251	*Corbula caribaea*	49	41	49	1,72
6253	*Mactra guidoi*	42	43	43	1,51
6281	*Bittiolum varium*			32	1,12
6293	*Boonea jadisi*			29	1,02
6263	*Tegula patagonica*			29	1,02
6256	*Ennucula puelcha*	26	24	26	0,91
6294	*Fargoa bushiana*			25	0,88
6265	*Crepidula plana*			23	0,81
6273	*Heleobia* cf. *australis*			18	0,63
6252	*Pitar rostratus*	15	15	15	0,53
6243	*Cylichna bidentata*			16	0,56

6277	*Finella dubia*			15	0,53
6269	*Leptopecten bavayi*	15	8	15	0,53
6298	*Turbonilla turris*			15	0,53
6289	*Sphenia fragilis*	14	9	14	0,49
6292	*Turbonilla multicostata*			13	0,46
6255	*Abra uruguayensis*	7	11	11	0,39
6297	*Turbonilla* sp.			11	0,39
6296	*Turbonilla abrupta*			11	0,39
6230	*Transennella* sp.	9	6	9	0,32
6264	*Crepidula protea*			9	0,32
6238	*Iselica anomala*			9	0,32
6241	*Nucula semiornata*	9	6	9	0,32
6270	*Plicatula gibbosa*	9	4	9	0,32
6259	*Semele proficua*	9	8	9	0,32
6227	*Trachycardium muricatum*	8	9	9	0,32
6267	*Ostrea puelchana*	6	8	8	0,28
6279	*Acteocina candei*			7	0,25
6245	*Chione subrostrata*	4	7	7	0,25
6453	*Turbonilla penistoni*			7	0,25
6254	*Gouldia cerina*	4	6	6	0,21
6258	*Laevicardium* sp.	4	6	6	0,21
6233	*Kellia suborbicularis*	4	3	4	0,14
6239	*Notocochlis isabelleana*			4	0,14
6228	*Scapharca brasiliana*	4	4	4	0,14
6283	*Solariorbis infracarinatus*			4	0,14
6261	*Merisca aequistriata*	4	3	4	0,14
7651	*Pitar* cf. *P. palmeri*	1	3	3	0,11
6301	*Turbonilla deboeri*			4	0,14
6244	*Volvulella persimilis*			4	0,14
6287	*Brachidontes* sp.	1	3	3	0,11
6242	*Corbula lyoni*	3	2	3	0,11
6284	*Costoanachis sertulariarum*			3	0,11
6288	*Musculus* sp.	2	3	3	0,11
6235	*Pandora bushiana*	3	1	3	0,11
6274	*Solariorbis* sp.			3	0,11
6266	*Aequipecten tehuelchus*	0	2	2	0,07
6248	*Anomalocardia brasiliana*	1	2	2	0,07
6231	*Cardiomya cleryana*	1	2	2	0,07
6291	*Cerithiopsis fusiformis*			2	0,07

6247	*Crassinella lunulata*	1	2	2	0,07
6282	*Peristichia agria*			2	0,07
6285	*Acteon* sp.			1	0,04
6260	*Cyclinella tenuis*	1	0	1	0,04
6262	*Diodora patagonica*			1	0,04
6280	*Epitonium* sp.			1	0,04
6234	*Ervilia concentrica*	1	1	1	0,04
6278	*Eulimastoma engonium*			1	0,04
6246	*Lithophaga* sp.	1	1	1	0,04
6232	*Turbonilla atypha*			1	0,04
6275	*Olivella* cf. *O. tehuelcha*			1	0,04
6249	*Philine* aff. *P. sagra*			1	0,04
6237	*Barnea lamellosa*			1	0,04
6236	*Solen* sp.	1	0	1	0,04
6276	*Teinostoma* sp.			1	0,04
6240	*Urosalpinx haneti*			1	0,04
				2849	

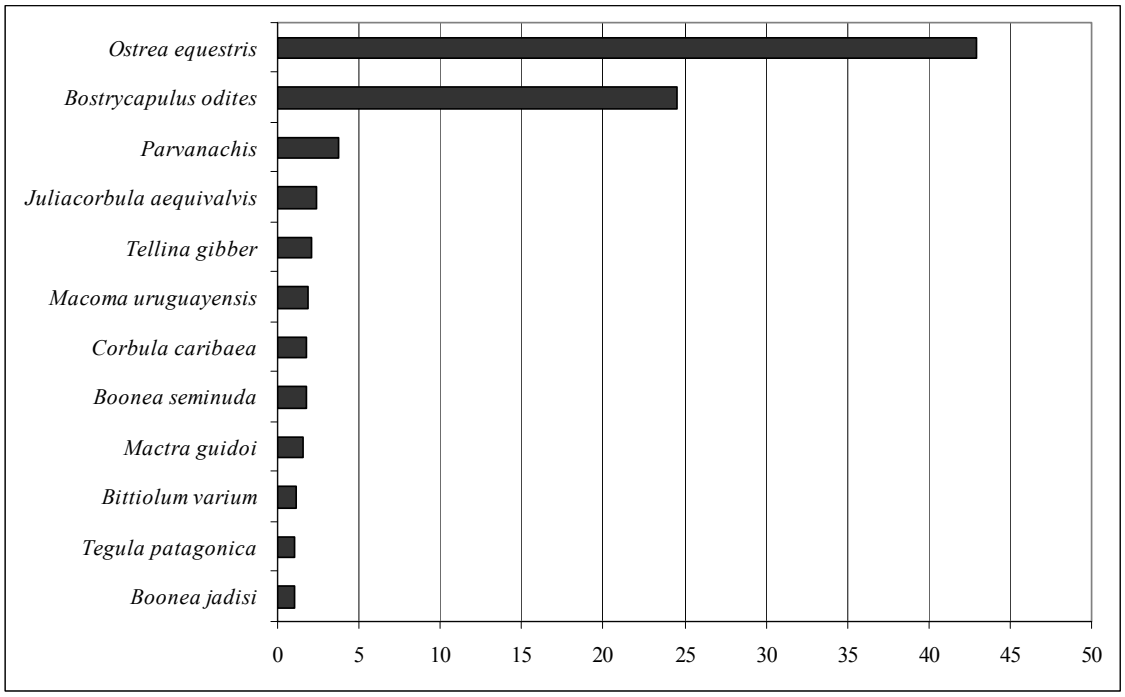


Figura IV-17. Porcentaje de los taxones más abundantes en la muestra LC3A.

LC4A

La tabla IV-18 muestra los taxones obtenidos en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-18 presenta el porcentaje de los taxones más representativos de esta muestra. Se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, superando el 40% de la muestra. Es seguida por *Bostrycapulus odites*, cercana al 25%. Con porcentajes sensiblemente inferiores, en el entorno del 4% se encuentran *Tellina gibber* y *Parvanachis* sp. Entre el 3% y 1% están *Juliacorbula aequivalvis*, *Macoma uruguayensis, Boonea jadisi* y *Crepidula plana*.

Tabla IV-18. Composición taxonómica de la muestra LC4A.

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	Nº ejemplares	Porcentaje
6634	*Ostrea equestris*	790	1576	1576	43,21
6633	*Bostrycapulus odites*			879	24,10
6635	*Tellina gibber*	149	136	149	4,09
6647	*Parvanachis* sp.			135	3,70
6664	*Juliacorbula aequivalvis*	109	78	109	2,99
6632	*Macoma uruguayensis*	94	76	94	2,58
6656	*Boonea jadisi*			89	2,44
6626	*Crepidula plana*			66	1,81
6621	*Mactra guidoi*	34	31	34	0,93
6629	*Corbula caribaea*	32	28	32	0,88
6660	*Finella dubia*			29	0,80
6619	*Pitar rostratus*	16	22	29	0,60
6673	*Sphenia fragilis*	24	18	24	0,66
6625	*Transennella* sp.	19	17	19	0,52
6650	*Cylichna bidentata*			18	0,49
6631	*Ennucula puelcha*	18	12	18	0,49
6681	*Nucula semiornata*	18	14	18	0,49
6675	*Acteocina candei*			17	0,47
6661	*Bittiolum varium*			17	0,47
6627	*Tegula patagonica*			17	0,47
6649	*Boonea seminuda*			16	0,44
6653	*Iselica anomala*			16	0,44
6636	*Ostrea puelchana*	16	6	16	0,44
6618	*Plicatula gibbosa*	14	5	14	0,38

6682	*Fargoa bushiana*			13	0,36
6617	*Trachycardium muricatum*	6	12	12	0,33
6640	*Turbonilla penistoni*			12	0,33
6646	*Turbonilla* sp.			12	0,33
6693	*Leptopecten bavayi*	11	6	11	0,30
6620	*Chione subrostrata*	10	8	10	0,27
6668	*Kellia suborbicularis*	9	3	9	0,25
6642	*Turbonilla multicostata*			9	0,25
6645	*Turbonilla uruguayensis*			9	0,25
6630	*Laevicardium* sp.	5	8	8	0,22
6624	*Pandora bushiana*	7	8	8	0,22
6694	*Scapharca brasiliana*	3	8	8	0,22
6641	*Turbonilla abrupta*			8	0,22
6676	*Abra uruguayensis*	7	5	7	0,19
7562	*Pitar* cf. *P. palmeri*	7	7	7	0,19
6666	*Peristichia agria*			7	0,19
6623	*Semele proficua*	2	5	5	0,14
6684	*Olivella* sp.			4	0,11
6683	*Solariorbis infracarinatus*			4	0,11
6651	*Volvulella persimilis*			4	0,11
6671	*Brachidontes* sp.	3	3	3	0,08
6680	*Cardiomya cleryana*	3	2	3	0,08
6659	*Eulimastoma engonium*			3	0,08
6663	*Felaniella vilardeboana*	2	3	3	0,08
6655	*Musculus* sp.	3	2	3	0,08
6644	*Turbonilla atypha*			3	0,08
6638	*Turbonilla farroupilha*			3	0,08
6628	*Urosalpinx haneti*			3	0,08
6665	*Ervilia concentrica*	0	2	2	0,05
6686	*Mysella* sp.	1	2	2	0,05
6685	*Olivella* cf. *O. tehuelcha*			2	0,05
6662	*Solen* sp.	2	0	2	0,05
6654	*Merisca martinicensis*	0	2	2	0,05
6667	*Triphora* cf. *T. medinae*			2	0,05
6643	*Turbonilla brasiliensis*			2	0,05
6639	*Turbonilla deboeri*			2	0,05
6637	*Turbonilla rhabdota*			2	0,05
6250	*Scapharca chemnitzii*	1	0	1	0,03
6678	*Anomalocardia brasiliana*	1	1	1	0,03

6648	*Calliostoma* sp.			1	0,03
6674	*Cerithiopsis fusiformis*			1	0,03
6622	*Lirophora paphia*	1	0	1	0,03
6652	*Ctena pectinella*	0	1	1	0,03
6677	*Cyclinella tenuis*	1	0	1	0,03
6658	*Heleobia* cf. *H. australis*			1	0,03
7659	*Cooperella riosi*	0	1	1	0,03
6670	*Lucapinella henseli*			1	0,03
6669	*Notocochlis isabelleana*			1	0,03
6657	*Noetia bisulcata*	0	1	1	0,03
6672	*Philine* aff. *P. sagra*			1	0,03
6679	*Phlyctiderma semiaspera*	1	1	1	0,03
				3647	

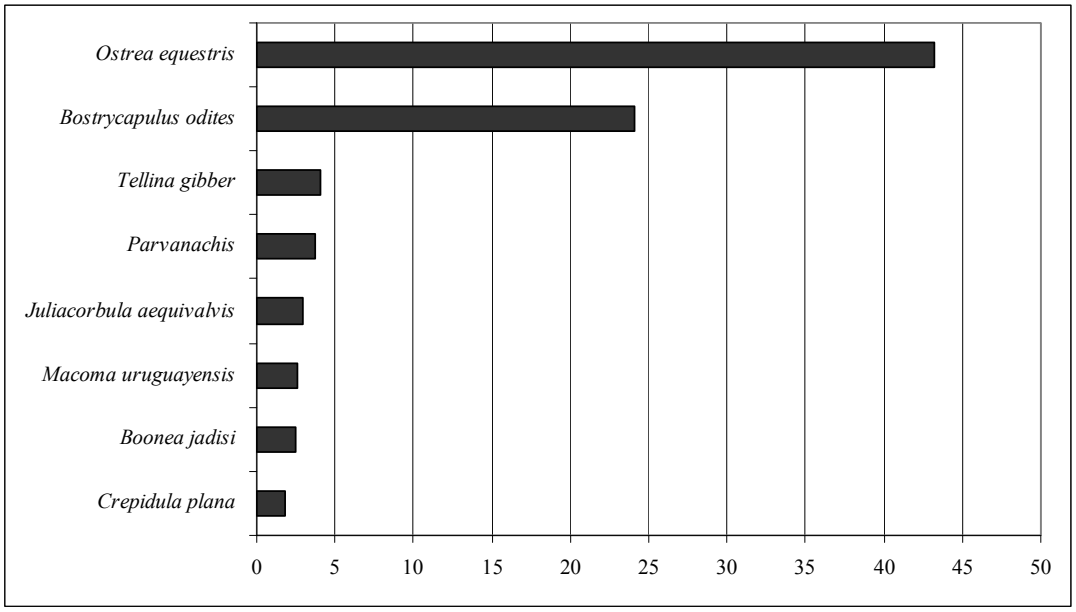


Figura IV-18. Porcentaje de los taxones más abundantes de la muestra LC4A.

LC1B

La tabla IV-19 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-19 presenta el porcentaje de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, superando el 25% de la muestra. Es seguida por *Tellina gibber* y *Cylichna bidentata* en el entorno del 13% y 12%. Con más del 8% se encuentra *Nucula semiornata*. Con porcentajes entre algo más del 5% y 2% se encuentran, *Bostrycapulus*

odites, *Transennella* sp., *Pitar* r*ostratus, Corbula caribaea, Acteocina candei, Ennucula puelcha* y *Finella dubia.*

Tabla IV-19. Composición taxonómica de la muestra LC1B					
FCDPI	**Taxones**	**Valvas izq.**	**Valvas der.**	**Nº ejemplares**	**Porcentaje**
6152	*Ostrea equestris*	847	1543	1543	26,82
6151	*Tellina gibber*	763	653	763	13,26
6157	*Cylichna bidentata*			700	12,17
6156	*Nucula semiornata*	501	434	501	8,71
6149	*Bostrycapulus odites*			311	5,41
6158	*Transennella* sp.	262	222	262	4,55
6194	*Pitar rostratus*	231	260	260	4,52
6150	*Corbula caribaea*	244	216	244	4,24
6176	*Acteocina candei*			216	3,75
6153	*Ennucula puelcha*	155	130	155	2,69
6177	*Finella dubia*			135	2,35
6155	*Macoma uruguayensis*	113	88	113	1,96
6190	*Juliacorbula aequivalvis*	93	65	93	1,62
6154	*Ervilia concentrica*	61	68	68	1,18
6140	*Anomalocardia brasiliana*	42	36	42	0,73
6131	*Pandora bushiana*	42	28	42	0,73
6178	*Bushia rushii*	10	19	19	0,33
6159	*Boonea jadisi*			18	0,31
6132	*Chione subrostrata*	15	18	18	0,31
6146	*Tegula patagonica*			16	0,28
6130	*Laevicardium* sp.	12	14	14	0,24
6173	*Olivella* sp.			14	0,24
6192	*Fargoa bushiana*			13	0,23
6168	*Sphenia fragilis*	12	8	12	0,21
6137	*Trachycardium muricatum*	11	8	11	0,19
6135	*Abra uruguayensis*	10	9	10	0,17
6138	*Semele proficua*	9	9	9	0,16
6175	*Turbonilla* sp.			9	0,16
6171	*Bittiolum varium*			8	0,14
6134	*Mactra guidoi*	7	8	8	0,14
6133	*Adrana patagonica*	4	7	7	0,12
6183	*Parvanachis* sp.			7	0,12
6189	*Cardiomya cleryana*	5	6	6	0,10
6172	*Turbonilla brasiliensis*			6	0,10

6193	*Brachidontes* sp.	2	5	5	0,09
6148	*Bulla occidentalis*			5	0,09
6165	*Heleobia* cf. *H. australis*			5	0,09
	Mactra isabelleana	5	1	5	0,09
6170	*Musculus* sp.	1	5	5	0,09
7063	*Turbonilla uruguayensis*			5	0,09
6187	*Solen* sp.	5		5	0,09
6160	*Turbonilla abrupta*			5	0,09
6139	*Plicatula gibbosa*	4	3	4	0,07
6161	*Turbonilla deboeri*			4	0,07
7653	*Pitar* cf. *P. palmeri*	4	2	4	0,07
6191	*Volvulella persimilis*			4	0,07
6185	*Anatina anatina*	3	1	3	0,05
6164	*Boonea seminuda*			3	0,05
6142	*Crassinella lunulata*	3	3	3	0,05
6145	*Crepidula plana*			3	0,05
6129	*Leptopecten bavayi*	3	3	3	0,05
6181	*Notocochlis isabelleana*			3	0,05
6166	*Peristichia agria*			3	0,05
6136	*Abra aequalis*	2	0	2	0,03
6141	*Cyclinella tenuis*	2	2	2	0,03
6147	*Lucapinella henseli*			2	0,03
7661	*Cooperella atlantica*	2	1	2	0,03
6184	*Turbonilla farroupilha*			2	0,03
6179	*Amiantis purpuratus*		1	1	0,02
6167	*Cerithiopsis fusiformis*			1	0,02
6180	*Costoanachis sertulariarum*			1	0,02
6174	*Ctena pectinella*	1	1	1	0,02
6162	*Epitonium* sp.			1	0,02
6163	*Odostomella carceralis*			1	0,02
6195	*Ostrea puelchana*	1	1	1	0,02
6143	*Phlyctiderma semiaspera*	1	1	1	0,02
6144	*Merisca martinicensis*	0	1	1	0,02
6188	*Eurytellina angulosa*			1	0,02
7650	*Turbonilla atypha*			1	0,02
6204	*Turbonilla penistoni*			1	0,02
6182	Turridae indet.			1	0,02
				5753	

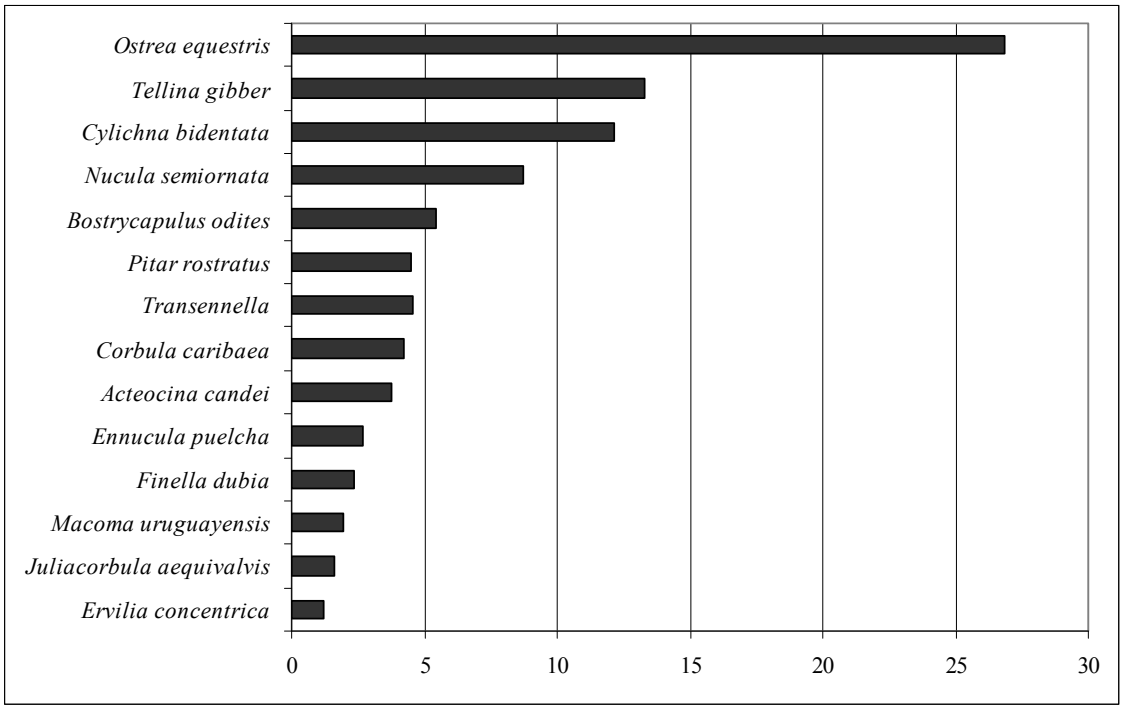


Figura IV-19. Porcentaje de los taxones más abundantes en la muestra LC1B.

LC3B

La tabla IV-20 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-20 presenta el porcentaje de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, superando el 25% de la muestra. Es seguida por *Tellina gibber* y *Cylichna bidentata* en el entorno del 15% y 11%. Cercano al 8% se encuentra *Nucula semiornata*. Con porcentajes entre algo más del 5% y 2% se encuentran *Pitar rostratus, Bostrycapulus odites*, *Transennella* sp., *Corbula caribaea, Finella dubia, Ennucula puelcha, Acteocina candei, Juliacorbula aequivalvis* y *Macoma uruguayensis.*

Tabla IV-20. Composición taxonómica de la muestra LC3B.

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	Nº ejemplares	Porcentaje
7316	*Ostrea equestris*	1345	2411	2411	27,59
7318	*Tellina gibber*	1298	1092	1298	14,85
7281	*Cylichna bidentata*			920	10,53
7293	*Nucula semiornata*	646	606	646	7,39
7291	*Pitar rostratus*	489	434	489	5,54

7301	*Bostrycapulus odites*			455	5,21
7294	*Transennella* sp.	261	331	331	3,79
7319	*Corbula caribaea*	322	230	322	3,69
7333	*Finella dubia*			276	3,16
7311	*Ennucula puelcha*	259	216	259	2,96
7282	*Acteocina candei*			257	2,94
7320	*Juliacorbula aequivalvis*	208	178	208	2,38
7290	*Macoma uruguayensis*	172	148	172	1,97
7303	*Ervilia concentrica*	92	80	92	1,05
7306	*Pandora bushiana*	54	36	54	0,62
7310	*Anomalocardia brasiliana*	53	46	53	0,61
7287	*Ostrea puelchana*	40	32	40	0,46
7300	*Turbonilla* sp.			25	0,29
7314	*Chione subrostrata*	18	24	24	0,27
7336	*Olivella* sp.			24	0,27
7292	*Bushia rushii*	22	23	23	0,26
7327	*Parvanachis* sp.			20	0,23
7331	*Bittiolum varium*			20	0,23
7300	*Tegula patagonica*			20	0,23
7317	*Laevicardium* sp.	18	16	18	0,21
7341	*Sphenia fragilis*	7	17	17	0,19
7347	*Turbonilla brasiliensis*			17	0,19
7305	*Mactra guidoi*	13	16	16	0,18
7296	*Solen* sp.	3	15	15	0,17
7304	*Abra uruguayensis*	14	10	14	0,16
7329	*Boonea jadisi*			14	0,16
7330	*Boonea seminuda*			14	0,16
7315	*Trachycardium muricatum*	9	11	11	0,13
7313	*Cardiomya cleryana*	10	5	10	0,11
7328	*Fargoa bushiana*			10	0,11
7280	*Notocochlis isabelleana*			10	0,11
7309	*Semele proficua*	10	9	10	0,11
7323	*Heleobia* cf. *H. australis*			9	0,10
7307	*Adrana patagonica*	8	8	8	0,09
7354	*Turbonilla uruguayensis*			7	0,08
7288	*Crassinella lunulata*	6	6	6	0,07
7312	*Plicatula gibbosa*	6	3	6	0,07
7295	*Cyclinella tenuis*	3	5	5	0,06
7283	*Leptopecten bavayi*	3	5	5	0,06

7658	*Cooperella riosi*	2	5	5	0,06
7334	*Olivella defiorei*			5	0,06
7654	*Pitar* cf. *P. palmeri*	5	4	5	0,06
7286	*Abra aequalis*	4	0	4	0,05
7302	*Crepidula plana*			4	0,05
7343	*Mysella* sp.	4	3	4	0,05
7297	*Peristichia agria*			4	0,05
7348	*Turbonilla abrupta*			4	0,05
7351	*Turbonilla arnoldoi*			4	0,05
7322	*Volvulella persimilis*			4	0,05
6226	*Caecum* cf. *C. imbricatum*			3	0,03
7325	*Eulimastoma engonium*			3	0,03
7299	*Bulla occientalis*			2	0,02
7340	*Brachidontes* sp.	2	0	2	0,02
7337	*Crepidula protea*			2	0,02
7285	*Ctena pectinella*	2	1	2	0,02
7289	*Gouldia cerina*	2	1	2	0,02
7298	*Lucapinella henseli*			2	0,02
7338	*Musculus* sp.	2	1	2	0,02
7353	*Turbonilla atypha*			2	0,02
7352	*Turbonilla deboeri*			2	0,02
7346	*Turbonilla multicostata*			2	0,02
7308	*Aequipecten tehuelchus*	0	1	1	0,01
7339	*Anatina anatina*	0	1	1	0,01
7321	*Bacteridium resticulum*			1	0,01
7326	*Epitonium* sp.			1	0,01
7332	*Iselica anomala*			1	0,01
7344	*Kellia suborbicularis*	0	1	1	0,01
7342	*Lunarca ovalis*	1	0	1	0,01
7335	*Olivella* cf. *O. tehuelcha*			1	0,01
7350	*Phlyctiderma semiaspera*	1	0	1	0,01
7284	*Scapharca brasiliana*	1	0	1	0,01
7349	*Turbonilla penistoni*			1	0,01
7345	Turridae indet.			1	0,01
7324	*Urosalpinx haneti*			1	0,01
				8738	

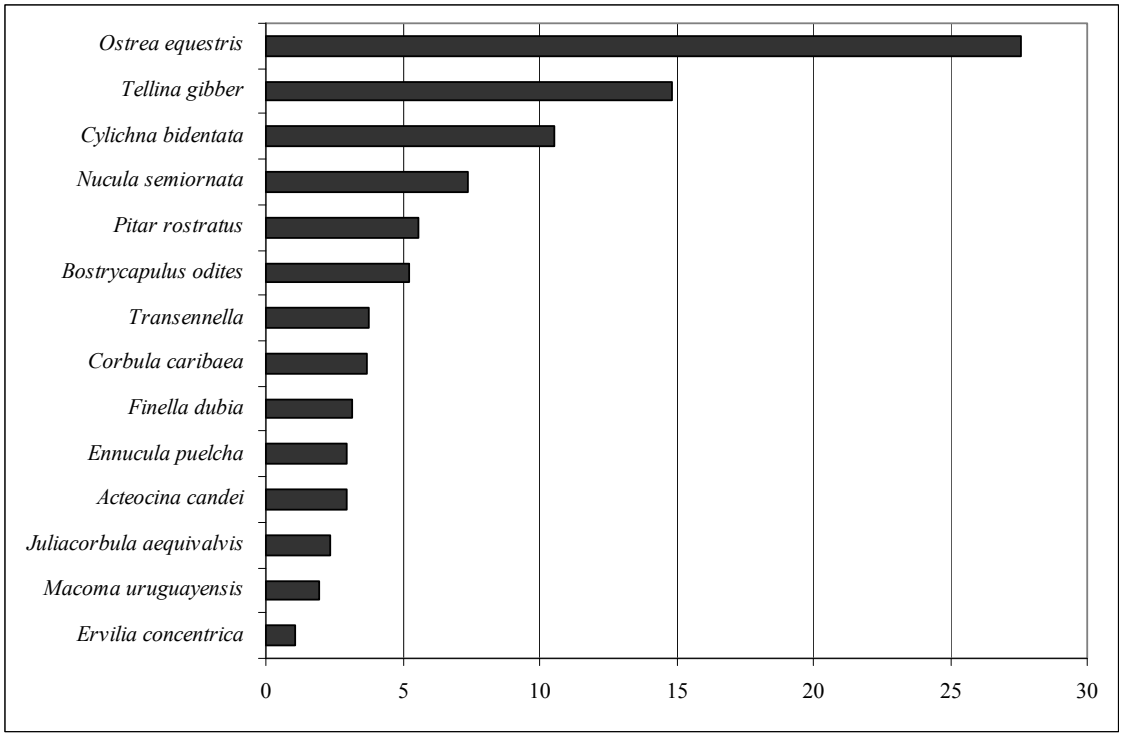


Figura IV-20. Porcentaje de los taxones más abundantes en la muestra LC3B.

LC7B

La tabla IV-21 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-21 presenta el porcentaje de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, superando el 30% de la muestra. Es seguida por *Cylichna bidentata* y *Tellina gibber* en el entorno del 17% y 13%. Cercano al 5% se encuentra *Pitar rostratus*. Con porcentajes entre casi el 4% y 2% se encuentran *Transenella* sp., *Bostrycapulus odites*, *Corbula caribaea, Nucula semiornata, Finella dubia y Acteocina candei.*

Tabla IV-21. Composición taxonómica de la muestra LC7B.

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	Nº ejemplares	Porcentaje
7540	*Ostrea equestris*	820	1759	1759	32,83
7538	*Cylichna bidentata*			889	16,59
7546	*Tellina gibber*	679	680	680	12,69
7545	*Pitar rostratus*	262	236	262	4,89

7541	*Transennella* sp.	178	188	188	3,51
7539	*Bostrycapulus odites*			187	3,49
7525	*Corbula caribaea*	185	148	185	3,45
7532	*Nucula semiornata*	138	156	156	2,91
7513	*Finella dubia*			134	2,50
7535	*Acteocina candei*			103	1,92
7531	*Ennucula puelcha*	84	94	94	1,75
7547	*Anomalocardia brasiliana*	88	93	93	1,74
7523	*Macoma uruguayensis*	92	70	92	1,72
7548	*Juliacorbula aequivalvis*	85	52	85	1,59
7544	*Ervilia concentrica*	78	66	78	1,46
7542	*Bushia rushii*	28	27	28	0,52
7516	*Bittiolum varium*			24	0,45
7527	*Pandora bushiana*	22	15	22	0,41
7493	*Tegula patagonica*			19	0,35
7506	*Parvanachis* sp.			16	0,30
7534	*Boonea seminuda*			15	0,28
7511	*Chione subrostrata*	15	12	15	0,28
7508	*Mactra* sp.	13	14	14	0,26
7505	*Eurytellina angulosa*	8	14	14	0,26
7510	*Laevicardium* sp.	13	13	13	0,24
7556	*Ostrea puelchana*	12	4	12	0,22
7522	*Fargoa bushiana*			11	0,21
7526	*Adrana patagonica*	9	2	9	0,17
7533	*Boonea jadisi*			9	0,17
7549	*Sphenia fragilis*	6	9	9	0,17
7557	*Abra uruguayensis*	8	2	8	0,15
7560	*Nucula uruguayensis*	5	8	8	0,15
7543	*Trachycardium muricatum*	3	8	8	0,15
7499	*Solen* sp.	2	7	7	0,13
7489	*Notocochlis isabelleana*			6	0,11
7550	*Olivella tehuelcha*			6	0,11
7655	*Pitar* cf. *P. palmeri*	4	6	6	0,11
7537	*Turbonilla brasiliensis*			6	0,11
7495	*Bulla occidentalis*			4	0,07
7502	*Cardiomya cleryana*	4	3	4	0,07
7551	*Leptopecten bavayi*	4	3	4	0,07
7528	*Scapharca brasiliana*	3	4	4	0,07
7529	*Semele proficua*	4	1	4	0,07

7509	*Anatina anatina*	3	0	3	0,06
7503	*Brachidontes* sp.	0	3	3	0,06
7496	*Crepidula protea*			3	0,06
7660	*Cooperella riosi*	0	3	3	0,06
7514	*Heleobia* cf. *H. australis*			3	0,06
7490	*Iselica anomala*			3	0,06
7552	*Lucapinella henseli*			3	0,06
7494	*Plicatula gibbosa*	3	1	3	0,06
7563	*Turbonilla abrupta*			3	0,06
7565	*Turbonilla uruguayensis*			3	0,06
7524	*Aequipecten tehuelchus*	2	0	2	0,04
7501	*Crassinella lunulata*	2	2	2	0,04
7504	*Cyclinella tenuis*	2	2	2	0,04
7520	*Eulimastoma engonium*			2	0,04
7562	*Olivella* sp.			2	0,04
7515	*Solariorbis infracarinatus*			2	0,04
7561	*Turbonilla atypha*			2	0,04
7536	*Turbonilla multicostata*			2	0,04
7564	*Turbonilla penistoni*			2	0,04
7566	*Turbonilla* sp.			2	0,04
7497	*Urosalpinx haneti*			2	0,04
7558	*Abra aequalis*	1	0	1	0,02
7498	*Buccinanops* sp.			1	0,02
7530	*Corbula lyoni*	1	1	1	0,02
7559	*Crepidula plana*			1	0,02
7491	*Ctena pectinella*	1	1	1	0,02
7553	*Diodora patagonica*			1	0,02
7512	*Gouldia cerina*	1	0	1	0,02
7555	*Kellia suborbicularis*			1	0,02
7492	*Limaria* sp.	1	1	1	0,02
7500	*Musculus* sp.	1	0	1	0,02
7507	*Mysella* sp.	0	1	1	0,02
7519	*Peristichia agria*			1	0,02
7554	*Phlyctiderma semiaspera*	0	1	1	0,02
7518	*Seila adamsii*			1	0,02
7521	*Triphora* cf. *T. medinae*			1	0,02
7517	*Volvulella persimilis*			1	0,02
				5358	

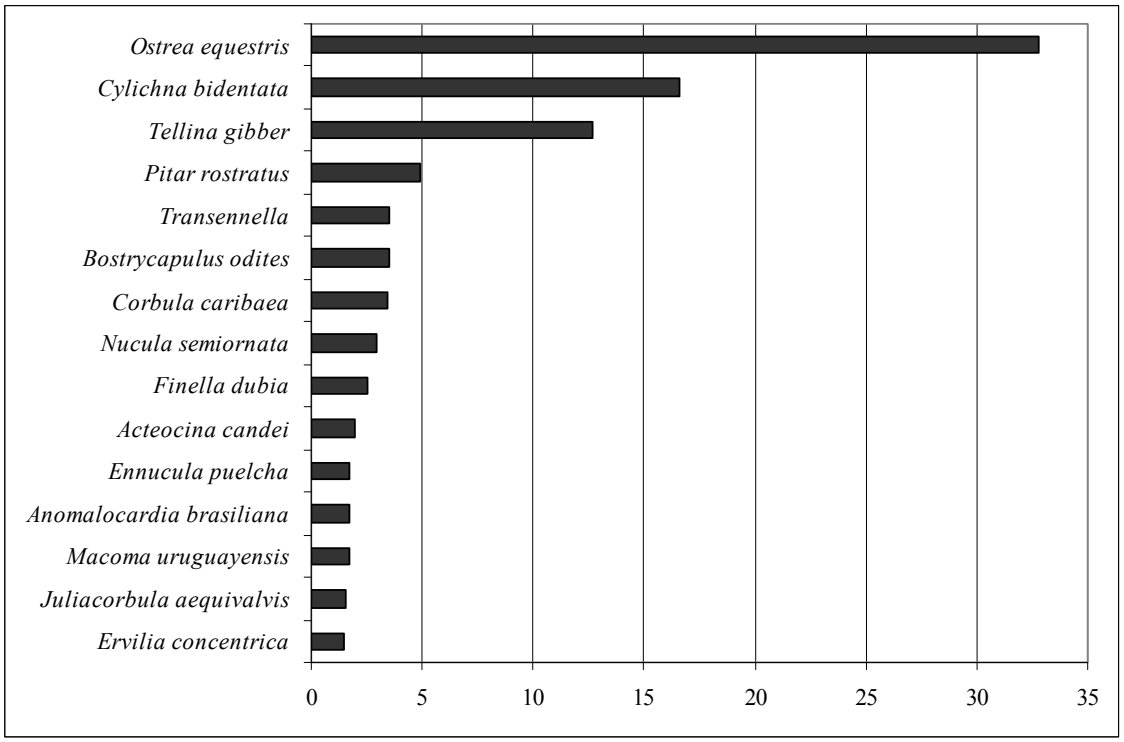


Figura IV-21. Porcentaje de los taxones más abundantes de la muestra LC7B.

LC12C

La tabla IV-22 muestra los taxones obtenidos en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-22 presenta el porcentaje de los taxones más representativos de esta muestra. Se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, alcanzando casi el 80% de la muestra. Con porcentaje menor al 6% le sigue *Corbula caribaea* y *Bostrycapulus odites* con algo más de 3%. *Cylichna bidentata Plicatula gibosa, Tellina gibber* y *Finella dubia* rondan el 1%.

Tabla IV-22. Composición taxonómica de la muestra LC12C

FCDPI	Taxones	Valvas izq.	Valvas der.	Nº ejemplares	Porcentaje
7425	*Ostrea equestris*	3422	7758	7758	79,95
7472	*Corbula caribaea*	574	503	574	5,92
7427	*Bostrycapulus odites*			310	3,19
7432	*Cylichna bidentata*			133	1,37
7426	*Plicatula gibbosa*	126	50	126	1,30
7466	*Tellina gibber*	125	102	125	1,29
7445	*Finella dubia*			101	1,04

7442	*Tegula patagonica*			92	0,95
7460	*Pitar rostratus*	51	49	51	0,53
7467	*Macoma uruguayensis*	36	20	36	0,37
7428	*Acteocina candei*			31	0,32
7457	*Chione subrostrata*	30	27	30	0,31
7456	*Transennella* sp.	16	29	29	0,30
7458	*Anomalocardia brasiliana*	19	26	26	0,27
7461	*Ervilia concentrica*	26	19	26	0,27
7474	*Sphenia fragilis*	18	26	26	0,27
7444	*Bittiolum varium*			20	0,21
7473	*Juliacorbula aequivalvis*	20	15	20	0,21
7468	*Leptopecten bavayi*	18	20	20	0,21
7462	*Ennucula puelcha*	11	16	16	0,16
7483	*Turbonilla* sp.			14	0,14
7434	*Parvanachis* sp.			10	0,10
7429	*Fargoa bushiana*			9	0,09
7463	*Nucula semiornata*	9	4	9	0,09
7469	*Semele proficua*	5	9	9	0,09
7431	*Boonea seminuda*			8	0,08
7433	*Iselica anomala*			8	0,08
7465	*Laevicardium* sp.	4	8	8	0,08
7464	*Trachycardium muricatum*	6	8	8	0,08
7435	*Urosalpinx haneti*			7	0,07
7482	*Turbonilla abrupta*			6	0,06
7439	*Olivella* sp.			5	0,05
7476	*Limaria* sp.	2	4	4	0,04
7454	*Mactra* sp.	1	4	4	0,04
7455	*Adrana patagonica*	2	3	3	0,03
7475	*Bushia rushii*	3	1	3	0,03
7438	*Costoanachis sertulariarum*			3	0,03
7449	*Crepidula protea*			3	0,03
7656	*Pitar* cf. *P. palmeri*	1	3	3	0,03
7440	*Lucapinella henseli*			3	0,03
7430	*Boonea jadisi*			2	0,02
7436	*Buccinanops* sp.			2	0,02
7452	*Cardiomya cleryana*	1	2	2	0,02
7451	*Pandora bushiana*	1	2	2	0,02
7459	*Scapharca brasiliana*	2	0	2	0,02
7453	*Solen* sp.	1	2	2	0,02

7470	*Abra aequalis*	1	0	1	0,01
7471	*Abra uruguayensis*	0	1	1	0,01
7447	*Atrina seminuda*	1	1	1	0,01
7443	*Bulla occidentalis*			1	0,01
7450	*Corbula lyoni*	1	0	1	0,01
7441	*Diodora patagonica*			1	0,01
7480	*Kellia suborbicularis*	1	1	1	0,01
7479	*Musculus* sp.	0	1	1	0,01
7477	*Phlyctiderma semiaspera*	1	0	1	0,01
7446	*Seila adamsii*			1	0,01
7448	*Tagelus plebeius*	0	1	1	0,01
7478	*Merisca martinicensis*	1	0	1	0,01
7481	*Turbonilla brasiliensis*			1	0,01
7437	Turridae indet.			1	0,01
				9703	

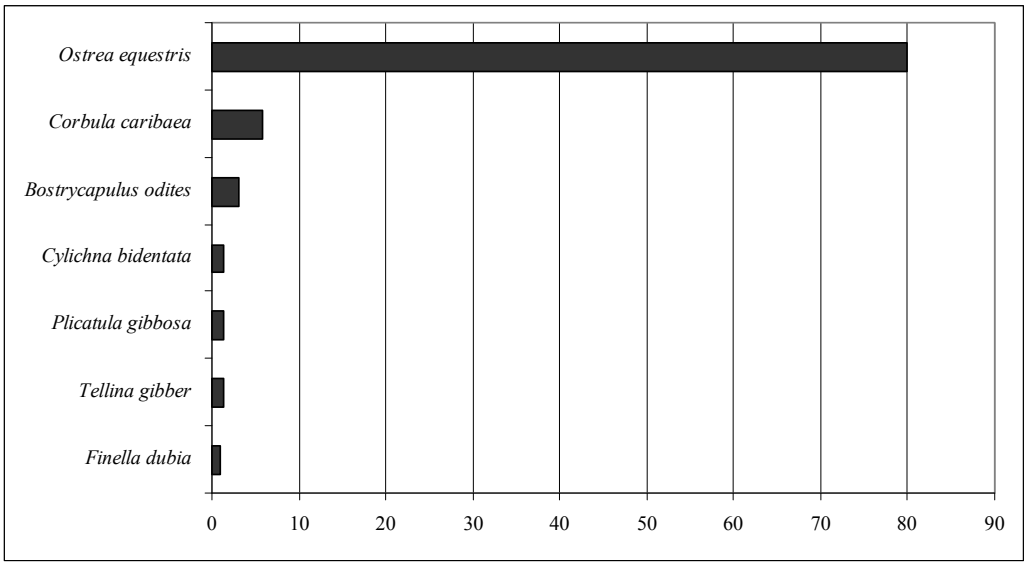


Figura IV-22. Porcentaje de los taxones más abundantes de la muestra LC12C.

LC14C

La tabla IV-23 muestra las especies obtenidas en esta muestra, el número de especímenes y su porcentaje. La figura IV-23 presenta el porcentaje de aquellas más representativas de esta muestra. Se observa que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante, superando el 85% de la muestra. Con porcentaje menor al 4% le sigue *Bostrycapulus odites* y *Corbula caribaea* con algo menos del 3%. *Plicatula gibbosa, Heleobia* cf. *H. australis* y *Tegula patagonica* rondan el 1%.

Tabla IV-23. Composición taxonómica de la muestra LC14C.					
FCDPI	**Taxones**	**Valvas izq.**	**Valvas der.**	**Nº ejemplares**	**Porcentaje**
7620	*Ostrea equestris*	6823	15432	15432	85,73
7587	*Bostrycapulus odites*			662	3,68
7580	*Corbula caribaea*	430	485	485	2,69
7602	*Plicatula gibbosa*	263	148	263	1,46
7603	*Heleobia* cf. *H. australis*			236	1,31
7594	*Tegula patagonica*			184	1,02
7622	*Juliacorbula aequivalvis*	99	73	99	0,55
7572	*Ostrea puelchana*	57	93	93	0,52
7598	*Leptopecten bavayi*	43	40	43	0,24
7604	*Parvanachis* sp.			40	0,22
7579	*Anomalocardia brasiliana*	39	38	39	0,22
7609	*Fargoa bushiana*			37	0,21
7531	*Turbonilla* sp.			36	0,20
7526	*Turbonilla penistoni*			34	0,19
7607	*Bittiolum varium*			29	0,16
7621	*Sphenia fragilis*	25	28	28	0,16
7595	*Pitar rostratus*	22	17	22	0,12
7597	*Macoma uruguayensis*	23	19	23	0,13
7611	*Boonea seminuda*			21	0,12
7591	*Iselica anomala*			15	0,08
7584	*Semele proficua*	15	9	15	0,08
7586	*Tagelus plebeius*	10	15	15	0,08
7583	*Trachycardium muricatum*	4	13	13	0,07
7596	*Transennella* sp.	6	11	11	0,06
7589	*Ennucula puelcha*	10	11	11	0,06
7525	*Turbonilla multicostata*			9	0,05
7606	*Crepidula protea*			8	0,04
7576	*Finella dubia*			8	0,04
7610	*Boonea jadisi*			7	0,04
7585	*Tellina gibber*	5	7	7	0,04
7605	*Crepidula plana*			6	0,03
7615	*Limaria* sp.	2	6	6	0,03
7529	*Turbonilla atypha*			6	0,03
7593	*Costoanachis sertulariarum*			5	0,03
7527	*Turbonilla abrupta*			5	0,03
7530	*Turbonilla uruguayensis*			5	0,03

7592	*Urosalpinx haneti*			5	0,03
7624	*Acteocina candei*			4	0,02
7601	*Lucapinella henseli*			4	0,02
7619	*Brachidontes* sp.	1	2	2	0,01
7581	*Corbula patagonica*	0	2	2	0,01
7574	*Cylichna bidentata*			2	0,01
7657	*Pitar* cf. *P. palmeri*	2	1	2	0,01
7577	*Eulimastoma engonium*			2	0,01
7618	*Scapharca brasiliana*	2	0	2	0,01
7573	*Seila adamsii*			2	0,01
7528	*Turbonilla brasiliensis*			2	0,01
7617	*Abra uruguayensis*	1	0	1	0,01
7599	*Aequipecten tehuelchus*			1	0,01
7612	*Cardiomya cleryana*	0	1	1	0,01
7582	*Corbula lyoni*	1	1	1	0,01
7613	*Cyclinella tenuis*	1	1	1	0,01
7600	*Diodora patagonica*			1	0,01
7575	*Epitonium* sp.			1	0,01
7614	*Laevicardium* sp.	0	1	1	0,01
7616	*Mactra* sp.	1	0	1	0,01
7588	*Noetia bisulcata*	0	1	1	0,01
7590	*Nucula semiornata*	0	1	1	0,01
7623	*Olivella* sp.			1	0,01
7578	*Solariorbis infracarinatus*			1	0,01
7532	Turridae indet.			1	0,01
				18001	

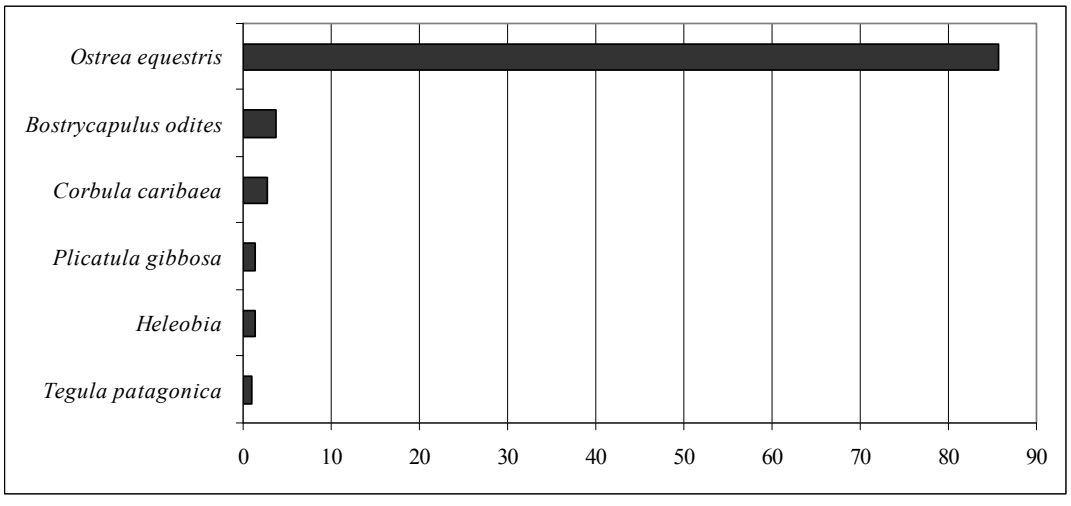


Figura IV-23. Porcentaje de los taxones más abundantes de la muestra LC14C.

3.2.6. Comparación de todas las muestras de La Coronilla

La figura IV-24 muestra los porcentajes alcanzados por los taxones en las siete muestras de La Coronilla analizadas.

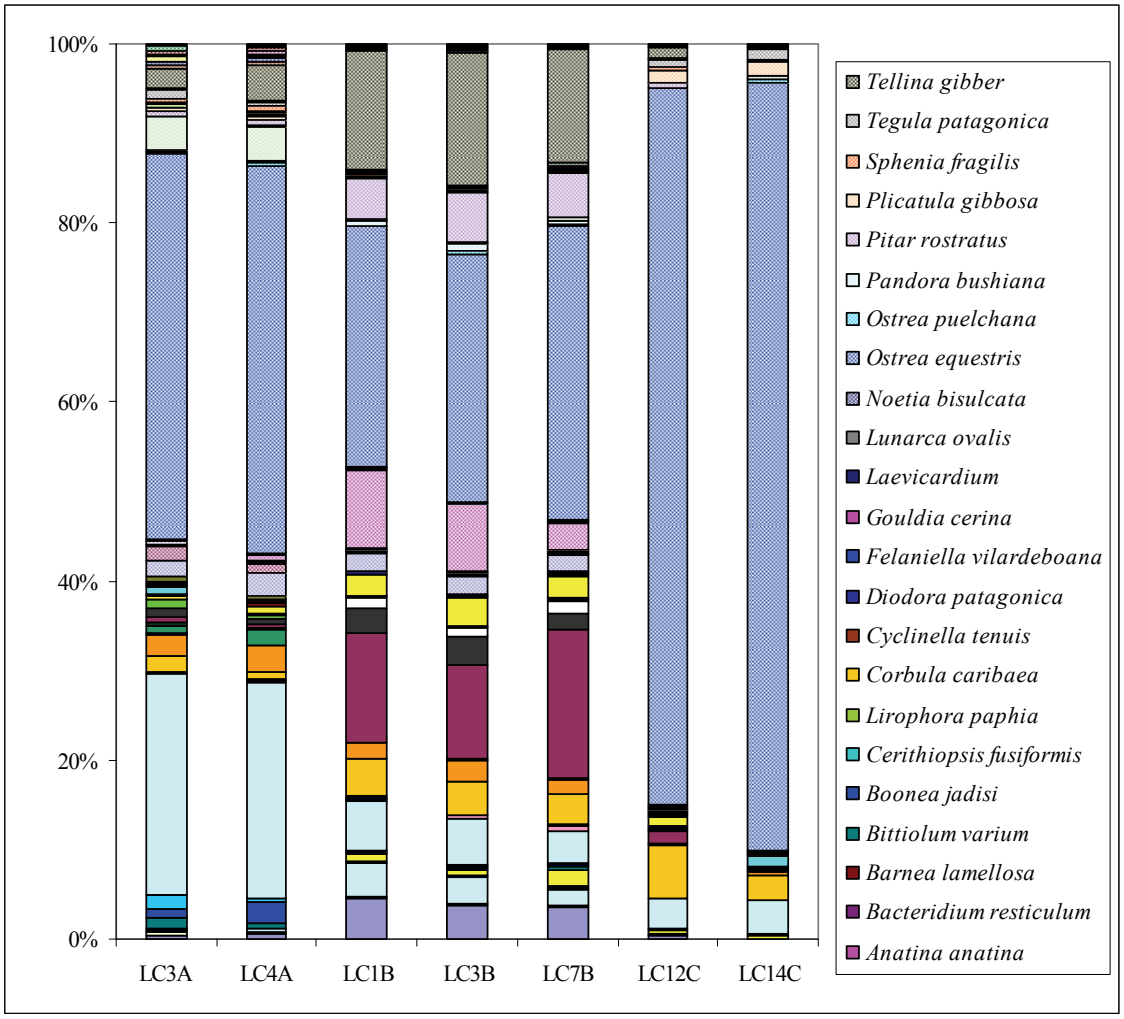


Figura IV-24. Comparativo de porcentajes de las muestras de La Coronilla.

Se observa que las muestras difieren sobre todo en los porcentajes alcanzados por los taxones más abundantes, aunque se nota una cierta homogeneidad en las muestras de cada nivel. Se observa claramente que las muestras del nivel C son ampliamente dominadas por *Ostrea equestris*. Aquellas del nivel A son dominadas por *Ostrea equestris* y *Bostrycapulus odites*, mientras que las del nivel B toman protagonismo varios taxones al *Ostrea equestris* hallarse en el entorno del 30%.

3.2.7. Composición taxonómica total por localidad

En el Apéndice II se presenta la composición taxonómica total de bivalvos y gasterópodos sumando la cantidad de ejemplares de cada taxón de cada muestra.

En la figura IV-25 se presentan un gráfico con los porcentajes (abundancia) de los taxones mejor representados en la asociación del Puerto de Nueva Palmira. En la figura IV-26 y en la figura IV-27 se grafica lo mismo para las asociaciones de Zagarzazú y La Coronilla respectivamente.

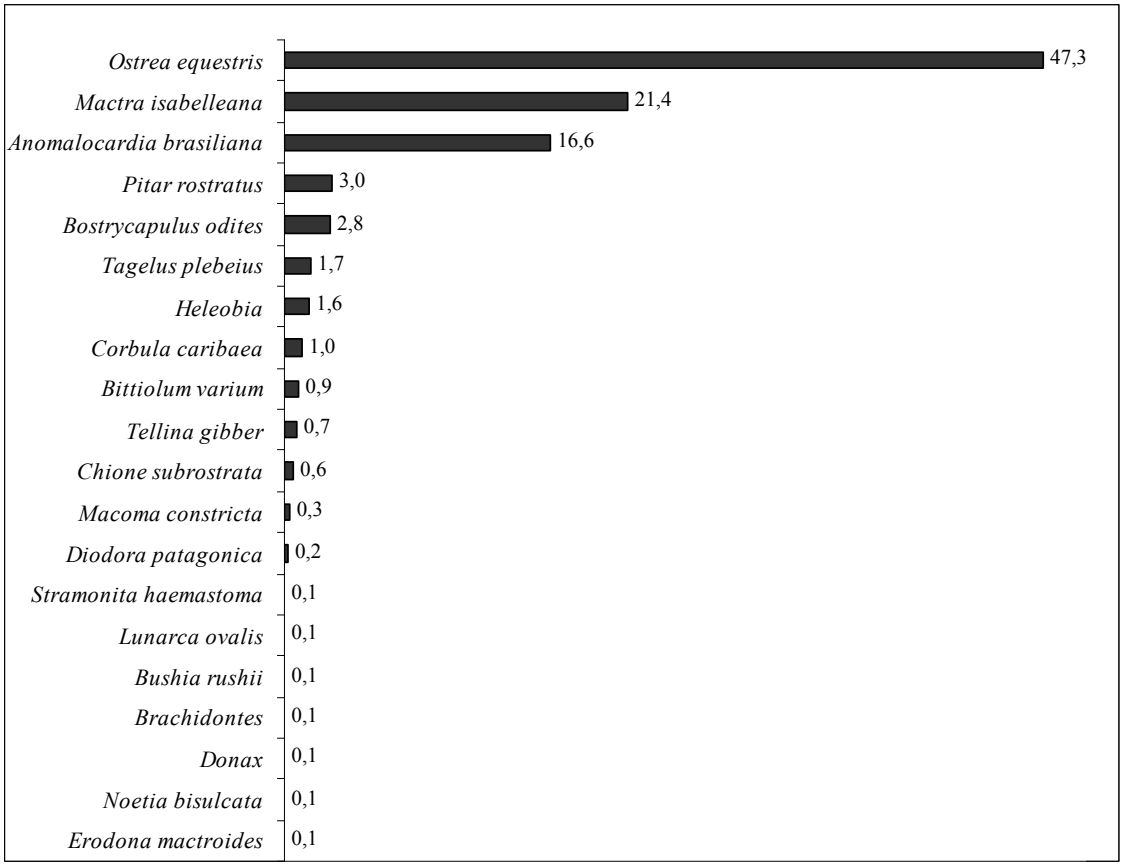


Figura IV-25. Porcentaje total de los taxones más representativos de la asociación del Puerto de Nueva Palmira.

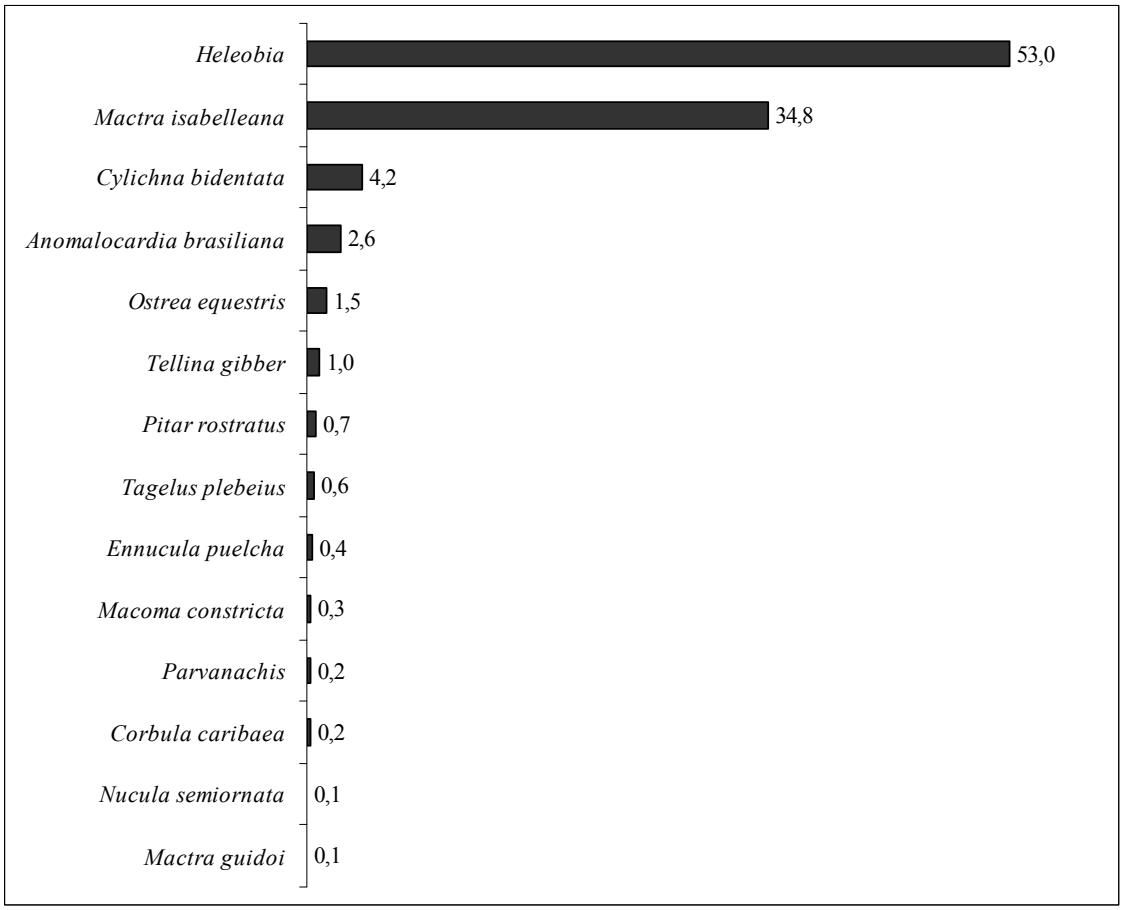


Figura IV-26. Porcentaje total de los taxones más representativos de la asociación de Zagarzazú.

De estos gráficos se desprende que *Ostrea equestris* es el taxón más abundante en las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla, mientras que *Heleobia* cf. *H. australis* es el más abundante en la asociación de Zagarzazú. En el Puerto de Nueva Palmira, *Mactra isabelleana* y *Anomalocardia brasiliana* alcanzan porcentajes superiores al 15% y la primera especie supera el 30% en Zagarzazú. Sin embargo, en La Coronilla, las especies que le siguen en abundancia a *Ostrea equestris*, no llegan al 7%.

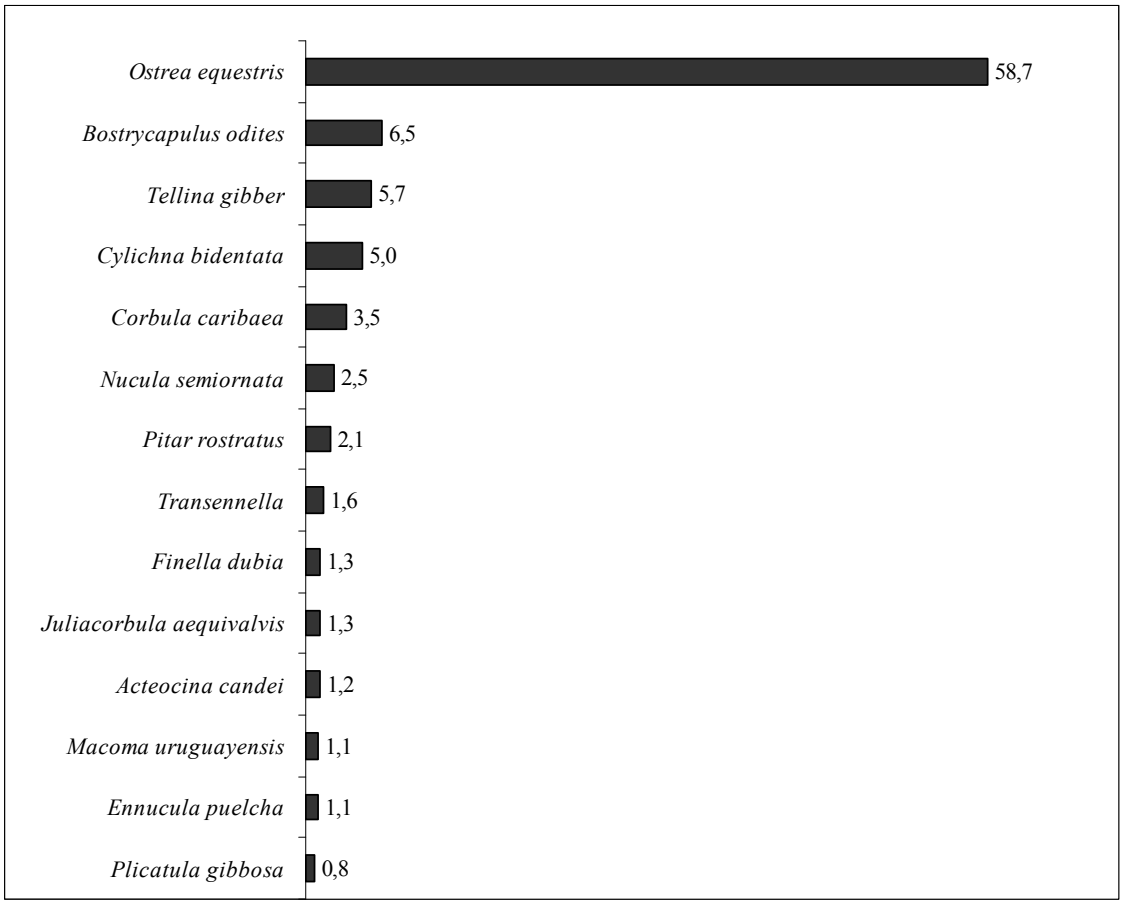


Figura IV-27. Porcentaje total de los taxones más representativos de la asociación de La Coronilla.

3.4. Taxones registrados en trabajos anteriores pero no hallados en las muestras analizadas en esta tesis

Depositados en la FCDPI se hallaron especímenes correspondientes a taxones que no fueron encontrados en las muestras analizadas en esta tesis, pero que forman parte de la fauna de los depósitos marinos pleistocenos.

En la asociación de Zagarzazú, Rojas (2007) reportó la presencia de *Stramonita haemastoma*, *Littoraria flava*, *Buccinanops globulosus*, *Corbula lyoni* y *Macoma uruguayensis*.

Correspondientes a la asociación de La Coronilla, se hallaron especímenes de *Buccinanops globulosus* (FCDPI 4696), *B. cochlidium* (FCDPI 4762), *Melanella* sp. (FCDPI 4283), *Zidona dufresnei* (FCDPI 4242, 4700), *Brachidontes rodriguezii* (FCDPI 4725), *Gastrochaena* sp. (FCDPI 4231, 4737), *Mytilus edulis* (FCDPI 4282) y *Petricola lapicida* (FCDPI 4734).

4. COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA II: POLIPLACÓFOROS

Los quitones representan uno de los llamados grupos menores de moluscos. Son invertebrados marinos, asociados a sustratos rocosos o duros y mayormente habitan la zona intertidal a subtidal (Kaas & Van Belle, 1985). El registro fósil de este grupo es limitadamente conocido debido a que su ocurrencia es esporádica y ocasional, en especial cuando se compara con las clases de moluscos más diversas como los bivalvos y gasterópodos.

Una recopilación y síntesis del registro de los poliplacóforos presentes en los depósitos del Cuaternario marino de Uruguay, representando una parte de los resultados de esta tesis, fue publicada por Rojas & Urteaga (2011) (Anexo I). Allí se compilan no solamente el registro en la asociación de La Coronilla (único depósito pleistoceno donde hasta ese momento se registraron restos de este grupo), sino que también se revisaron los hallazgos de quitones en depósitos holocenos. Para la asociación de La Coronilla se reportaron las especies: *Chaetopleura angulata* (Spengler, 1797), *C. isabellei* (d'Orbigny, 1839), *C. asperrima* (Gould, 1852) e *Ischnochiton striolatus* (Gray, 1828). Las tres primeras especies viven hoy en día en la costa uruguaya (ver resumen en Scarabino, 2003a) mientras que la última se distribuye desde Carolina del Norte hasta Santa Catarina en Brasil (Kaas & Van Belle, 1990; Ríos, 2009).

Al avanzar en el trabajo de esta tesis y *a posteriori* de la publicación de Rojas & Urteaga (2011), se registraron valvas aisladas de quitones en la asociación del Puerto de Nueva Palmira. Estas se hallaron en las muestras PNP1A, PNP3A, PNP4A, PNP6A, PNP3C y PNP4C. La preservación de las valvas no es muy buena, estando fragmentadas y con importantes signos de abrasión. Las valvas están en general muy desgastadas, al punto de que presentan una disminución importante de su tamaño y características morfológicas externas (e.g. ornamentación). Esto ha dificultado en gran manera su determinación a nivel genérico y específico, habiéndose identificado al momento únicamente a la especie *C. isabellei* (Diego Urteaga com. pers., 2014).

5. LOS MOLUSCOS DEL PLEISTOCENO DE URUGUAY: SÍNTESIS, NUEVOS REGISTROS Y DISTRIBUCIÓN TEMPORAL

5.1. Síntesis

En las asociaciones marinas del Pleistoceno se registraron 132 taxones de moluscos; 65 bivalvos, 63 gasterópodos y 4 poliplacóforos. Para obtener esta cifra final se eliminaron los registros a nivel de género de especímenes que no pudieron ser determinados a nivel de especie en caso de que el género estuviera ya representado por alguna especie. Por ejemplo, para aquellos ejemplares que en varias muestras se determinaron como *Brachidontes* sp. no puede descartarse que se trate de *Brachidontes rodriguezii*, identificado en la asociación de La Coronilla. De forma análoga fueron tratados los ejemplares clasificados como *Chaetopleura* sp., *Buccinanops* sp., *Epitonium* sp., *Olivella* sp., *Turbonilla* sp. y *Mactra* sp. ya que dichos géneros están representados por especies que pudieron ser identificadas. El ejemplar hallado en el Puerto de Nueva Palmira clasificado como *Cyrtopleura* sp., corresponde una especie diferente a *Cyrtopleura costata*, registrada en Zagarzazú, por lo que se mantuvo para el conteo. Del mismo modo, el ejemplar clasificado como *Solariorbis* sp. corresponde a una especie diferente a *Solariorbis infracarinatus*, ambos provenientes de la asociación de La Coronilla.

5.2. Nuevos registros de taxones

Como resultado del análisis taxonómico realizado en esta tesis, se registraron nuevos taxones en cada una de las asociaciones pleistocenas estudiadas y algunos de estos registros, representan nuevas menciones para el Pleistoceno marino de Uruguay. Incluso, numerosas especies son por primera vez mencionadas para los depósitos del Cuaternario marino de Uruguay, es decir, incluyendo también a los depósitos del Holoceno.

5.2.1. Nuevos registros para las asociaciones estudiadas

Puerto de Nueva Palmira

De los 54 taxones registrados en esta asociación, 26 representan registros novedosos, prácticamente duplicando (48%) la riqueza reportada previamente en Martínez et al. (2001) y Rojas (2007). Los nuevos taxones hallados en esta localidad son el quitón *Chaetopleura isabellei*, los gasterópodos *Bittiolum varium*, *Boonea jadisi*, *Cerithiopsis fusiformis*, *Costoanachis sertulariarum*, *Crepidula plana*, *Crepidula protea*, *Epitonium* sp., *Iselica anomala*, *Littoraria flava*, *Nassarius* cf. *N. vibex*, *Odostomia* sp., *Parvanachis* sp., *Tegula patagonica*, *Turbonilla multicostata*, *Turbonilla* sp. (difiere de la especie anterior por carecer de ornamentación espiral) y los bivalvos *Barnea lamellosa*, *Juliacorbula aequivalvis*, *Cyrtopleura* sp., *Donax* sp., *Fellaniela vilardeboana*, *Laevicardium* sp., *Limaria* sp., *Mactra guidoi*, *Sphenia fragilis* y *Trachycardium muricatum*. De estos nuevos taxones, 18 se registraron en el nivel A, 8 en el nivel B y 19 en el nivel C (8 de ellos sólo provienen de la muestra PNP3C).

Si bien la presencia de *Bittiolum varium* fue mencionada por Frenguelli (1930), es la primera vez que se colectan ejemplares de esta especie en el yacimiento y se encuentran disponibles para su estudio. Del mismo modo, Roselli (1976) mencionó a *Nassarius* sp. (como *Nassarium* sp.).

Autores anteriores citaron para el Puerto de Nueva Palmira algunos taxones no hallados en este relevamiento ni en Martínez et al. (2001) ni en Rojas (2007). Sin embargo, dado que estos no fueron figurados ni descriptos, ni los ejemplares correspondientes pueden ser consultados, no se han considerado como parte de la asociación. Por ejemplo, Teisseire (1927, 1928) mencionó la presencia de *Buccinanops cochlidium* (como *Bullia cochlidium*) y *B. deformis* (como *Bullia deformis*). Frenguelli (1930) reportó la presencia de *Heleobia charruana* (como *Littoridina charruana*) y *Ostrea puelchana*. Calcaterra (1971) citó a *Crassostrea* sp. y Roselli (1976) la presencia de *Buccinanops cochlidium*, *B. deformis*, *Ostrea puelchana*, *Urosalpinx haneti* (como *U. rushi*), *Brachidontes dominguensis*, *Chlamys* sp. (como *Clamys* sp.), *Glycymeris longior*, *Crepipatella dilatata* (como *Crepidula dilatada* ¿var. *patagonica*?), *Calliostoma* sp., ¿*Olivancillaria*?, *Risomurex nicocheanus* (como *Drupa* (*Drupa*) *necocheana*). Mora (1979) mencionó la presencia de *Chlamys*.

Zagarzazú

La asociación de Zagarzazú contiene la presencia de 36 taxones. Además de los hallados en esta tesis, se incluyen *Stramonita haemastoma*, *Littoraria flava*, *Buccinanops globulosus*, *Corbula lyoni* y *Macoma uruguayensis*, reportados previamente por Rojas (2007). Los taxones registrados por primera vez para esta asociación son 10, representando un incremento de casi un 30% de la riqueza conocida para este depósito. Estos nuevos hallazgos son los bivalvos *Cooperella riosi*, *Cyrtopleura costata*, *Ennucula puelcha*, *Gouldia cerina*, *Laevicardium* sp., *Mactra guidoi*, *Sphenia fragilis* y los gasterópodos *Bostrycapulus odites*, *Epitonium candeanum* e *Iselica anomala*. La muestra de la cual proviene mayor número de nuevos registros es ZZZDOC5, la cual incluye a 7 de los 10 taxones nuevos reportados.

La Coronilla

La asociación de La Coronilla incluye 119 taxones de moluscos. Esta localidad es en la que se ha registrado el mayor número de nuevas ocurrencias con 65 nuevas menciones, algo más que duplicando (55%) la riqueza previamente conocida para esta asociación. Entre los nuevos registros se encuentran los quitones *Chaetopleura isabellei*, *C. asperrima*, *C. angulata* y *Ischnochiton striolatus*. Entre los gasterópodos se encuentran *Acteon* sp., *Bacteridium resticulum*, *Bittiolum varium*, *Bulla occidentalis*, *Caecum* cf. *C. imbricatum*, *Calliostoma* sp., *Cerithiopsis fusiformis*, *Diodora patagonica* (como *Diodora* sp. en Rojas, 2007), *Epitonium* sp., *Eulimastoma engonium*, *Fargoa bushiana* (como *Chrysallida gemmulosa* en Martínez et al., 2001 y Rojas, 2007), *Lucapinella henseli* (como *Lucapinella* sp. en Rojas, 2007), *Notocochlis isabelleana*, *Odostomella carceralis*, *Olivella defiorei*, *Olivella* cf. *O. tehuelcha*, *Peristichia agria*, *Philine* aff. *P. sagra*, *Seila adamsii*, *Solariorbis infracarinatus*, *Teinostoma* sp., *Triphora* cf. *T. medinae*, *Turbonilla abrupta*, *T. arnoldoi*, *T. brasiliensis*, *Turbonilla atypha*, *T. deboeri*, *T. farroupilha*, *T. multicostata* (como *T. americana* en Martínez et al., 2001)), *T. penistoni*, *T. rhabdota*, *T. turris*, Turridae indet, *Solariorbis* sp. y *Volvulella persimilis*. Entre los bivalvos están *Abra aequalis* (como *Abra* sp. en Rojas, 2007), *Adrana patagonica* (como *Adrana* sp. en Rojas, 2007), *Amiantis purpuratus*, *Scapharca chemnitzii*, *Barnea lamellosa*, *Cardiomya cleryana*

(como *Cardiomya* sp. en Rojas, 2007), *Cooperella riosi*, *Juliacorbula aequivalvis*, *Corbula lyoni*, *C. patagonica*, *Crassinella lunulata* (como *Crassinella* sp. en Rojas, 2007), *Ctena pectinella*, *Felaniella vilardeboana*, *Kellia suborbicularis*, *Leptopecten bavayi*, *Lirophora paphia*, *Lithophaga* sp., *Mactra guidoi*, *Mysella* sp., *Ennucula uruguayensis* (como *Nucula* sp. en Rojas, 2007), *Ostrea puelchana*, *Pandora bushiana*, *Pitar* cf. *P. palmeri* (como *Pitar* sp. en Rojas, 2007), *Solen* sp., *Merisca martinicensis* y *Eurytellina angulosa*. La muestra en la que se halló el mayor número de nuevos registros es LC4A con 37 de estos taxones. Le sigue LC3B con 36 y LC3A y LC7B con 35. El nivel C es donde se registró menor cantidad de taxones nuevos en el entorno de 20.

5.2.2. Para el Pleistoceno de Uruguay

De los taxones registrados en las localidades pleistocenas estudiadas, 23 son reportados por primera vez, habiéndose registrado previamente sólo en depósitos holocenos. Estos son *Chaetopleura angulata*, *Chaetopleura isabellei*, *Buccinanops cochlidium*, *Boonea seminuda*, *Cerithiopsis fusiformis*, *Notocochlis isabelleana*, *Olivella tehuelcha*, *Seila adamsii*, *Triphora* cf. *T. medinae*, *Zidona dufresnei*, *Amiantis purpurata*, *Barnea lamellosa*, *Brachidontes rodriguezii*, *Corbula patagonica*, *Crassinella lunulata*, *Felaniella* v*ilardeboana*, *Mactra guidoi*, *Mytilus edulis*, *Ostrea puelchana*, *Petricola lapicida* y los géneros *Calliostoma*, *Lithophaga* y *Solen*.

Chaetopleura angulata fue mencionada por de Mata (1947) para las Areneras de Carrasco. *Chaetopleura isabellei* fue hallada por Sprechmann (1978) en una perforación del Puerto La Paloma. *Buccinanops cochlidium* fue reportado por Ihering (1907) para Punta Carretas. La especie *Boonea seminuda* fue reportada por Martínez (1988) para la Isla de Talas. El género *Calliostoma* está representado en depósitos holocenos por la especie *Calliostoma jucundum* hallada por de Mata (1947) y Martínez et al. (2006). Ejemplares asignados por Rojas (2007) a la especie *Cerithiopsis greeni* provenientes de las localidades de Punta Rasa y Saglia corresponden a *Cerithiopsis fusiformis*, identificada en esta tesis. *Notocochlis isabelleana* fue reportada por primera vez por d'Orbigny (1942) en un depósito cercano al Cerro de Montevideo. Rojas & Urteaga (2011) la mencionaron en el depósito holoceno de Punta Espinillo. *Olivella tehuelcha* fue reportada por Figueiras (1962) para las Areneras de Carrasco y Martínez et al.

(2006) la hallaron en varias localidades holocenas. *Seila adamsii* fue reportada por Piñeiro et al. (1992) y Martínez et al. (2006) en la localidad de Punta Rasa. *Triphora medinae* fue reportada por Parodiz (1955) proveniente de Punta Carretas y Martínez et al. (2006) mencionan su hallazgo en varias localidades holocenas. *Zidona dufresnei* fue hallada por Ihering (1907) en Punta Carretas. *Amiantis purpurata* fue reportada por Ihering (1923) en Punta Carretas y Martínez et al. (2006) la hallaron en la localidad de Punta Rasa. *Brachidontes rodriguezii* fue encontrado por Teisseire (1928) al este del Cementerio de Colonia y Figueiras (1962) en las Areneras de Carrasco. *Corbula patagonica* había sido hallada por de Mata (1947) en la última localidad. La especie *Crassinella lunulata* había sido reportada por Sprechmann (1978) para una perforación del Puerto La Paloma, confirmándose ahora su presencia en el Pleistoceno de Uruguay. Figueiras (1961) reporta la presencia de *Felaniella vilardeboana* en Punta Buceo. *Barnea lamellosa* fue reportada por Figueiras (1962) en las Areneras de Carrasco. Signorelli & Scarabino (2010) indican que *Mactra guidoi* es relativamente común en depósitos cuaternarios, habiendo sido citada previamente como *Mactra patagonica* por varios autores como Figueiras (1961). *Mytlius edulis* fue reportado próximo al Cerro de Montevideo por d'Orbigny (1842), y más recientemente Martínez et al. (2006) hallaron a esta especie en varias localidades del Holoceno. *Ostrea puelchana* había sido citada por Ihering (1907) para Punta Carretas y a pesar de que Roselli (1976) la citó para el Puerto de Nueva Palmira, ahora se confirma su presencia en el Pleistoceno de Uruguay en la localidad de La Coronilla. *Petricola lapicida* fue citada para Isla de Tala por Martínez (1988) y para Saglia por Martínez et al. (2006). La especie *Solen tehuelchus* fue citada por Broggi (1970) para el yacimiento holocénico del Arroyo Valizas. *Lithophaga patagonica* fue citada por Figueiras (1962) para las Areneras de Carrasco.

5.2.3. Para el Cuaternario de Uruguay

De acuerdo a la bibliografía disponible sobre el contenido malacológico de los depósitos del Cuaternario marino de Uruguay (e.g. Figueiras, 1961, 1962; Martínez et al., 2001; Clavijo et al., 2005; Martínez et al. 2006; Rojas et al. 2007), el relevamiento de los depósitos pleistocenos realizado en esta tesis permitió el hallazgo de 47 taxones que se registran por primera vez en los depósitos marinos del Cuaternario de Uruguay. A continuación se presenta una breve descripción de los correspondientes a

gasterópodos y bivalvos ya que los nuevos registros de poliplacóforos puede consultarse en Rojas & Urteaga (2011).

Clase GASTROPODA Cuvier, 1797
Subclase Prosobranchia M. Edwards, 1848
Orden Archaeogastropoda Thiele, 1925
Familia Fissurellidae Fleming, 1822
Subfamilia Fissurellinae Fleming, 1822
Género *Lucapinella* Pilsbry, 1890

Lucapinella henseli (Martens, 1900)
Lámina IV-A

Descripción: conchilla subtriangular, más estrecha en la parte anterior, ligeramente elevada. Orificio oblongo, grande, levemente constreñido en la parte central, ocupa el ápice. Callo interno del orificio estrecho, con su parte posterior redondeada. Fuerte ornamentación con costillas radiales primarias y secundarias (en mayor número en la parte anterior) cruzadas por lamelas concéntricas que dan un aspecto escamoso a la conchilla. Margen crenulado engrosado en ejemplares adultos, levemente elevado en la parte media en vista lateral.
Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) se extiende desde Río de Janeiro a Puerto Quequén en Argentina. Según Rosenberg (2009) alcanza Tierra del Fuego.

Orden Mesogastropoda Thiele, 1925
Familia Caecidae Gray, 1850
Género *Caecum* Fleming, 1813

Caecum* cf. *C. imbricatum
Lámina IV-B

Descripción: conchilla con forma de colmillo, arqueada. Ornamentación de aproximadamente 15 costillas longitudinales no regularmente dispuestas, cruzadas por

costillas transversales. Estas últimas son más notorias hacia la abertura, formando una várice. El mucro es puntiagudo.

Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) se distribuye desde Carolina del Norte hasta Florida, Bahamas, Golfo de México, Texas, Antillas, Venezuela, Brasil (desde Pará hasta San Pablo). El mismo límite austral de distribución figura en Rosenberg (2009).

Familia Vitrinellidae Bush, 1897

Género *Solariorbis* Conrad, 1865

Solariorbis infracarinatus (Gabb, 1881)

Lámina IV-C

Descripción: conchilla muy pequeña, deprimida, biconvexa, de aproximadamente 3 vueltas y media. Ombligo bien desarrollado, se agranda rápidamente con la última vuelta. Las primeras vueltas son pequeñas y en algunos de los especímenes presentan pequeños pliegues radiales; la última vuelta es muy amplia. La periferia de la última vuelta presenta 2 cordones espirales bien desarrollados. Por encima se observan dos costillas débiles y por debajo, en la vista desde la base se desarrollan al menos 3 cordones más (con importancia decreciente). En algunos especímenes, el primero de estos cordones presenta finas estrías. El resto de la base es lisa hasta el ombligo. La abertura se dispone de manera algo oblicua, el margen columelar está engrosado. Presenta un grueso callo parietal.

Distribución geográfica actual: Según Ríos (2009), Rosenberg (2009) y Rubio et al. (2011) se extiende desde Florida, Texas, México, Guatemala, este de Panamá y norte de Brasil (Río Grande do Norte).

***Solariorbis* sp.**

Lámina IV-D

Descripción: conchilla pequeña con aproximadamente 3 ¼ vueltas. Ombligo bien desarrollado y bordeado por una carina. Superficie dorsal levemente convexa. Las

primeras vueltas están levemente hundidas con respecto a las subsiguientes. Sin ornamentación, sólo son visibles las líneas de crecimiento. La abertura es subredondeada, oblicua, de gran tamaño. Callo parietal delgado.

Distribución geográfica actual: no puede determinarse dado que no se ha identificado la especie a la que corresponden los ejemplares. Para la costa de Rocha, Forcelli & Narosky (2015) mencionan la presencia de *Solariorbis* aff. *S. schumeri*, aunque los ejemplares hallados en esta tesis difieren de las características morfológicas de esta especie. Por otro lado, Figueiras & Sicardi (1980) citan la presencia de *Solariorbis* sp. sin describirla ni figurarla.

Género *Teinostoma* A. Adams, 1851

Teinostoma sp.

Lámina IV-E

Descripción: conchilla muy pequeña, de aproximadamente 3 vueltas y media, convexas. Ombligo cubierto parcialmente por un callo que se extiende sobre la pared parietal. Dos vueltas corresponden a la protoconcha, la cual es lisa. La teleoconcha está totalmente ornamentada por micropuntos separados entre sí y más o menos alineados de forma espiral. La abertura es grande, redondeada y el peristoma grueso.

Comentarios: el ejemplar hallado es muy similar a *T. reclusum* (Dall, 1889) en cuanto a su ornamentación, a la protoconcha lisa y ausencia de una costilla en la periferia de la última vuelta. Se diferencia de este en que los micropuntos no están tan regularmente dispuestos, en la forma de la abertura que en *T. reclusum* es cuadrangular, con el labio externo reflejado hacia afuera (ver Rubio et al., 2011). En cuanto a la forma general de la conchilla, es similar a *T. panamense* Rubio, Rolán & Lee, 2011. La distribución de estas dos especies es exclusivamente caribeña. Debido a sus características morfológicas, el ejemplar hallado podría corresponder a una nueva especie.

Familia Cerithiidae Fleming, 1822

Subfamilia Bittinae Cossmann, 1906

Género *Bittiloum* Cossmann, 1906

Bittiolum varium (Pfeiffer, 1840)

Lámina IV-F

Descripción: conchilla pequeña, con unas 8 vueltas. La última vuelta es más angosta que la anterior. Suturas bien definidas. Ornamentación axial consistente en fuertes costillas cruzadas por 3 o 4 cordones espirales por vuelta, que forman nódulos. Base con surcos espirales. Presenta várices características. Abertura con un pequeño canal anterior.

Comentarios: esta especie fue citada por Frenguelli (1930) para el depósito del Puerto de Nueva Palmira, sin figurarla o describirla.

Distribución geográfica actual: según Ríos (1994) se distribuye desde Carolina del Norte a Florida, Texas, Antillas y toda la costa brasileña.

Superfamilia Cerithiopsoidea H. & A. Adams, 1853

Familia Cerithiopsidae Adams & Adams, 1853

Género *Cerithiopsis* Forbes & Hanley, 1849

Cerithiopsis fusiformis (C.B. Adams, 1850)

Lámina V-A

Descripción: conchilla pequeña con un máximo de 7 vueltas preservadas. Forma fusiforme, con vueltas algo convexas. Ornamentación consistente en 3 cordones espirales cruzados por bandas axiales, formando pequeños nódulos en las intersecciones. Al inicio de la teleoconcha se observan los 3 nódulos, de los cuales los dos posteriores tienden a fusionarse. En las últimas vueltas vuelven a diferenciarse. Abertura subcuadrangular con canal sifonal corto y oblicuo.

Comentarios: la descripción de los materiales hallados en esta tesis es similar a la realizada por Rolán & Espinosa (1995) para esta especie y a los materiales figurados por Figueira & Pimenta (2008). En base a las descripciones de estos autores y a la comparación con los ejemplares hallados en esta tesis, los materiales holocenos determinados como *Cerithiopsis greenii* corresponden en realidad a la presente especie.

Distribución geográfica actual: según Rosenberg (2009) se distribuye desde Carolina del Norte al mar Caribe y en Brasil hasta Río de Janeiro. Figueira & Pimenta (2008) la registran en Brasil desde Pernambuco a Rio Grande do Sul.

Superfamilia Epitonioidea S.S. Berry, 1910
Familia Epitoniidae S.S. Berry, 1910
Género *Epitonium* Röding, 1798

Epitonium candeanum (d'Orbigny, 1842)
Lámina V-B

Descripción: conchilla pequeña, alargada. En los materiales hallados se preservan hasta 5 vueltas, moderadamente convexas. Sutura bien marcada. Abertura subcircular con el labio externo algo expandido. Imperforada, con un pequeño escudo parietal que se extiende sobre el área umbilical. Ornamentación axial consistente de numerosas costillas laminares que se extienden dentro de la sutura, aproximadamente en número de 18. Ornamentación espiral consistente en finas y numerosas estrías en los interespacios de las costillas axiales.

Distribución geográfica actual: Clench & Turner (1952) indican que se extiende a través de Florida, Bermuda, Bahamas, Antillas a Barbados. Ríos (2009) agregan Brasil y Uruguay. Figueiras & Sicardi (1972), Scarabino (2004) y Scarabino et al. (2006a) mencionan su presencia en aguas uruguayas.

Orden Neogastropoda Wenz, 1938
Familia Nassaridae Iredale, 1916
Subfamilia Nassariinae Iredale, 1916
Género *Nassarius* Duméril, 1806

Nassarius* cf. *N. vivex (Say, 1922)
Lámina V-C

Descripción: conchilla pequeña, ápice roto. Se preservan 3 vueltas. Últimas vueltas subanguladas por la presencia de un hombro y cada una con un collar por debajo de la sutura. Ornamentación axial de 11 costillas fuertes que no alcanzan la sutura posterior, más fuertes y nodulosas del hombro hacia la parte anterior. Escultura espiral bien marcada, consistente en cordones estrechos, aproximadamente 13 en la última vuelta. Abertura oval. Labio externo recurvado y prominentemente varicoso por detrás. Labio interno algo desgastado con un diente parietal y uno bordeando el canal sifonal. Escudo parietal bien desarrollado, calloso, expandido, que asciende más allá de la mitad de la última vuelta y hasta la base de la fasciola. Fasciola anterior grande formada por varios cordones, de los cuales el posterior forma una cresta. Canal anterior excavado y corto.

Comentarios: el espécimen difiere ligeramente en varios aspectos de la especie *N. vivex*: presenta una gran robustez de la conchilla, una la mayor importancia de la ornamentación espiral en cuanto al número de cordones y su distribución más apretada en las vueltas y en el mayor desarrollo de las costillas axiales en cuanto a su grosor y robustez (mayor que los espacios intercostales en las vueltas anteriores a la última y tamaño similar en la última vuelta). Si bien estas características podrían deberse a que el espécimen hallado pudiera corresponder a una nueva especie del género *Nassarius*, dado que al momento se cuenta con un ejemplar único y que este no está totalmente completo, no es posible al momento evaluar esta posibilidad.

Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) se extiende desde Cabo Cod a Florida, Antillas, Venezuela, Brasil desde Pará a Santa Catarina.

Familia Olividae Latreille, 1825

Subfamilia Olivellinae Troschel, 1869

Género *Olivella* Swainson, 1831

Subgénero *Niteoliva* Olsson, 1956

Olivella defiorei Klappenbach, 1964

Lámina V-D

Descripción: conchilla alargada y delgada. Sutura acanalada y profunda. Los ejemplares constan de 5 vueltas. Última vuelta supera los 2/3 del largo de la conchilla. La abertura excede la mitad de la conchilla. Es estrecha y alargada. Estructura columelar con unos

10 pliegues oblicuos, paralelos entre sí sobre la porción anterior de la pared columelar. El callo columelar está delimitado por una incisión fina y se extiende por encima de la abertura, alcanzando la sutura.

Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) esta especie es endémica de Brasil, desde Espíritu Santo a Santa Catarina.

Orden Heterostropha Fisher,1885

Superfamilia Pyramidelloidea Gray, 1840

Familia Pyramidellidae

Subfamilia Odostominae Pelseener, 1928

Género *Eulimastoma* Bartsh, 1916

Eulimastoma engonium (Bush,1885)

Lámina V-E

Descripción: se trata de una conchilla pequeña, con escasas vueltas (6 aproximadamente) de bordes rectos, sutura bien marcada y oblicua. Cordón espiral posterior a la sutura. Ornamentación espiral en la base. Diente columelar visible en los ejemplares hallados aunque según Pimenta & Absalao (2004) este carácter puede variar. Ombligo de desarrollo variable. Abertura romboidal.

Distribución geográfica actual: según Pimenta & Absalão (2004) ocurre en Estados Unidos (Carolina del Norte, Texas); México (NE Golfo de México); Antillas (Aruba); costas N, NE y SE de Brasil (estados de Pará, Maranhao, Bahía, Espíritu Santo y Río de Janeiro).

Género *Odostomia* Fleming, 1813

***Odostomia* sp.**

Lámina V-F

Descripción: conchilla pequeña, forma algo globosa, de escasas vueltas (6 aproximadamente) con bordes redondeados. Sutura marcada. Presenta un diente columelar visible. Sin ornamentación.

Comentarios: los ejemplares hallados tienen cierta similitud con la especie *Parodizia uruguayensis* Pereira de Medina, 1959, aunque esta especie presenta una morfología variable (e.g. el dibujo que Pereira de Medina, 1959 realiza de esta especie; el espécimen figurado por da Silva & Veitenheimer-Mendes, 2004 y el espécimen presentado en Forcelli & Narosky, 2105). Los especímenes hallados en esta tesis también son similares al género *Sayella* Dall, 1885 (ver Wise, 2000). Dada la regular preservación de la mayoría de los ejemplares registrados en esta tesis, se opta aquí por considerarlos por el momento como *Odostomia* sp.

Género *Fargoa* Bartsch, 1955

Fargoa bushiana (Bartsch, 1909)
Lámina VI-A

Descripción: conchilla pequeña, de escasas vueltas y muy ornamentada. Esta consiste en escultura espiral formada por 3 cuerdas nodulosas de las cuales las primeras dos se encuentran unidas por los nódulos y la restante (posterior en relación a la sutura) es lisa.
Comentarios: materiales referidos como *Chrysallida gemmulosa* en Martínez et al. (2001) y Rojas (2007) corresponden en realidad a esta especie.
Distribución geográfica actual: según Pimenta et al. (2009) ocurre desde la costa atlántica de Estados Unidos hasta Santa Catarina en Brasil.

Género *Odostomella* Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1883

Odostomella carceralis Pimenta, Absalão & Alencar, 2000
Lámina VI-B

Descripción: el único ejemplar hallado se encuentra fragmentado en su ápice y en la base. Se preservan 3 vueltas. Las vueltas tienen perfil convexo. Las suturas son rectilíneas, inclinadas. Ornamentación axial de costillas ortoclinas. Espacios entre las costillas del mismo grosor que estas. Sin ornamentación espiral. Presenta un diente columelar conspicuo.
Comentarios: fue consultado el holotipo de esta especie en el NHM, Londres.

Distribución geográfica actual: hasta el momento sólo conocida en la localidad tipo, Isla Grande, Río de Janeiro (Ríos, 2009).

Subfamilia Pyramidellinae

Género *Peristichia* Dall, 1889

Peristichia agria Dall, 1889

Lámina VI-C

Descripción: conchilla pequeña, alargada. El espécimen con mayor número de vueltas hallado tiene 7. Las vueltas tienen un perfil convexo, siendo la última más globosa que el resto. La parte anterior de las vueltas es parcialmente cubierta por la sutura, la cual es levemente inclinada. Fuerte ornamentación consistente en costillas axiales cruzadas por cordones espirales que tiene como resultado interespacios rectangulares y pequeños nódulos redondeados en las intersecciones. Presenta un solo cordón espiral grueso en la base que se adentra en la abertura. Abertura redondeada ondulada externamente por la ornamentación. El labio externo es grueso, varicoso y sobresale del perfil de las vueltas.
Distribución geográfica actual: Carolina del Norte a Florida, México, Colombia, Antillas, Brasil desde Ceará a Santa Catarina (Pimenta et al., 2008).

Subfamilia Turbonillinae Simroth, 1907

Género *Turbonilla* Risso, 1826

Turbonilla abrupta Bush, 1899

Lámina VI-D

Descripción: conchilla pequeña, alargada, robusta. Enrollamiento algo irregular. Aproximadamente 10 vueltas en los materiales observados. Las primeras vueltas aumentan su tamaño algo abruptamente, en el resto ocurre más gradualmente. Las vueltas son ligeramente convexas. Sutura bien marcada, algo inclinada. Ornamentación de costillas axiales redondeadas, en número de 20, opistoclinas, pueden ser levemente sinuosas. Se proyectan sobre la sutura anterior. Interespacios del mismo grosor que las costillas. Base redondeada y lisa.

Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) se extiende desde las Antillas, México, Brasil (desde Pernambuco hasta Santa Catarina), Argentina. Farinati (1993) menciona que esta especie no ha sido registrada en la costa argentina. Asimismo, Scarabino (2004), Scarabino et al. (2006a) no la incluyen como viviente en la costa uruguaya. Según Rosenberg (2009) se extiende hasta Río de Janeiro.

Tubonilla penistoni Bush, 1899

Lámina VI-E

Descripción: conchilla pequeña, alargada. Especímenes revisados con al menos 10 vueltas moderadamente convexas. Sutura marcada y algo inclinada. Ornamentación axial consistente en unas 16 costillas robustas, redondeadas y levemente sigmoidales con orientación oblícua. Los interespacios están bien delimitados, son similares al grosor de las costillas y profundos que terminan antes de la sutura. Abertura algo alargada.

Distribución geográfica actual: según Rosenberg (2009) no alcanza el hemisferio sur, sin embargo, Absalão & Pimenta (1999) reportan material de esta especie de los estados de Espírito Santo y Rio de Janeiro (Brasil).

Turbonilla atypha Bush, 1899

Lámina VI-F

Descripción: conchilla pequeña, alta, de unas 10 vueltas levemente convexas, especialmente en su mitad anterior. Sutura bien marcada. Ornamentación axial consistente en unas 20 costillas poco definidas que no alcanzan la sutura anterior. Costillas groseramente redondeadas, prácticamente rectas, opistoclinas, haciéndose gradualmente menos prominentes hacia las últimas vueltas. Interespacios estrechos. Base lisa, redondeada. Labio interno engrosado y reflejado.

Distribución geográfica actual: según Rosenberg (2009), se distribuye en Rio Grande do Sul y Uruguay.

Turbonilla rhabdota (Watson, 1886)

Lámina VII-A

Descripción: conchilla pequeña, fuerte. El ejemplar hallado sólo preserva 4 vueltas. Vueltas rectas o levemente convexas, sutura definida. Ornamentación axial consistente en unas 14 costillas rectas, ortoclinas o levemente opistoclinas, terminan abruptamente en la base. Interespacios del doble del grosor que las costillas.

Distribución geográfica actual: Según Pimenta & Absalão (2004) se extiende desde las Antillas y costas norte, sureste y sur de Brasil (Pará, Espíritu Santo, Río de Janeiro, San Pablo y Paraná).

Turbonilla turris (d'Orbigny, 1840)

Lámina VII-B

Descripción: conchilla pequeña, delgada, alargada, con unas 10 vueltas preservadas en los materiales hallados. Vueltas con perfil rectilíneo o levemente convexo. Ornamentación consistente en costillas axiales rectas, ortoclinas o levemente opistoclinas. Alrededor de 18 en la vuelta 7. Interespacios más anchos que las costillas, con muy finas estrías espirales, visibles al microscopio electrónico. Base redondeada, abertura romboide. Labio externo delgado. Sin fisura umbilical ni diente columelar.

Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) se extiende en Brasil en las costas de Pará, Espíritu Santo, Río de Janeiro, San Pablo y Santa Catarina.

Turbonilla farroupilha Pimenta & Absalão, 2004

Lámina VII-C

Descripción: conchilla pequeña, alta, cónica. Vueltas con mayor convexidad en la mitad anterior. Sutura marcada algo sinuosa por la proyección de las costillas axiales. Ornamentación axial consistente en más de 35 costillas ortoclinas o levemente opistoclinas, sinuosas, delicadas y muy cercanas entre sí. Interespacios muy estrechos, aproximadamente la mitad del grosor de las costillas, terminan antes de la vuelta siguiente dejando un espacio liso sobre la sutura. Base redondeada, lisa. Abertura romboidal, redondeada anteriormente.

Distribución geográfica actual: según Pimenta & Absalão (2004) y Rosenberg (2009) se distribuye en aguas brasileñas en Río de Janeiro, Santa Catarina y Río Grande do Sul.

Turbonilla deboeri De Jong & Coomans, 1988

Lámina VII-D

Descripción: conchilla pequeña, alargada con unas 6-7 vueltas registradas en los especímenes observados. Las vueltas son semipiriformes con mayor convexidad en su mitad anterior. Ornamentación axial consistente en costillas rectas, ortoclinas o levemente opistoclinas que se introducen en la sutura anterior. Interespacios mayores que el grosor de las costillas. Escultura espiral consistente de numerosas estrías que difieren en su espaciamiento y grosor. Una estría más ancha y profunda está presente justo por encima de la sutura y en algunos especímenes ocurre hacia la mitad de la vuelta. La base es redondeada con estrías espirales muy delgadas y onduladas. Abertura romboidal.

Distribución geográfica actual: según Rosenberg (2009) su registro se restringe a Aruba (la localidad tipo). Sin embargo, Pimenta & Absalão (2002) la reportan de diversas localidades brasileñas, la más austral, Rio de Janeiro.

Turbonilla brasiliensis Clessin, 1902

Lámina VII-E

Descripción: conchilla pequeña, alargada con unas 9 vueltas en los materiales preservados. Vueltas de perfil casi rectilíneo con una leve constricción hacia la mitad. Ornamentación axial consistente en unas 18 costillas rectilíneas y levemente prosoclinas. Interespacios algo mayores que las costillas con estrías axiales que se ven a gran aumento y estrías espirales y surcos de ancho variable y posición irregular. Un par de los surcos mayores se hallan justo por encima de la sutura y hacia la mitad de la vuelta. Base redondeada, con ornamentación axial y espiral fina. Abertura romboidal. Columela con un diente pequeño.

Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) se extiende en Brasil en los estados de Pernambuco, Alagaos, Bahía, Espíritu Santo, Río de Janeiro, San Pablo, Paraná, Santa Catarina y Río Grande do Sul. Rosenberg (2009) extiende la distribución desde Guyana.

Turbonilla arnoldoi De Jong & Coomans, 1988

Lámina VII-F

Descripción: conchilla pequeña, alargada. Teleoconcha con 5 vueltas anguladas justo por debajo de la mitad de su extensión. Ornamentación consistente en costillas axiales algo sinuosas, ortoclinas o ligeramente opistoclinas y 3 cordones espirales ubicados en la mitad anterior de cada vuelta. Base con ornamentación axial y espiral. Abertura piriforme. Columela con un pequeño pliegue y ombligo muy estrecho.
Distribución geográfica actual: Antillas, Brasil (Amapá, Pará, Pernambuco y Bahía) (Ríos, 2009).

Turbonilla multicostata (C.B. Adams, 1850)
Lámina VIII-A

Descripción: conchilla pequeña, alargada, cónica. Teleoconcha con hasta 8 vueltas, de perfil convexo. Ornamentación consistente de costillas axiales rectilíneas, ortoclinas o levemente prosoclinas que se proyectan sobre la sutura anterior, aproximadamente en número de 30. Interespacios generalmente mayores que el ancho de las costillas cruzados por 5 surcos espirales (6 en la última vuelta) que pueden formar pequeños nódulos al cruzar las costillas axiales. Base alargada con ornamentación axial y espiral. Abertura piriforme.
Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) se extiende en Brasil (Isla de Itamaracá, Pernambuco, Itapuá, Bahía, Río de Janeiro, San Pablo, Santa Catarina, Río Grande do Sul), Uruguay y Argentina. La cita para Uruguay corresponde a Scarabino et al. (2006a) como *Turbonilla paralaminata*.

Familia Amathnidae Ponder, 1988
Género *Bacteridium* Thiele, 1929

Bacteridium resticulum (Dall, 1889)
Lámina VIII-B

Descripción: conchilla muy pequeña, alargada y esbelta. El ejemplar hallado tiene 4 vueltas, de perfil convexo con hombros algo desarrollados. Suturas bien marcadas.

Ornamentación espiral presente que consta de muy finas líneas onduladas. Base alargada, abertura piriforme con el labio interno levemente proyectado hacia la base.
Distribución geográfica actual: Pimenta & Absalão (2001) y Ríos (2009) la reportan en Florida, Bahamas, Caribe colombiano y Brasil (Pernambuco y Río de Janeiro).

Subclase Opisthobranchia M. Edwards, 1848
Orden Cephalaspidea p. Fischer, 188
Superfamilia Acteinoidea d'Orbigny, 1842
Familia Acteonidae d'Orbigny, 1842
Género *Acteon* Montfort, 1810

***Acteon* sp.**
Lámina VIII-C

Descripción: conchilla muy pequeña, oval. El ejemplar hallado preserva 3 vueltas convexas, redondeadas y de aspecto escalonado por el desarrollo de un hombro. Sutura marcada. Ornamentación espiral formada por pequeños surcos groseramente rectangulares separados por pequeños espacios lisos. En la última vuelta preservada, las líneas de surcos espirales tienden a ser más profundos y los espacios entre ellos disminuyen en tamaño y cerca de la mitad de la abertura los surcos se unen. En la porción posterior de cada vuelta, la distancia entre las 2 primeras líneas de surcos es mayor que en las líneas subsiguientes. La última vuelta presenta unas 20 líneas espirales. La abertura está alargada en sentido antero-posterior. Pequeño pliegue columelar.
Comentarios: El espécimen hallado muestra similitudes con la especie *A. mirim* Cunha, 2011 aunque esta es más globosa, las líneas espirales están uniformemente dispuestas en las vueltas y los surcos están más cercanos entre sí. La disposición de las líneas espirales tiene algunas similitudes con *A. danaida* Dall, 1881 ya que estas se hallan más juntas en la parte anterior de las vueltas. Sin embargo, dicha especie posee la primera línea justo por debajo de la sutura (Dall, 1881; Pilsbry, 1893; Marcus, 1970). El presenta ejemplar, difiere de otras especies halladas en aguas brasileñas como *A. pelecais* Marcus, 1972 y *A. candens* Rehder, 1939 principalmente porque estas especies carecen de ornamentación en la mitad posterior de las vueltas (ver Marcus 1974).

Superfamilia Philinoidea J.E. Gray, 1850
Familia Retusidae Thiele, 1926
Género *Volvulella* Newton, 1891

Volvulella persimilis (Mörch, 1875)
Lámina VIII-D

Descripción: conchilla pequeña, de forma alargada, subcilíndrica, involuta. Abertura estrecha, alargada, que se extiende todo el largo de la conchilla, es redondeada en la base. En su extremo apical, la abertura se inclina sobre el ápice de la conchilla y la pared parietal forma una espina o proyección que se encuentra rota o desgastada en los especímenes hallados. La ornamentación espiral consta de finas líneas a ambos extremos de la conchilla y en la parte media consta de líneas más débilmente impresas y más cercanas. Las líneas de la base son más notorias que las del extremo apical.
Distribución geográfica actual: Bermuda, Carolina del Norte, Texas, Antillas, Venezuela, Brasil a Uruguay (Marcus & Marcus, 1960; Harry, 1967, Cachés, 1973; Ríos, 1994).

Familia Philinidae Gray, 1850
Género *Philine* Ascanius, 1772

Philine* aff. *P. sagra (d'Orbigny, 1841)
Lámina VIII-E

Descripción: conchilla muy pequeña, delgada, de forma groseramente cilíndrica aunque se afina hacia el ápice. Ornamentación espiral consistente en filas transversas de hoyos casi circulares u ovalados, superficiales y a veces conectados entre sí por pequeños canales, lo que da el aspecto de una cadena. La abertura abarca prácticamente todo el largo de la conchilla; en ángulo agudo en la parte superior y ensanchándose rápidamente hacia la parte anterior. Labio interno con un callo muy delgado en la pared parietal.
Comentarios: los ejemplares hallados son muy similares morfológicamente a la especie *P. sagra* (d'Orbigny, 1841) tanto en la forma de la conchilla como en ornamentación

(e.g. Pilsbry, 1895). Difiere de esta especie en que no posee, o al menos no se aprecian en el material obtenido, estrías onduladas alternando las líneas de anillos. *P. sagra* se distribuye desde Carolina del Norte a Florida, Antillas, Surinam, Brasil en Amapá y Bahía (Ríos, 2009). Del mismo modo, es similar a *P. indistincta* Ohnheiser & Malaquías, 2013 (*Hermania indistincta* según Chabán et al., 2015) con una distribución geográfica en el Mar del Norte y Mar de Noruega y sur del Mar de Barents. Según Chabán et al. (2015) *P. indistincta* es desde el punto de vista de su morfología externa indistinguible de *P. scabra* (Müller, 1784) (*H. scabra*). Estos autores identifican además de las líneas espirales descriptas para el ejemplar hallado, otras menos notorias que alternan con las anteriores. En los ejemplares reportados en esta tesis, no es posible visualizar estas líneas menos marcadas sea porque no están presentes o por el estado de conservación de las conchillas. *P. scabra* ocurre en Groenlandia, Islandia, Noruega al sur de Hammerfest, Suecia, y desde las islas Británicas al mar Mediterráneo, Madeira y oeste de África (ver Ohnheiser & Malaquías, 2013).

BIVALVIA Linnaeus, 1758

Subclase Protobranchia Woodward, 1892

Orden Nuculoida Dall, 1889

Superfamilia Nuculoidea Gray, 1824

Familia Nuculidae Gray, 1824

Género *Ennucula* Iredale, 1931

Ennucula uruguayensis (E.A. Smith, 1880)

Lámina IX-A

Descripción: conchilla pequeña, muy inequilateral. Borde anterior redondeado, borde posterior anguloso. Margen dorsal anterior convexo, margen ventral curvo, liso en el interior. Presenta líneas de crecimiento finas. Umbones opistogiros, marcados. Dientes fuertes; en las valvas preservadas, en número de 14 anteriores y 5 por detrás del resilífero.

Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) se extiende desde Río de Janeiro a Bahía San Blás en Argentina.

Subclase Pteriomorpha Beulen, 1944
Orden Ostreoida Waller, 1978
Suborden Pectinina Waller, 1978
Superfamilia Pectinoidea Rafinesque, 1815
Familia Pectinidae Rafinesque, 1815
Subfamilia Amusiinae Ridewood, 1903
Género *Paraleptopecten* Waller, 2011

Paraleptopecten bavayi (Dautzenberg, 1900)
Lámina IX-B

Descripción: conchilla pequeña subcircular, equivalva, de altura y ancho subiguales. Valvas escasamente convexas, aurículas subiguales. Ornamentación similar en ambas valvas. Ornamentación radial fuerte consistente en 17-18 costillas de similar grosor a los interespacios. Se desarrollan muy delgadas costillas secundarias en la parte central de las valvas. Ornamentación concéntrica consistente en muy delgadas láminas que se extienden tanto sobre las costillas radiales como sobre los espacios inter-costillas. Aurículas grandes con ornamentación radial y concéntrica, más desarrollada la anterior. Escotadura bisal marcada con aproximadamente 5 dientes.
Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) se extiende desde el este de Colombia, Venezuela, Antillas, Brasil a Uruguay. Scarabino (2003) lo recoge en su lista sistemática de bivalvos vivientes en la costa uruguaya.

Subclase Heterodonta Neumayr, 1884
Orden Veneroida Adams & Adams, 1856
Superfamilia Lucinoidea Fleming, 1828
Familia Lucinidae Fleming, 1828
Subfamilia Lucininae, Fleming, 1828
Género *Ctena* Mörch, 1861

Ctena pectinella (C.B. Adams, 1852)
Lámina IX-C

Descripción: conchilla pequeña, groseramente circular, inequilateral, moderadamente inflada. Margen anterodorsal cóncavo, posterodorsal levemente convexo. Margen anterior redondeado, más amplio que el posterior, margen ventral redondeado, dentado en la parte interna. Umbón marcado, alto, situado levemente hacia la parte posterior. Lúnula marcada, corta, lisa, deprimida. Ornamentación consistente en costillas radiales bajas, apretadas, cruzadas por láminas concéntricas. Costillas radiales divaricadas, tienden a volverse difusas hacia el margen ventral, se intercalan con otras secundarias. Presentan 2 dientes cardinales, de los cuales el anterior es delgado y el posterior robusto; 1 diente lateral anterior alto y desarrollado, 2 dientes laterales posteriores paralelos en la valva derecha y uno en la izquierda. Línea paleal entera.

Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) se extiende desde Florida, Jamaica, Puerto Rico, Brasil (desde Pará hasta San Pablo). Rosenberg (2009) la extienden hasta Río de Janeiro. Figueiras & Sicardi (1979), Scarabino (2003a) y Scarabino et al. (2006a) la mencionan para la costa uruguaya sobre todo en base al hallazgo de valvas sueltas y muy escasos registros vivientes.

Superfamilia Galeommatoidea Gray, 1840

Familia Lasaeidae Gray, 1847

Subfamilia Lasaeinae Gray, 1847

Género *Kellia* Turton, 1822

Kellia suborbicularis (Montagu, 1803)

Lámina IX-D

Descripción: conchilla pequeña, delgada, de forma suborbicular o subcuadrada y convexa. Superficie lisa, sólo con líneas de crecimiento. Umbones prominentes, submedianos, prosogiros. Charnela delgada. La valva izquierda tiene dos dientes cardinales divergentes y altos. La valva derecha sólo tiene un diente cardinal, alto. Ambas tienen un diente lateral delgado ubicado en la parte posterior. Resilífero interno, por debajo del margen de la conchilla que termina en un diente.

Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) en el Océano Atlántico desde Islandia a Florida, Brasil desde San Pablo a Argentina. Figueiras & Sicardi (1979),

Layerle & Scarabino (1984), Scarabino (2003), Scarabino et al. (2006b) reportan esta especie para aguas uruguayas.

Familia Montacutidae Clark, 1855

Género *Mysella* Angas, 1877

***Mysella* sp.**

Lámina X-A

Descripción: conchilla pequeña muy delicada algo más larga que alta y moderadamente inflada. Equivalva, inequilateral, con los umbones ubicados hacia la parte posterior. Escultura de finas líneas concéntricas y en algunos especímenes con líneas radiales. Margen ventral liso. Plataforma cardinal se extiende a ambos lados del umbón y se interrumpe debajo de este donde se halla el resilífero. Valva izquierda con dientes indistintos o sin dientes según los autores (e.g. Gofas & Salas, 2008; Ituarte et al., 2012). Valva derecha con dos dientes laterales (según Gofas & Salas, 2008) que bordean el resilífero, separados del margen dorsal por surcos. Entre los materiales hallados es posible la presencia de al menos 2 especies. Una de ellas posee los dientes en la valva derecha de tamaño similar y en otra, el diente anterior duplica en tamaño al posterior; además del desarrollo de los surcos. Por el momento no ha sido posible identificar estos especímenes a nivel de especie.

Superfamilia Mactroidea Lamarck, 1809

Familia Mactridae Lamarck, 1809

Subfamilia Mactrinae Lamarck, 1809

Género *Mactra* Linnaeus, 1767

Mactra guidoi Signorelli & Scarabino, 2010

Lámina X-B

Descripción: conchilla alargada, elíptica, equilateral. Umbones levemente prosogiros. El área posterior está delineada por una cresta débilmente marcada. Sin ornamentación.

Charnela heterodonta con dientes cardinales y laterales pequeños en relación al tamaño de las valvas. La valva derecha posee 2 dientes cardinales y 2 dientes laterales anteriores y posteriores paralelos entre sí, de los cuales el ventral es el más robusto. La valva izquierda posee 2 dientes cardinales que forman una V invertida, el posterior está flanqueado por una lámina accesoria; un diente lateral anterior y uno posterior. El seno paleal es corto y redondeado.

Distribución geográfica actual: según Signorelli & Scarabino (2010) se extiende desde Espíritu Santo en Brasil a Península Valdéz en Argentina.

Superfamilia Tellinoidea Blainville, 1814

Familia Tellinidae Blainville, 1814

Subfamilia Tellininae Blainville, 1814

Género *Eurytellina* Fischer, 1887

Eurytellina angulosa (Gmelin, 1791)

Lámina X-C

Descripción: conchilla subtrigonal, levemente inflada con la valva izquierda más convexa y con una leve inclinación posterior hacia la derecha. Umbones hacia la parte posterior, en punta. Margen anterior redondeado, margen posterior corto y recto, trunco; margen ventral algo convexo, con una elevación en la parte posterior. Margen anterodorsal y anteroposterior de largo similar, algo convexos. Ornamentación consistente en surcos concéntricos marcados separados por bandas anchas, algo elevadas similar en ambas valvas. En los ejemplares hallados se observan finas líneas radiales. Una cresta posterior poco marcada ocurre en la valva derecha y un surco poco marcado ocurre en la izquierda. Respecto a la charnela, la valva izquierda presenta un diente anterior bífido y un diente posterior laminar muy delgado, un diente lateral anterior pequeño y el posterior moderadamente desarrollado. En la valva derecha posee un diente cardinal posterior bífido y un diente laminar anterior engrosado; el diente lateral anterior y posterior bien desarrollados. Impresiones musculares bien impresas. Seno paleal similar en valvas opuestas, grande, ascendiendo gradualmente en la parte posterior con la parte más alta frente al umbón. Se extiende cerca de la impresión muscular anterior pero sin tocarla, cayendo a cierto ángulo hacia la línea paleal con la

cual es extensamente confluente. Una pequeña cicatriz interlinear se extiende desde el seno paleal y la impresión muscular anterior.

Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) se distribuye desde Carolina del Norte a Florida, Antillas, Venezuela, Brasil hasta Uruguay. Sin embargo, Scarabino & Zaffaroni (2004) la excluyen de la costa uruguaya considerando que la proveniencia del material de esta especie analizado por Boss (1968) es errónea. Además, ningún material conocido para la costa atlántica uruguaya es atribuible a esta especie.

Género *Merisca* Dall, 1900

Merisca martinicensis (d'Orbigny, 1853)

Lámina X-D

Descripción: conchilla groseramente oval, sólida. Valvas moderadamente infladas con una flexión hacia la derecha. Umbones subcentrales. Margen anterior redondeado, margen ventral convexo con una fuerte muesca hacia la parte posterior. Margen posterior corto y truncado oblicuamente. Escultura consistente en fuertes crestas concéntricas (unas 8 por mm). Sin ornamentación radial. En la valva izquierda, dos dientes cardinales. El anterior fuerte y bífido y el posterior laminar. Dientes laterales como engrosamientos de la placa charnelar. En la valva derecha, dos dientes cardinales de los que el posterior es fuerte y bífido y el anterior laminar engrosado. Los 2 dientes laterales fuertes. Seno paleal similar en ambas valvas, sube posteriormente hasta más de la mitad de la conchilla y se extiende cercano a la impresión muscular anterior. Se arquea centralmente y se extiende paralelo a la línea paleal por aproximadamente la mitad de su largo ventral.

Comentarios: las características del seno paleal diferencian a esta especie de otras similares como *Merisca aequistriata* (ver Boss, 1966).

Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) se distribuye desde el sur de Florida, Antillas, Brasil (Amapá hasta Santa Catarina). Según Rosenberg (2009) alcanza sólo las costas de Río de Janeiro.

Familia Semelidae Stoliczka, 1870

Género *Abra* Lamarck, 1818

Abra aequalis (Say, 1822)

Lámina XI-A

Descripción: conchilla inflada, de forma subtriangular a orbicular, algo rostrada posteriormente. Umbón levemente posterior. Ambas valvas poseen 2 dientes cardinales siendo el anterior el más desarrollado, especialmente en la valva izquierda. El diente posterior de la valva izquierda está prácticamente reducido a una lámina. Seno paleal profundo y amplio, redondeado.

Distribución geográfica actual: según Mikkelsen & Bieler (2008) se extiende desde Maryland a Florida, Bermuda, Antillas, Golfo de México, América Central, América del Sur hasta Brasil. Rosenberg (2009) incluye como límite austral el estado de Río de Janeiro.

Superfamilia Veneroidea Rafinesque, 1815

Familia Veneridae Rafinesque, 1815

Subfamilia Chioninae Frizzell, 1936

Género *Lirophora* Conrad, 1862

Lirophora paphia (Linnaeus, 1767)

Lámina XI-B

Descripción: conchilla trigonal, sólida. Margen dorsal posterior recto, largo. Margen dorsal anterior cóncavo, corto. Umbón prosogiro, ubicado en el tercio anterior. Lúnula marcada. Fuerte ornamentación espiral formada por gruesas láminas, inclinadas hacia la parte dorsal, revirtiendo la inclinación en la parte posterior. Cada lámina presenta en su porción ventral, líneas radiales. Margen interno de la conchilla dentado. Seno paleal somero, anguloso. En la valva izquierda, el diente cardinal anterior es laminar y curvado, más grueso en la base. El diente cardinal medio es grueso y subtriangular, el diente cardinal posterior es laminar, largo.

Distribución geográfica actual: Florida, Bahamas, Antillas, Golfo de México, Caribe, Amèrica del Sur hasta Brasil (Mikkelsen & Bieler). Según Ríos (2009) en la costa brasileña se distribuye desde Amapá hasta Rio Grande do Sul. Según Rosenberg (2009) llega hasta Santa Catarina. Ríos (1994, 2009) y Denadai et al. (2006) incluyen a

Uruguay dentro de la distribución geográfica de esta especie. Sin embargo, revisiones sobre los moluscos de la costa uruguaya no mencionan la presencia de esta especie (Scarabino, 2003; Menafra et al., 2006; Scarabino et al., 2015).

Subfamilia Pitarinae Stewart, 1930

Género *Pitar* Romer, 1857

Pitar* cf. *P. palmeri Fischer-Piette & Testud, 1967

Lámina XI-C

Descripción: conchilla subtrigonal, convexa con umbones grandes prosogiros, en el tercio anterior. Ornamentación concéntrica de finas estrías. Lúnula marcada. Parte anterior en punta, parte posterior algo trunca. Margen ventral suavemente convexo. Margen dorsal anterior levemente convexo o recto. Margen dorsal posterior levemente convexo. Algunos ejemplares de los hallados preservan líneas radiales. Charnela delgada y pequeña para el tamaño de la conchilla. En la valva izquierda consta de 3 dientes cardinales; el anterior laminar y curvado y el mediano fuerte y trigonal y el posterior laminar, largo; un diente lateral anterior laminar y paralelo al borde dorsal. En la valva derecha hay 2 dientes cardinales laminares paralelos, 2 dientes laterales anteriores paralelos entre sí y con el borde dorsal, 1 diente lateral posterior laminar y separado en dos porciones, muy delgado. Seno paleal ascendente, corto y puntiagudo.

Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) se distribuye en Brasil en Cabo Frío, Río de Janeiro hasta Santa Catarina. Fischer-Piette & Testud (1967) mencionan dentro de la distribución de esta especie, las costas de Bahía, Porto Alegre y Río de Janeiro. En Rosenberg (2009) figura desde Alagoas hasta Río de Janeiro.

Familia Petricolidae Deshayes, 1831

Género *Cooperella* Carpenter, 1864

Cooperella riosi Huber, 2010

Lámina XI-D

Descripción: conchilla pequeña, frágil, casi equilateral. Umbón prosogiro. Seno paleal marcado, alcanza más de la mitad de la conchilla. Sin ornamentación. Charnela de la

valva izquierda con 3 dientes cardinales divergentes, el del medio bífido. 2 dientes divergentes en la valva derecha. Sin dientes laterales.

Comentarios: Huber (2010b) erige esta especie para separarla de *C. atlantica*, la cual se distribuye desde Colombia hacia el norte y muestra algunas diferencias morfológicas.

Distribución geográfica actual: Colombia, Brasil (desde Espírito Santo a Rio Grande do Sul) (Ríos, 1994; Mikkelsen & Bieler, 2008; Rosenberg, 2009 basados en *C. atlantica*). Huber (2010b) la reporta en Colombia y varios puntos de la costa brasileña.

Superfamilia Myoidea Lamarck, 1809
Familia Corbulidae Lamarck, 1818
Género *Juliacorbula* Olsson & harbison, 1953

Juliacorbula aequivalvis (Philippi, 1836)
Lámina XII-A

Descripción: conchilla redondeada trigonal, parte posterior rostrada. Margen anterior redondeado. Valvas levemente inequivalvas, inequilaterales, con fuertes crestas comarginales. Algunos ejemplares muestran finas líneas radiales.

Distribución geográfica actual: según Mikkelsen & Bieler (2008) y Rios (2009) se extiende desde Florida, Antillas, Surinam a Brasil (Ceará hasta San Pablo).

Orden Pholadina Adams & adams, 1858
Superfamilia Pholadoidea Lamarck, 1809
Familia Pholadidae Lamarck, 1809
Subfamilia Pholadinae Lamarck, 1809
Género *Cyrtopleura* Tryon, 1862

Cyrtopleura costata (Linnaeus, 1758)
Lámina XII-B

Descripción: conchilla alargada, oval, redondeada anterior y posteriormente. Umbones ubicados en la parte anterior de las valvas. Fuerte ornamentación radial consistente en

aproximadamente 27 costillas que se extienden en toda la superficie de las valvas aunque está más desarrollada en la parte anterior y posterior de la conchilla. Esta ornamentación se refleja en la parte interna representada por huecos y surcos alineados regularmente. Ornamentación concéntrica relativamente débil de crestas bajas que se expresan junto con las líneas de crecimiento. Área umbonal compleja con pliegues en el margen dorsal, reflexión umbonal, extremo dorsal del condróforo e impresión muscular. Mesoplax (placa dorsal accesoria) calcáreo con forma de T o mariposa, apófisis cóncavas y con forma de cuchara.

Distribución geográfica actual: según Turner (1954) y Kennedy (1974) alcanza Río de Janeiro en Brasil. Según Ríos (2009) se extiende desde el sur de Massachussets a Florida, Texas, Antillas, Surinam, Brasil (desde Pará a Rio Grande do Sul). Según Rosemberg (2009) sólo llega hasta Santa Catarina.

Subclase Anomalodesmata Dall, 1889
Orden Pholadomyoida Newell, 1965
Superfamilia Pandoroidea Rafinesque, 1815
Familia Pandoridae Rafinesque, 1815
Género *Pandora* Bruguière, 1797

Pandora bushiana Dall, 1886
Lámina XII-C

Descripción: conchilla delgada, frágil, elongada. Valvas inequilaterales e inequivalvas. Valva izquierda convexa y valva derecha aplanada y levemente cóncava. Umbones ubicados en la parte anterior. Margen ventral redondeado, convexo, elevándose posteriormente y a veces con una indentación posterior. Margen dorsal anterior levemente cóncavo, corto. Margen dorsal posterior muy largo, levemente convexo, a veces asciende levemente posteriormente. En la valva izquierda se extiende una cresta desde el umbón a la base del margen posterior. Ornamentación concéntrica muy poco marcada, se observan líneas radiales.

Distribución geográfica actual: Según Ríos (2009) se extiende desde Carolina del Norte a Florida, Antillas y Brasil desde Amapá a Río Grande do Sul. Según Rosenberg (2009) llegaría hasta el sur de Santa Catarina.

Superfamilia Poromyoidea Dall, 1886

Familia Cuspidariidae Dall, 1886

Género *Cardiomya* A. Adams, 1864

Cardiomya cleryana (d'Orbigny, 1842)

Lámina XII-D

Descripción: conchilla oval, rostrada posteriormente. Borde anterior redondeado, borde posterior rostrado, borde posterodorsal convexo. Valvas convexas. Ornamentación radial de alrededor de 25 costillas de las cuales las más fuertes y distanciadas se encuentran en la parte posterior. Presenta finas estrías concéntricas. Resilífero triangular central. Posse un diente lateral posterior en la valva derecha.

Distribución geográfica actual: según Ríos (2009) y Rosenberg (2009) se extiende desde Río de Janeiro a Tierra del Fuego.

5.3. Distribución en el tiempo

En la tabla IV-24 se presenta la distribución en tiempo geológico de los moluscos hallados en los depósitos pleistocenos. Las celdas en blanco indican la ausencia del taxón en cuestión en los depósitos holocenos y/o en la costa uruguaya actual. Los signos de interrogación indican falta de información o que existen dudas respecto a si el o los ejemplares hallados en esta tesis corresponden a la especie identificada en la literatura.

Tabla IV-24. Distribución temporal de los moluscos hallados en los depósitos pleistocenos.

Taxón	Pleistoceno	Holoceno Medio-Tardío	Actualmente en Uruguay
Abra aequalis			
Abra uruguayensis			
Acteocina candei			
Acteon sp.			?
Adrana patagonica			
Aequipecten tehuelchus			
Amiantis purpurata			
Scapharca chemnitzii			
Anatina anatina			
Anomalocardia brasiliana			
Atrina seminuda			
Bacteridium resticulum			
Barnea lamellosa			
Bittiolum varium			
Boonea jadisi			
Boonea seminuda			
Bostrycapulus odites			
Buccinanops globulosus			
Bulla occidentalis			
Bushia rushii			
Caecum cf. *C. imbricatum*			
Calliostoma sp.			
Cardiomya cleryana			

Cerithiopsis fusiformis			
Lirophora paphia			
Transenella sp.			
Cooperella riosi			
Corbula caribaea			
Juliacorbula aequivalvis			
Corbula lyoni			
Corbula patagonica			
Costoanachis sertulariarum			
Crassinella lunulata			
Crepidula plana			
Crepidula protea			
Ctena pectinella			
Cyclinella tenuis			
Cylichna bidentata			
Cyrtopleura costata			
Cyrtopleura sp.		?	
Diodora patagonica			
Donax sp.			?
Ennucula puelcha			
Epitonium albidum			
Epitonium candeanum			
Epitonium georgettinum			
Erodona mactroides			
Ervilia concentrica			
Eulimastoma engonium			
Fargoa bushiana			
Felaniella vilardeboana			
Finella dubia			
Gouldia cerina			
Heleobia cf. *H. australis*			
Iselica anomala			
Kellia suborbicularis			
Laevicardium sp.			
Paraleptopecten bavayi			

Limaria sp.			
Lithophaga sp.		?	
Littoraria flava			
Lottia subrugosa			
Lucapinella henseli			
Lunarca ovalis			
Macoma constricta			
Macoma uruguayensis			
Mactra guidoi			
Mactra isabelleana			
Musculus sp.			
Mysella sp.			?
Nassarius cf. *N. vibex*			
Notocochlis isabelleana			
Chione subrostrata			
Noetia bisulcata			
Nucula semiornata			
Ennucula uruguayensis			
Odostomella carceralis			
Odostomia sp.		?	?
Olivella defiorei			
Olivella cf. *O. tehuelcha*			
Ostrea puelchana			
Ostrea equestris			
Pandora bushiana			
Parvanachis sp.			
Peristichia agria			
Philine aff. *P. sagra*			
Phlyctiderma semiaspera			
Pitar cf. *P. palmeri*			
Pitar rostratus			
Plicatula gibbosa			
Scapharca brasiliana			
Seila adamsii			
Semele proficua			

Siphonaria lessoni			
Solariorbis infracarinatus			
Solen sp.		?	
Sphenia fragilis			
Stramonita haemastoma			
Tagelus plebeius			
Tegula patagonica			
Teinostoma sp.			?
Merisca martinicensis			
Eurytellina angulosa			
Tellina gibber			
Trachycardium muricatum			
Triphora cf. *T. medinae*			
Turbonilla abrupta			
Turbonilla arnoldoi			
Turbonilla brasiliensis			
Turbonilla atypha			
Turbonilla deboeri			
Turbonilla farroupilha			
Turbonilla multicostata			
Turbonilla penistoni			
Turbonilla rhabdota			
Turbonilla turris			
Turbonilla uruguayensis			
Turridae indet.		?	
Urosalpinx haneti			
Solariorbis sp.			?
Volvulella persimilis			
Chaetopleura angulata			
Chaetopleura asperrima			
Chaetopleura isabellei			
Ischnochiton striolatus			
Gastrochaena sp.			
Petricola lapicida			
Buccinanops cochlidium			

Melanella sp.			?
Zidona dufresnei			
Brachidontes rodriguezii			
Mytilus edulis			

De las especies registradas en el Pleistoceno, 69 se registran también en el Holoceno, mientras que 58 han sido halladas exclusivamente en esta época. La ausencia de estos taxones en los depósitos holocenos podría deberse a tres razones: un problema de muestreo, a la incidencia de factores tafonómicos o a que algún o algunos factores ecológicos no fueron favorables para su establecimiento en la costa uruguaya durante esta época. Respecto a la primera alternativa, si bien los depósitos holocenos en Uruguay son bastante más numerosos que los pleistocenos, salvo en algunos casos puntuales (como las Areneras de Carrasco), la malacofauna se conoce a través del estudio de una o escasas muestras por localidad (por ejemplo, Martínez et al., 2006). Por ello, es posible que si se incrementa el esfuerzo de colecta en los depósitos holocenos –tal como se ha realizado en esta tesis para los pleistocenos- aumente el número de especies presentes en ambas épocas. En este caso, lo esperable sería hallar para el Holoceno aquellas especies que se han registrado en las asociaciones pleistocenas y que viven hoy en día en la costa uruguaya (13 taxones). En cuanto a la segunda alternativa, la gran mayoría de los taxones pleistocenos que viven hoy en la costa uruguaya provienen de la asociación de La Coronilla, en la cual la litología y los atributos tafonómicos de los fósiles indican condiciones calmas de depositación. Por contrapartida, los depósitos holocenos con mayor riqueza de especies son los depósitos arenosos y donde los fósiles muestran signos de transporte; mientras que los depósitos pelíticos son mucho menos diversos y formados en ambientes más restringidos (e.g. Martínez et al., 2006; Rojas, 2007). Por último, también es probable que algunos factores ecológicos como el sustrato o la temperatura del agua en el caso de las especies extralimitales sea la causa de su ausencia en los depósitos holocenos (ver página 223).

6. DIVERSIDAD DE LAS ASOCIACIONES PLEISTOCENAS

A continuación se presentan los resultados de los índices de diversidad calculados para las muestras de cada localidad estudiada. La tabla IV-25 incluye los resultados para las muestras del Puerto de Nueva Palmira, la tabla IV-26 para las muestras de la asociación de Zagarzazú y la tabla IV-27 para las muestras del depósito de La Coronilla.

Tabla IV-25. Índices de diversidad por muestra, Puerto de Nueva Palmira.

	PNP1A	PNP3A	PNP4A	PNP6A	PNP1B	PNP3B	PNP3C	PNP4C
Riqueza S	31	33	35	31	30	**17**	**41**	32
Especímenes	2041	3582	2212	3557	2067	94	3848	2644
Dominancia D	0.3138	0.2946	0.3059	0.3135	0.3308	0.3105	0.3201	0.3946
Simpson 1-D	0.6862	0.7054	0.6941	0.6865	0.6692	0.6895	0.6799	0.6054
Shannon_H	1.544	1.592	1.665	1.506	1.483	**1.75**	1.608	**1.371**
H máx.	3,43	3,5	3,55	3,43	3,4	2,8	3,71	3,46
Hmáx-H	1,886	1,908	1,885	1,924	1,917	**1,050**	**2,102**	2,089
Equitatividad J	0.4496	0.4552	0.4684	0.4384	0.4359	**0.6176**	0.4329	**0.3955**
Chao-1	46	36	57.75	45	35.6	72	50.75	43

En el Puerto de Nueva Palmira, en base a las muestras estudiadas, la riqueza varió entre 17 y 41. La muestra con mayor riqueza de especies es PNP3C y la de menor riqueza es PNP3B. En PNP3C es donde se recuperó el mayor número de especímenes y en la que se registró la mayor cantidad de especies nuevas para la asociación. La muestra PNP3B es la que cuenta con menor cantidad de especímenes ya que como se mencionó en el Capítulo III el tamaño de muestra obtenido fue sensiblemente menor.

Todas las muestras del Puerto de Nueva Palmira presentan una baja diversidad al tomar en cuenta la abundancia de los taxones, ya que se hallan lejos del valor máximo en los índices de Shannon y Equitatividad. Ocurre que la muestra PNP3B, la que presenta la menor riqueza de especies, es la más diversa, mientras que la muestra PNP3C, la más rica en taxones es la menos diversa. Esto es probable que se deba a que la muestra PNP3B posee pocos especímenes y aún así contiene 17 taxones que al menos alcanzan el 1% de la abundancia. En el caso de las muestras del nivel C, dos taxones (*O. equestris* y *M. isabelleana*) representan el 80% de los especímenes, mientras que el resto tiene una abundancia muy baja. En las muestras del nivel A, se registra un tercer

taxón (*A. brasiliana*) que aporta a aquellos que son más abundantes. En cuanto al índice de Dominancia, en ninguna de las muestras alcanza el valor de 0,4 por lo que están alejadas del valor máximo (1). Aquella que presenta el mayor valor es PNP4C, en la que *O. equestris*, cercana al 60%, se halla en mayor proporción.

Tabla IV-26. Índices de diversidad por muestra, Zagarzazú.

	ZZZDOC1	ZZZDOC3	ZZZDOC5	ZZZDOC7	ZZZDOC9
Riqueza S	20	22	**23**	21	19
Especímenes	4991	4524	7314	1188	785
Dominancia D	0,4618	0,413	0,4579	**0,5455**	**0,2793**
Simpson 1-D	0,5382	0,587	0,5421	0,4545	0,7207
Shannon_H	**1,009**	1,122	1,085	1,099	**1,657**
H máx.	2,99	3,09	3,14	3,04	2,94
Hmáx-H	1,981	1,968	**2,055**	1,941	**1,283**
Equitabilidad J	**0,3368**	0,3628	0,3462	0,3609	**0,5628**
Chao-1	22,5	36	23,5	24,75	29

En Zagarzazú la riqueza de especies se ubicó entre 19 y 23. La muestra ZZZDOC5 es la más rica y también la que registra por amplio margen el mayor número de especímenes. En esta se hallaron 7 de los 10 nuevos registros de especies para la asociación de Zagarzazú. La muestra ZZZDOC9 es la de menor riqueza y también la que contuvo el menor número de especímenes.

En esta asociación, los índices de riqueza y abundancia muestran una baja diversidad ya que en ninguna de las muestras se alcanza la mitad del valor máximo, salvo en la muestra ZZZDOC9 donde el índice de Equitabilidad supera el valor de 0,5. Esta es la única muestra en la cual el taxón más abundante no supera el 50%. La muestra menos diversa según el índice de Shannon es ZZZDOC5, la muestra con mayor riqueza y la menos diversa según el de Equitatividad es ZZZDOC1, en la que las dos especies más abundantes superan el 92% de los especímenes. El índice de Dominancia en las muestras de Zagarzazú sólo supera la mitad del valor máximo en la muestra ZZZDOC7 donde *M. isabelleana* supera el 72% del total de taxones. El menor valor se obtiene en la muestra ZZZDOC9, la muestra más diversa según los índices que consideran riqueza y abundancia.

Tabla IV-27. Índices de diversidad por muestra, La Coronilla.							
	LC3A	LC4A	LC1B	LC3B	LC7B	LC12C	LC14C
Riqueza S	73	75	71	79	**80**	**60**	61
Especímenes	2849	3647	5753	8738	5358	9703	18001
Dominancia D	0,2492	0,251	0,1244	0,1273	0,1608	**0,6446**	**0,7376**
Simpson 1-D	0,7508	0,749	0,8756	0,8727	0,8392	0,3554	0,2624
Shannon_H	2,231	2,173	**2,589**	**2,596**	2,478	1,036	**0,7807**
H máx.	4,29	4,32	4,26	4,37	4,38	4,09	4,11
Hmáx-H	2,059	2,147	**1,671**	**1,774**	1,902	3,054	**3,329**
Equitabilidad J	0,5201	0,5033	**0,6073**	**0,5941**	0,5654	0,253	**0,1899**
Chao-1	86	84,1	84	86,09	90	73	71,11

En La Coronilla, la riqueza de especies muestra variaciones entre 60 y 80. La muestra más diversa es LC7B, le sigue LC3B y la menos diversa es LC12C. Se comprueba que las muestras del nivel C son las menos ricas a pesar de que son las que registran el mayor número de especímenes colectados. Asimismo, en el nivel C es donde se encontró la menor cantidad de nuevos taxones reportados en esta asociación. La muestra LC4A es la que contiene la mayor cantidad de nuevos registros (37).

En La Coronilla ocurre algo similar a lo que sucede en las otras asociaciones ya que por ejemplo el índice de Shannon no alcanza la mitad de su valor máximo en la mayoría de las muestras. La muestra más diversa es LC1B y en general las 3 del nivel B, mientras que las muestras del nivel C son las menos diversas. En el nivel B, los taxones se encuentran más equitativamente distribuidos; la Equitatividad se ubica en un valor de 0,6 en LC1B y LC3B; mientras que en el nivel C, *O. equestris* supera ampliamente los porcentajes del resto de las especies. El índice de Dominancia se ubica muy bajo en las muestras del nivel B y A y supera 0,7 en la muestra LC14C donde *O. equestris* supera el 85% de los especímenes y el resto de los taxones se encuentra en proporciones muy bajas.

6.1. Comparación de los índices de diversidad entre todas las muestras

Considerando ahora la riqueza de especies de las tres asociaciones, en la figura IV-28 se comprueba que las muestras de La Coronilla son bastante más ricas que las del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú, lo cual puede deberse a condiciones tafonómicas

y/o paleoecológicas más favorables. Zagarzazú es la localidad donde se observa la menor variación de riqueza entre las muestras, que provienen todas del mismo nivel de acumulación.

Respecto al índice de Shannon (representado como Hmáx-H), las muestras de La Coronilla LC12C y LC14C son las que poseen los valores más bajos; el resto de ellas tienen una diversidad más o menos similar, siendo mayor en PNP3B, ZZZDOC9 y las muestras del nivel B de La Coronilla.

En cuanto al índice de Equitatividad, los valores más altos fueron obtenidos en las muestras de La Coronilla (excepto en LC12C y LC14C, que muestran los valores más bajos) y en PNP3B y ZZZDOC9. Las muestras del Puerto de Nueva Palmira muestran una variación acotada en este índice, al igual que las de Zagarzazú (exceptuando ZZZDOC9).

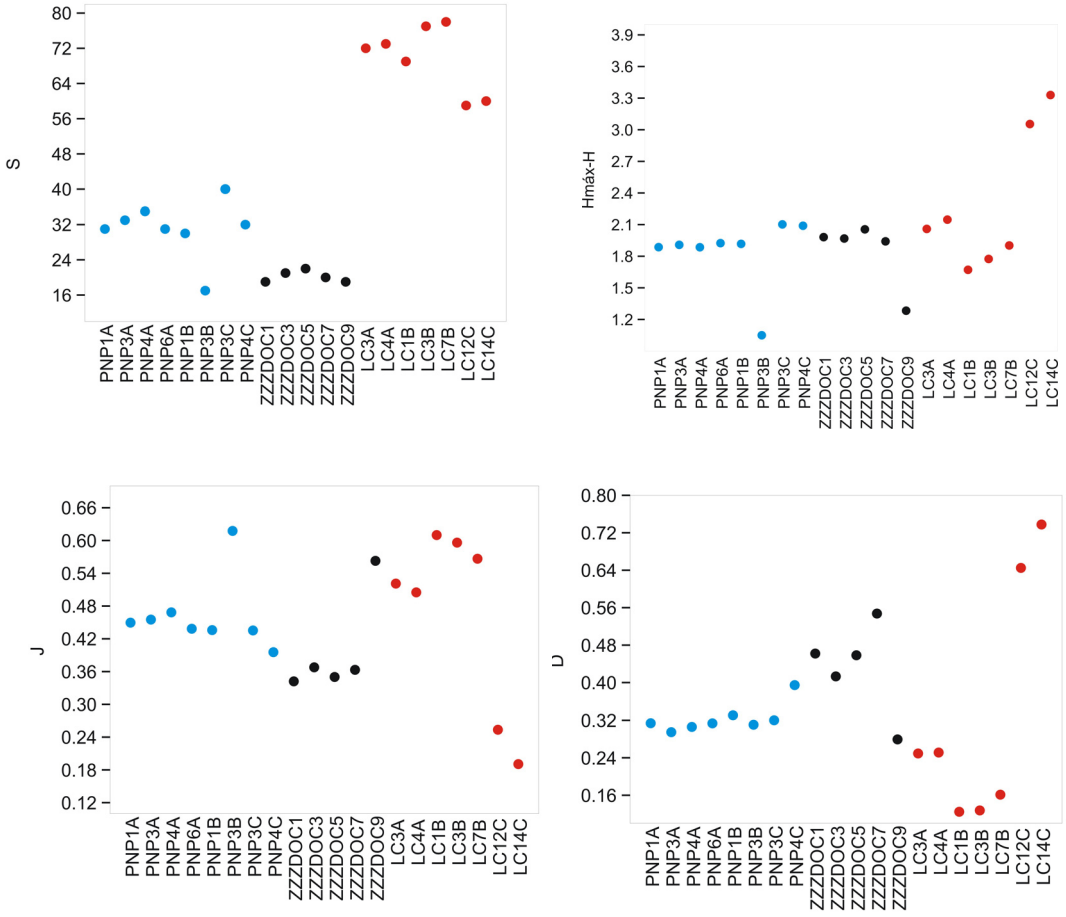


Figura IV-28. Gráficos de los índices de diversidad para todas las muestras pleistocenas analizadas.

El índice de Dominancia mostró los menores valores en las muestras de La Coronilla, salvo LC12C y LC14C en las que se registraron los mayores valores. Las muestras del Puerto de Nueva Palmira presentan similares valores de Dominancia entre sí, siendo PNP4C la que posee el valor más alto. En el balneario Zagarzazú varían los valores entre las muestras, siendo ZZZDOC7 la que presenta el mayor valor y ZZZDOC9 el menor.

Por otro lado, considerando los valores para las muestras de cada localidad, en la figura IV-28 se evidencia una mayor diversidad en las muestras de La Coronilla correspondientes al nivel B, algo menor en el nivel A y notoriamente menor en el nivel C. A su vez, el último nivel muestra un índice de Dominancia muy elevado respecto a los niveles A y B. Considerando las muestras de Zagarzazú, la muestra más diversa es ZZZDOC9 (según los índices de Shannon y de Equitatividad), siendo además la que pose el menor valor en el índice de Dominancia. Las muestras del Puerto de Nueva Palmira son las que evidencian menor variación general con respecto a estos 3 índices. La excepción la constituye la muestra PNP3B con un alto valor en el índice de Equitatividad.

6.2. Comparación de los índices de diversidad entre las asociaciones

La tabla IV-28 presenta los valores de los índices de diversidad luego de sumar el número de ejemplares de cada taxón en el total de muestras obtenidas para cada localidad (Apéndice II).

Tabla IV-28. Índices de diversidad por localidad.

	PNP	ZZZ	LC
Riqueza S	54	32	112
Especímenes	20045	18802	54049
Dominancia D	0,3	0,4046	0,3575
Simpson 1-D	0,7	0,5954	0,6425
Shannon_H	1,639	1,215	1,948
H máx.	3,99	3,465	**4,72**
H máx - H	2,351	2,25	2,772
Equitatividad J	0,4108	0,3506	0,4128
Chao-1	61	35,33	125,2

Los resultados obtenidos en esta tesis muestran que la asociación de moluscos de La Coronilla es la que registra la mayor riqueza de especies, muy por encima si se compara con el Puerto de Nueva Palmira (más del doble) y Zagarzazú (más del triple). Si se compara la riqueza de taxones de las asociaciones pleistocenas con la de asociaciones holocenas en las cuales el método de muestreo ha sido similar (Martínez et al., 2006; Rojas, 2007) se comprueba que las 3 asociaciones pleistocenas son más ricas que las 20 asociaciones holocenas estudiadas por los autores antemencionados. Las localidades más diversas del Holoceno son Saglia (departamento de Rocha) con 35 especies y Punta Rasa (departamento de Maldonado) con 34 (se incluyen en este cálculo a los quitones *C. angulata* y *C. isabellei* analizados por Rojas & Urteaga (2011). La asociación pleistocena de Zagarzazú se halla más próxima (36 taxones) a las asociaciones holocenas de mayor riqueza. Habría que considerar que estas asociaciones holocenas podrían incrementar el número de taxones registrados al aumentar el número de muestras analizadas. De la localidad de Saglia se estudiaron 3 muestras, mientras que de Punta Rasa sólo se analizó una (ver Martínez et al., 2006).

Si se compara la riqueza global de moluscos del Pleistoceno (datos de esta tesis) y de los depósitos del Holoceno (datos tomados de Martínez et al., 2013; Rojas & Urteaga, 2011), en el Pleistoceno se registran 119 especies y en sedimentos del Holoceno 123. Se debe considerar en esta comparación que el listado del Holoceno no incluye taxones identificados solo a nivel de género o familia, mientras que para el Pleistoceno sí. Por ende, la diversidad sería algo mayor para el Holoceno. Por otro lado, el esfuerzo global de muestreo de las asociaciones holocenas ha sido mayor a lo largo de los años y las mismas superan ampliamente la veintena (ver Martínez et al. 2006; Rojas, 2007; Ubilla & Martínez, 2016 y referencias), mientras que al momento, la riqueza de moluscos del Pleistoceno sólo se concentra en 3 asociaciones.

Considerando los resultados obtenidos al calcular los índices que además de la riqueza de especies consideran su abundancia en las muestras, se concluye que la diversidad de las 3 asociaciones es relativamente baja. Según el índice de Shannon, la asociación de Zagarzazú es la más diversa y La Coronilla la menos diversa. Si se toma en cuenta el índice de Dominancia, las 3 asociaciones se ubican por debajo de 0,5 con Zagarzazú mostrando el mayor valor de 0,4. Al considerar el índice de Equitatividad, ninguna de las asociaciones alcanza la mitad del valor máximo, por lo que tienen una

baja diversidad respecto a este índice. La Coronilla y el Puerto de Nueva Palmira muestran valores similares (0,41) y Zagarzazú se ubica levemente por debajo.

Como puede observarse en las figuras IV-25 a IV-27, las especies de las 3 localidades pleistocenas no se encuentran uniformemente distribuidas en términos de abundancia y a su vez, en las 3 asociaciones se dan situaciones levemente diferentes. En el Puerto de Nueva Palmira hay 3 especies que se destacan por su abundancia. *O. equestris* es la más abundante (algo menos del 50%), seguida por *M. isabelleana* y *A. brasiliana* (en el entorno de 20% y 15%). Estas 3 especies representan el 85% de los especímenes recuperados en la asociación. Por debajo de ellas, la siguiente (*P. rostratus*) alcanza sólo el 3%. En Zagarzazú hay 2 taxones que están bien representados; el taxón más abundante es *Heleobia* cf. *H. australis* (53%), seguido por *M. isabelleana* (35%), por lo que entre ambos alcanzan casi el 90% de los especímenes de la asociación. La siguiente especie en importancia es *Cylichna bidentata* (menos de 5%). Esto explicaría el mayor valor de Dominancia y el menor de Equitatividad en esta asociación. En La Coronilla, domina ampliamente *O. equestris*, superando el 50% de los especímenes hallados. La especie que le sigue en abundancia (*Bostrycapulus odites*) no alcanza siquiera el 7%, lo cual está relacionado con la menor diversidad de esta asociación respecto al índice de Shannon.

6.3. Efectividad de colecta y estimaciones de la diversidad de las asociaciones pleistocenas

En Martínez et al. (2001) fueron presentados los primeros resultados respecto a la composición taxonómica de moluscos de las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla en base a una colecta limitada a dos muestras. Posteriormente, Rojas (2007) dio a conocer los resultados taxonómicos de una nueva muestra del Puerto de Nueva Palmira, de 3 muestras de Zagarzazú y de una colecta proveniente de La Coronilla que no fue realizada a ciegas, por lo que no fue incluida en los análisis numéricos y comparativos hechos por la autora. Los resultados presentados por Rojas (2007) en cuanto a la composición de las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla indicaban que era necesario realizar un muestreo más exhaustivo para llegar a obtener una aproximación más fidedigna de la diversidad de estas asociaciones.

Esto debido a que en el caso del Puerto de Nueva Palmira, al agregar una nueva muestra se duplicó la riqueza y para La Coronilla, esta se triplicó.

En esta tesis, además de aumentar de forma significativa el número de muestras, se evaluó estadísticamente la efectividad de la colecta mediante las curvas de rarefacción y los índices de Chao 1 y Chao 2.

6.3.1. Puerto de Nueva Palmira

En la figura IV-29 se presentan los resultados de las curvas de rarefacción para las muestras de la localidad del Puerto de Nueva Palmira. Ninguna de ellas alcanza claramente la meseta y como era esperable, la muestra PNP3B es la que se encuentra más lejos de alcanzarla. Considerando las muestras del nivel A, PNP4A es la que está más lejos de la meseta, mientras que aquellas del nivel C muestran una pendiente similar entre sí.

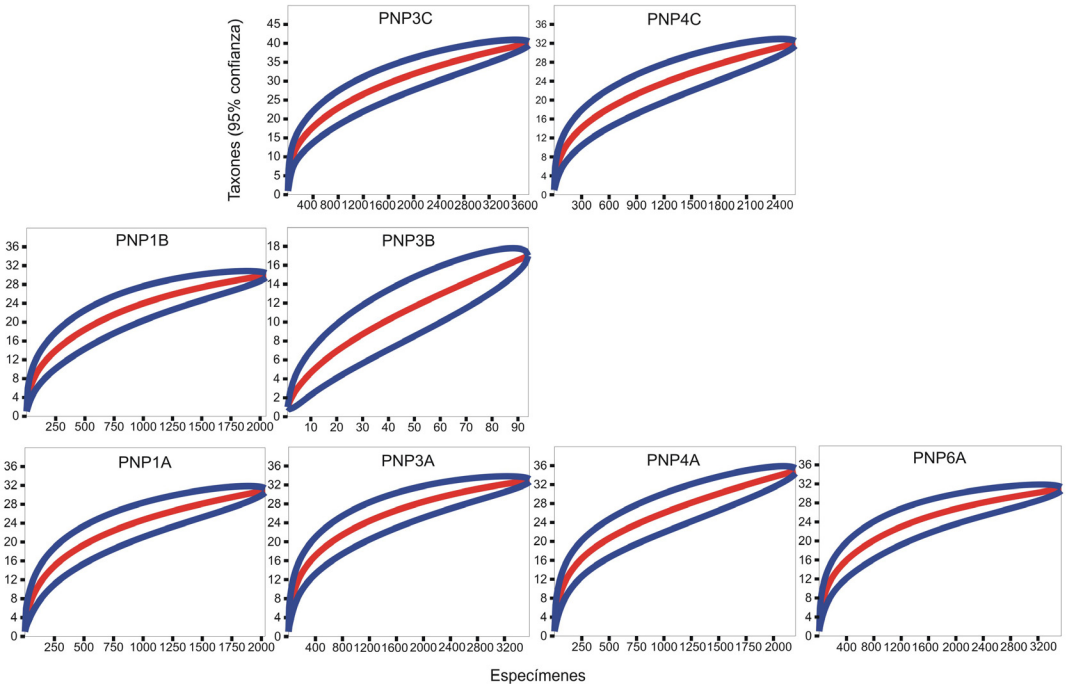


Figura IV-29. Curvas de rarefacción para las muestras del Puerto de Nueva Palmira.

En la figura IV-30 se observan comparativamente las curvas de rarefacción para todas las muestras del Puerto de Nueva Palmira donde se observa que ninguna de las

muestras alcanza la meseta. Esto indica que sería factible incrementar el número de taxones mediante nuevas colectas. Como era esperable, la muestra PNP3B es la que se halla más lejos de estabilizarse, ya que el volumen de material recuperado fue menor que en el resto.

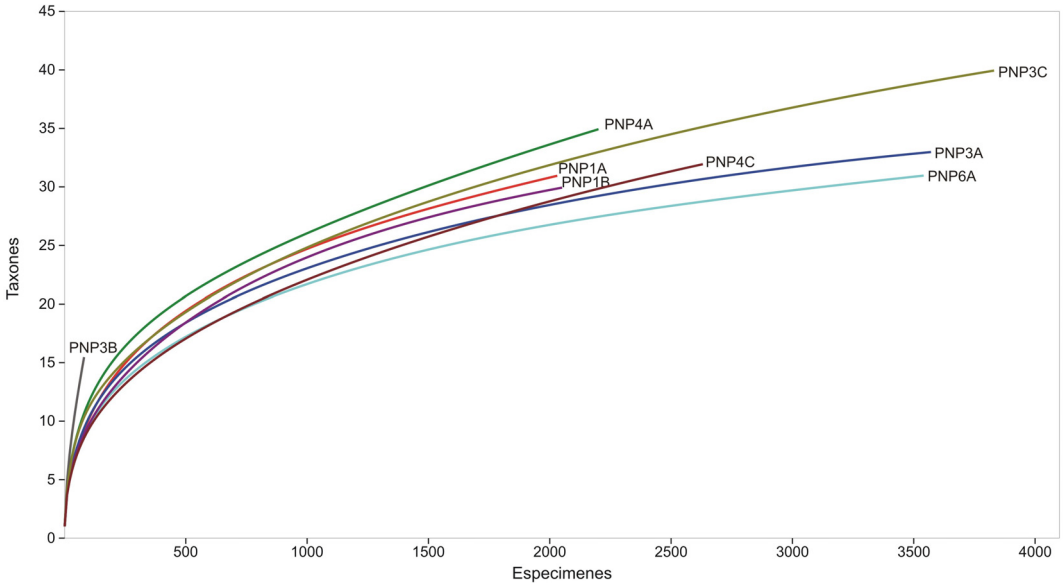


Figura IV-30. Comparativo de las curvas de rarefacción de las muestras del Puerto de Nueva Palmira.

6.3.2. Zagarzazú

En la figura IV-31 se observan las curvas de rarefacción obtenidas para las muestras del depósito de Zagarzazú.

Si bien las curvas de rarefacción para las muestras de esta asociación no alcanzan a estabilizarse, están más cercanas a alcanzar la meseta que las del Puerto de Nueva Palmira. Esto es más evidente en la muestra ZZZDOC5, la muestra con mayor riqueza de especies y mayor número de individuos y en menor medida en ZZZDOC1. Especialmente la muestra ZZZDOC3 es la que se halla más alejada de estabilizarse.

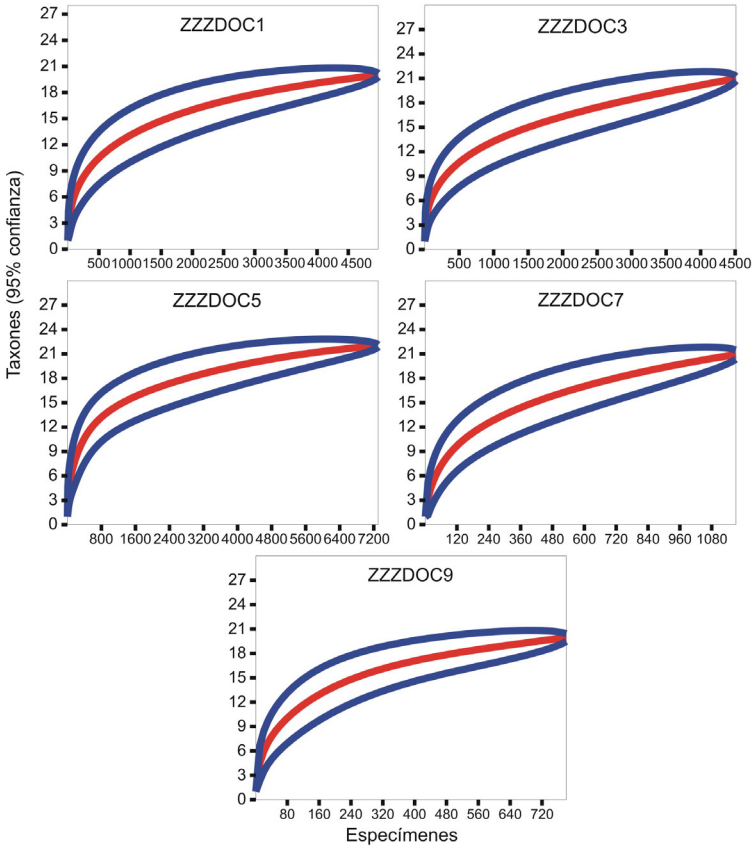


Figura IV-31. Curvas de rarefacción para las muestras de Zagarzazú.

En la figura IV-32 se observan comparativamente las curvas de rarefacción para todas las muestras del depósito de Zagarzazú.

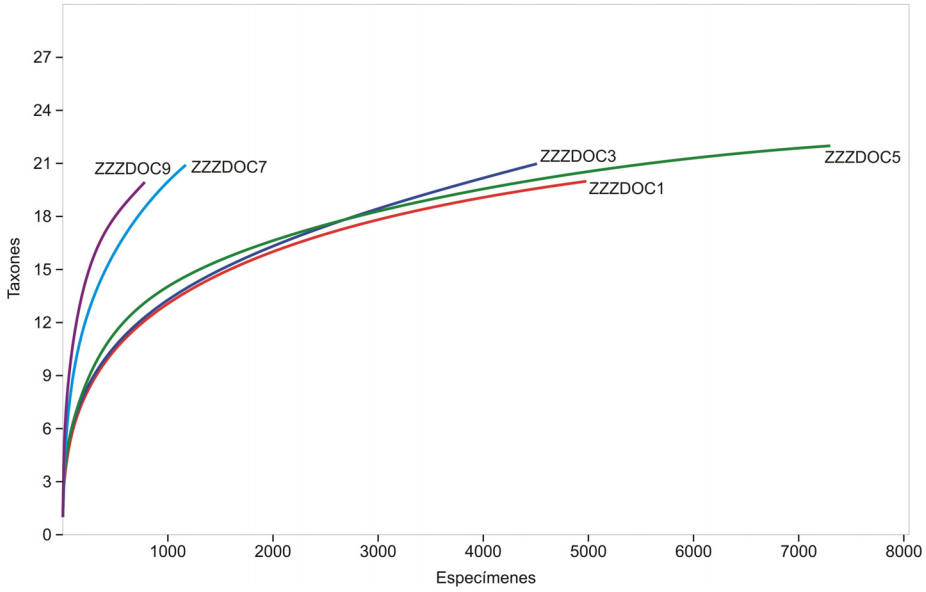


Figura IV-32. Comparativo de las curvas de rarefacción para las muestras de Zagarzazú.

En la gráfica se observa que ZZZDOC7 y ZZZDOC9 son las más alejadas en tender a la meseta, evidenciándose el efecto del menor número de ejemplares registrado en estas muestras.

6.3.3. La Coronilla

Las curvas de rarefacción obtenidas para las muestras de La Coronilla distan de estabilizarse, siendo las muestras LC1B, LC7B y LC12C las más alejadas de alcanzar la meseta (figura IV-33).

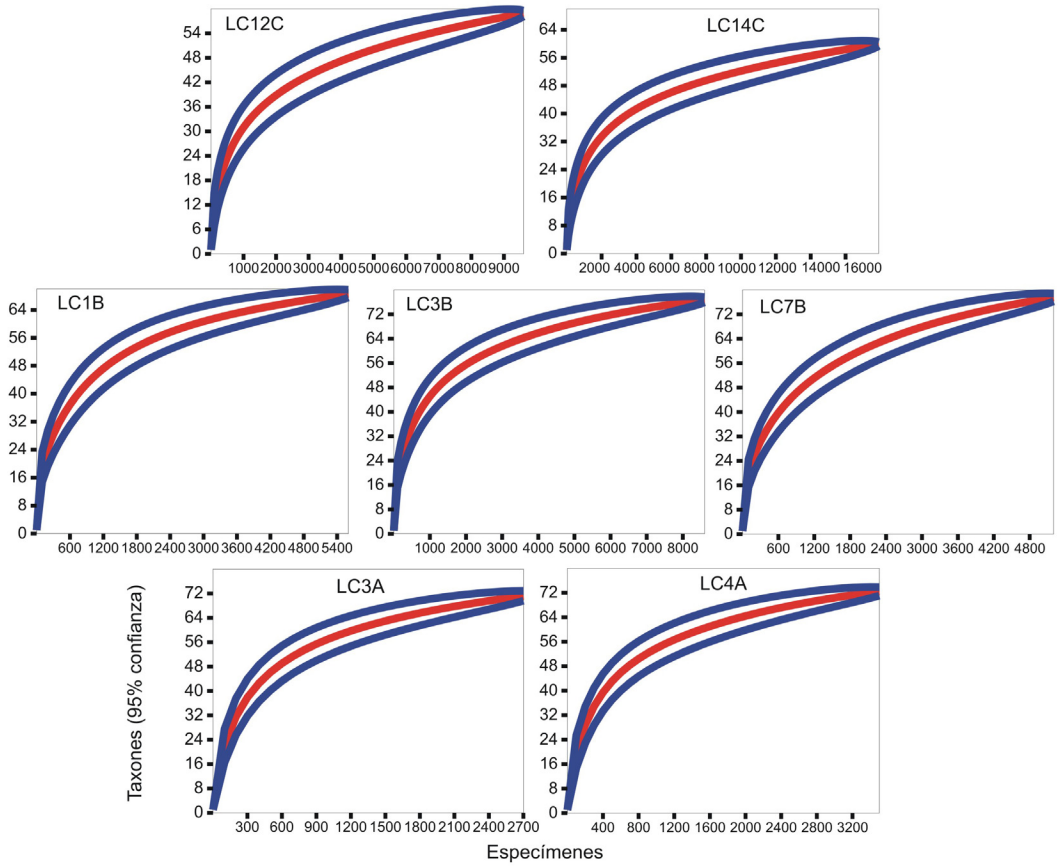


Figura IV-33. Curvas de rarefacción para las muestras de La Coronilla.

En la comparación entre las curvas de rarefacción de las muestras de La Coronilla, se comprueba -al igual que para las asociaciones anteriores- el efecto del total de especímenes de cada muestra (figura IV-34). Se observa por un lado, una notoria disparidad en el número de ejemplares por muestra siendo LC14C la que tiene un tamaño mucho mayor. Aún así, aquellas con mayor número de especímenes no llegan a

alcanzar la meseta. En esta gráfica se evidencia que varias muestras se encuentran en el tramo ascendente de la curva (LC3A, LC4A, LC7B).

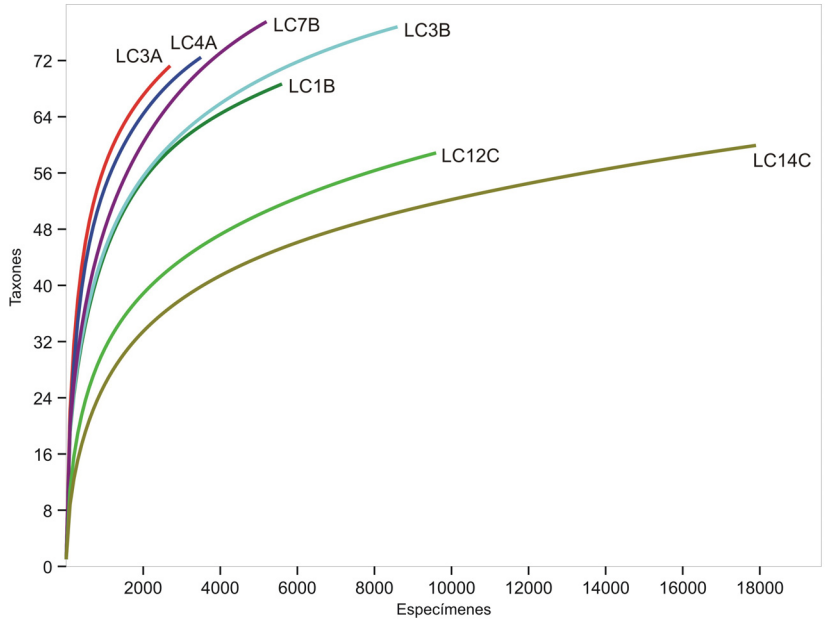


Figura IV-34. Comparativo de las curvas de rarefacción de las muestras de La Coronilla.

Las curvas de rarefacción para el total de especímenes registrados en cada asociación (Apéndice II), muestran una mayor tendencia hacia la meseta (figura IV-35). Esto es más evidente en la curva correspondiente a Zagarzazú, aunque la curva de rarefacción de La Coronilla, a pesar de evidenciar una importante acumulación de individuos, superando los 50,000, no se estabiliza totalmente en una meseta.

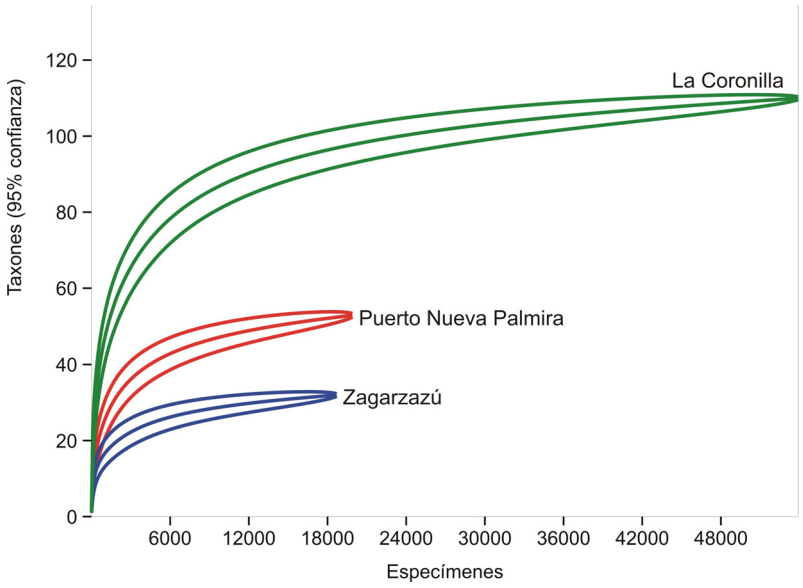
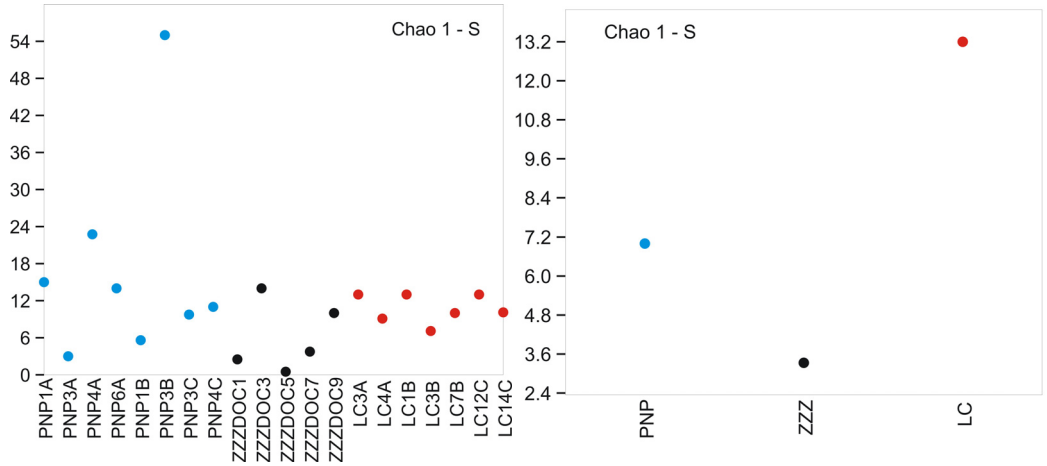


Figura IV-35. Curvas de rarefacción para las tres localidades.

Como forma de complementar la estimación de diversidad para cada muestra y localidad, se calculó el índice de Chao 1. Los resultados se presentan como el número de taxones que faltaría hallar en cada muestra y depósito (Chao 1-S) (Figura IV-36).



a) b)

Figura IV-36. a) Chao 1-S para cada muestra analizada. b) Chao 1-S para cada localidad.

Considerando las muestras del Puerto de Nueva Palmira, según el índice Chao 1 el número de taxones de la muestra PNP3B es muy menor al esperado, siguiéndole la muestra PNP4A (figura IV-36a). Estas dos muestras son las que proporcionalmente tienen mayor cantidad de especies representadas solo por un único individuo. Las muestras del nivel A tienen valores dispares por lo que esto podría indicar que el nivel no es completamente homogéneo respecto a su composición y diversidad, a diferencia del nivel C, en cuyas muestras sería esperable hallar un número de taxones similar.

Para las muestras de Zagarzazú, el índice Chao 1 indica que las muestras menos representativas serían ZZZDOC3 y ZZZDOC9, siendo la primera, la que contiene mayor cantidad de taxones representados por un solo individuo. Las otras 3 muestras resultaron bastante efectivas en mostrar la riqueza real, en especial ZZZDOC5.

Las muestras de La Coronilla se encuentran en un rango más cercano (restando por hallar entre 7 y 13 taxones), a diferencia de las muestras del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú. Aquellas con mayor potencial para aportar nuevas especies son LC3A, LC1B y LC12C, las cuales tienen una mayor proporción de taxones representados por 1 individuo, que taxones representados por 2 individuos.

Al considerar los datos por asociación (Figura IV-36b) La Coronilla es la asociación donde sería factible en nuevas colectas hallar nuevos taxones, seguida por el Puerto de Nueva Palmira y por último Zagarzazú, localidad en la que se podrían hallar unos 3 taxones más.

Por último, se consideró el índice Chao 2 como estimador de la diversidad entre varias muestras. En la tabla IV-29 se presentan los resultados considerando los niveles de acumulación de cada afloramiento para determinar el número de taxones que cabría esperar hallar en cada uno de ellos.

Tabla IV-29 Chao 2 por niveles en cada localidad.

	PNP A	PNP B	PNP C	ZZZ	LC A	LC B	LC C
S	46	31	44	32	89	96	75
Chao 2	52,2 ± 4,9	34 ± 2,5	45,7 ± 1,6	33,3 ± 1,7	92,6 ± 2,4	104,2 ± 5	79,3 ± 2,7
Chao 2 - S	6,2	3	1,7	1,3	3,6	8,2	4,3

Para el Puerto de Nueva Palmira, al igual que lo indicado por el índice Chao 1, el nivel A es donde se esperaría hallar más taxones aún no registrados (en el entorno de 6), mientras que en el nivel C es esperable hallar unos 2 taxones más. Este resultado podría parecer contradictorio ya que es en el nivel C donde se registró la mayor cantidad de nuevos taxones para la asociación (especialmente en la muestra PNP3C). Sin embargo, podría ocurrir que ambas muestras hubieran resultado representativas de la riqueza del nivel C.

Según el índice Chao 2, en la asociación de Zagarzazú el muestreo fue efectivo ya que sólo restaría hallar uno o dos taxones. Esto también se ve reflejado por la curva de rarefacción acumulada, la cual tiende a estabilizarse en una meseta (figura IV-35).

En La Coronilla, cuando se considera el número de taxones por nivel de acumulación, el nivel B es el que tendría mayor potencial para aportar nuevos taxones (8,2) mientras que los niveles A y C aportarían aproximadamente la mitad.

Respecto a la comparación de las asociaciones, la tabla IV-30 muestra el índice de Chao 2 para el total de muestras de cada depósito analizado. En La Coronilla sería

esperable hallar mayor cantidad de taxones, mientras que en el Puerto de Nueva Palmira y en Zagarzazú, sólo sería esperable hallar unas pocas especies más.

Tabla IV-30. Chao 2 por localidad.

	PNP	ZZZ	LC
S	54	32	112
Chao 2	57,5 ± 3,3	33,3 ± 1,7	136,7 ± 14,4
Chao 2 - S	3,5	1,3	24,7

El índice Chao 1 indica que restaría por hallar en el Puerto de Nueva Palmira unas 7 especies mientras que este número disminuye a 3,5 a partir de la comparación del índice Chao 2. Es interesante mencionar cómo cambian los resultados al agregar por ejemplo una nueva muestra. Demicheli (2015) obtuvo sin la muestra PNP1B un valor de Chao 2 de 53,28 partiendo de una riqueza de 52 taxones. En esta tesis, la riqueza obtenida para la asociación del Puerto de Nueva Palmira es de 54 taxones (se sumaron *Mactra guidoi* y *Juliacorbula aequivalvis*) y la esperada -con los nuevos resultados- superaría los 57. Para la asociación de Zagarzazú se comprueba también que este tipo de índices proven resultados relativos ya que a pesar de que Chao 2 resulta en que el muestreo es prácticamente suficiente, Rojas (2007) reportó 5 especies que no fueron halladas en este trabajo de tesis (*Stramonita haemastoma*, *Littoraria flava*, *Buccinanops globulosus*, *Corbula lyoni* y *Macoma uruguayensis*).

A modo de síntesis puede concluirse que si bien el esfuerzo de muestreo realizado en esta tesis fue importante, logrando incrementar significativamente la riqueza de moluscos de las asociaciones pleistocenas, es esperable que la localidad de La Coronilla continúe aportando nuevas especies, en menor medida la del Puerto de Nueva Palmira y en forma más escasa la asociación de Zagarzazú.

7. DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES EN LAS ASOCIACIONES

Uno de los objetivos de esta tesis es evaluar si la composición taxonómica y la abundancia muestran variaciones en la distribución en lateral y en vertical en cada uno de los depósitos analizados, o si por el contrario la distribución es homogénea en cada depósito. Los índices de diversidad representan un insumo para evaluar esta distribución, pero también lo son los gráficos de área, los que permiten una comparación visual de la variación de abundancia.

7.1. Mediante los índices de diversidad

Respecto a los índices de diversidad, en el Puerto de Nueva Palmira la riqueza de especies no se distribuyó homogéneamente en las muestras colectadas. En este sentido, el nivel A es el más homogéneo; faltan elementos para evaluar el nivel B dado que la muestra PNP3B no resultó representativa y el nivel C resultó ser el de mayor riqueza (aunque varía entre las muestras). Respecto al índice de Shannon y de Equitatividad, las muestras del nivel A son bastante homogéneas entre sí, así como en el nivel C, de menor diversidad. La muestra PNP1B se acerca a los valores del nivel A. En cuanto al índice de Dominancia, existe mayor homogeneidad entre las muestras, apartándose ligeramente la muestra PNP4C.

En la asociación de Zagarzazú, la comparación es más limitada dado que sólo puede realizarse dentro de un mismo nivel. La riqueza de especies es bastante homogénea al igual que los valores del índice de Shannon y de Equitatividad, salvo por la muestra ZZZDOC9, que mostró mayor diversidad respecto a estos índices. Resulta más variable el índice de Dominancia, bajo en ZZZDOC9 y más alto en el resto, especialmente en ZZZDOC5.

El depósito de La Coronilla parece ser el menos homogéneo de los tres de acuerdo a los índices de diversidad aunque dentro de cada nivel de acumulación la homogeneidad es mayor. La riqueza de especies varía entre los tres niveles, siendo especialmente menor en el nivel C. Según los índices de Shannon, Equitatividad y Dominancia, el nivel B es el más diverso, seguido por el nivel A y ambos niveles notoriamente alejados del nivel C, bastante menos diverso.

7.2. Mediante los gráficos de área

A continuación se analiza la existencia de variaciones en la abundancia de los taxones de bivalvos y gasterópodos de cada depósito a través de la comparación de diferentes muestras de un mismo nivel y de muestras de diferentes niveles de acumulación.

7.2.1. Puerto de Nueva Palmira

Comparación en cada nivel

Para el nivel A, la abundancia de *Ostrea equestris* se mantiene bastante constante como la especie predominante de este nivel. *Mactra isabelleana* muestra una leve disminución de su abundancia hacia la muestra PNP6A mientras que inversamente, *Anomalocardia brasiliana* incrementa su representación. El resto de los taxones representados presentan niveles de abundancia relativamente baja y casi constantes (figura IV-37).

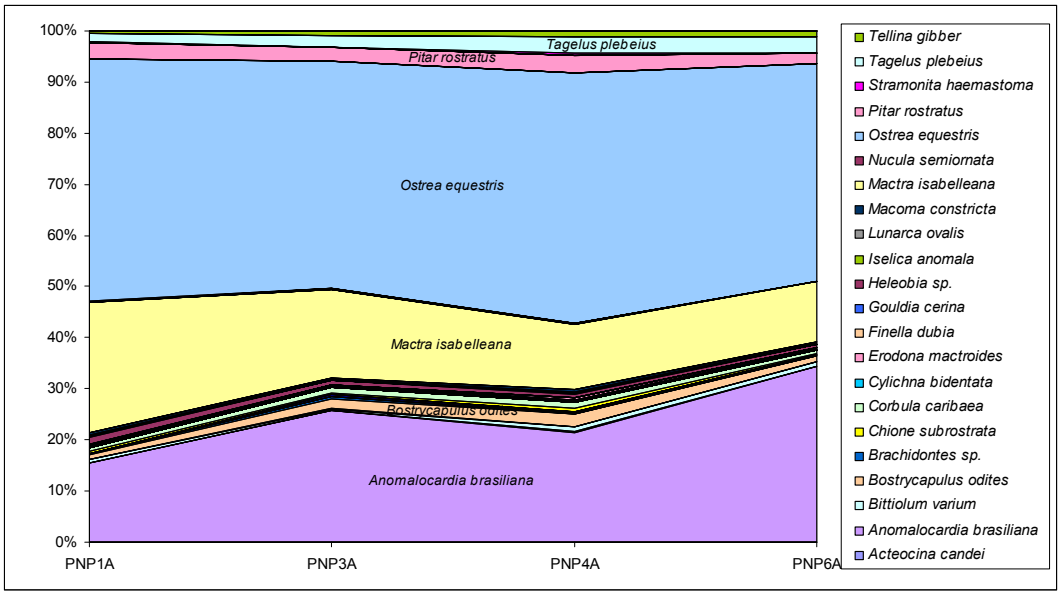


Figura IV-37. Gráfico de área para el nivel A del depósito del Puerto de Nueva Palmira.

La variación en el nivel B, resulta difícil de evaluar por la gran diferencia en el tamaño de muestra de PNP3B. Teniendo esto en cuenta, se verifica que la abundancia de *Ostrea equestris* disminuye sensiblemente desde la muestra PNP1B a PNP3B mientras que *Mactra isabelleana* incrementa su representación así como *Heleobia* cf. *H. australis* y *Stramonita haemastoma* (aunque en menor proporción). *Anomalocardia brasiliana* mantiene constante su abundancia en las dos muestras que representan a este nivel (figura IV-38).

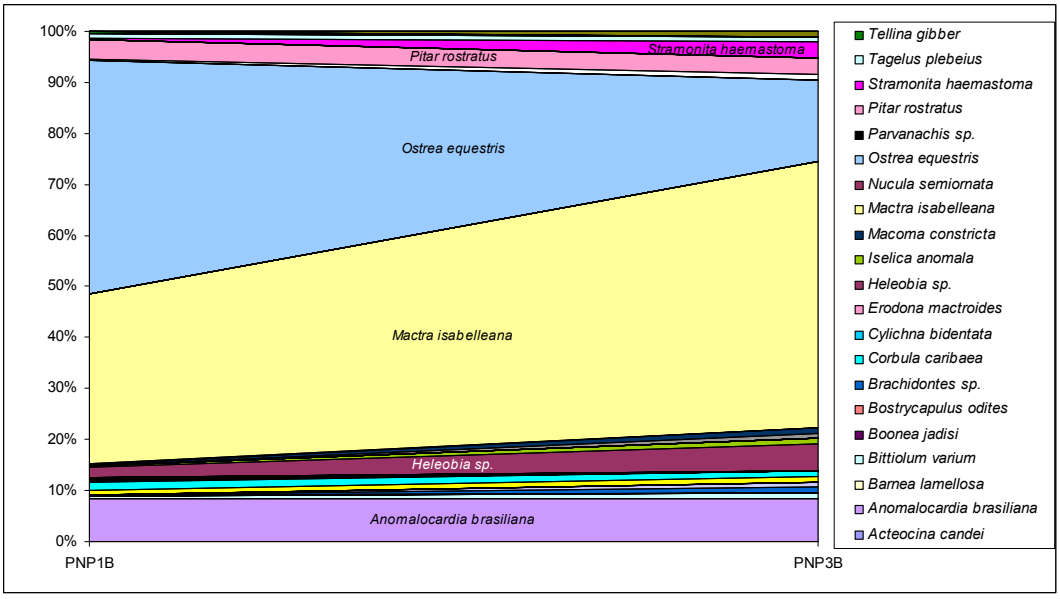


Figura IV-38. Gráfico de área para el nivel B del depósito del Puerto de Nueva Palmira.

En el nivel C, la proporción de las especies más abundantes se mantiene relativamente constante. *Ostrea equestris* y *Bostrycapulus odites* muestran un leve incremento hacia la muestra PNP4C mientras que *Mactra isabelleana* y *Anomalocardia brasiliana* muestran la tendencia contraria. A diferencia del nivel A, *B. odites* es el tercer taxón más abundante (figura IV-39).

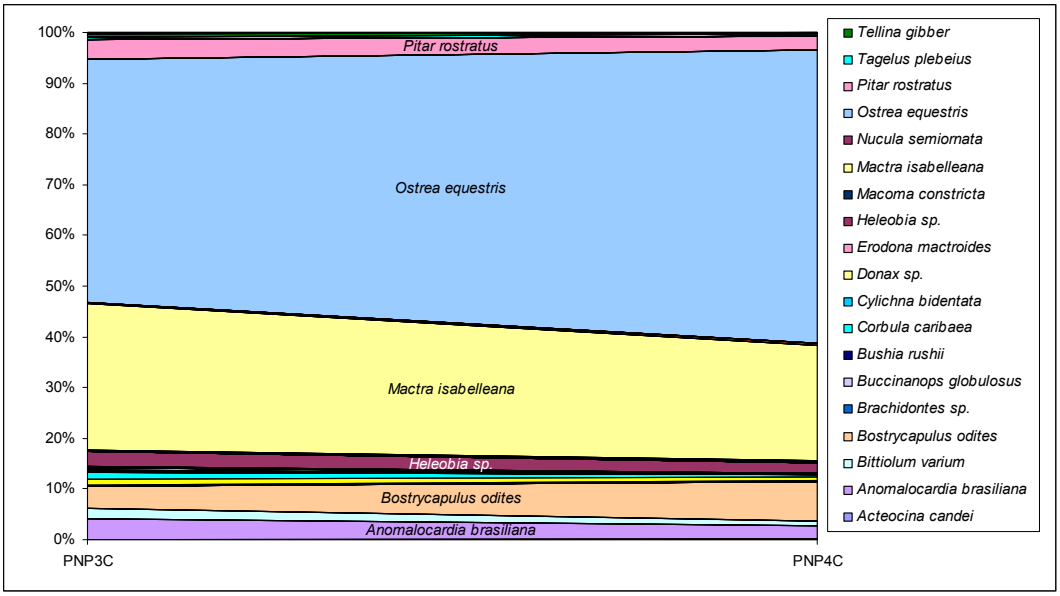


Figura IV-39. Gráfico de área para el nivel C del depósito del Puerto de Nueva Palmira.

Comparación entre niveles

La figura IV-40 muestra que *Anomalocardia brasiliana* y *Tagelus plebeius* disminuyen su abundancia hacia el nivel C. *Ostrea equestris* y *Bostrycapulus odites* hacen lo propio hacia el nivel B aunque recuperan su abundancia en el nivel C. *Mactra isabelleana*, *Stramonita haemastoma* y *Heleobia* cf. *H. australis* muestran una tendencia inversa a las especies anteriores.

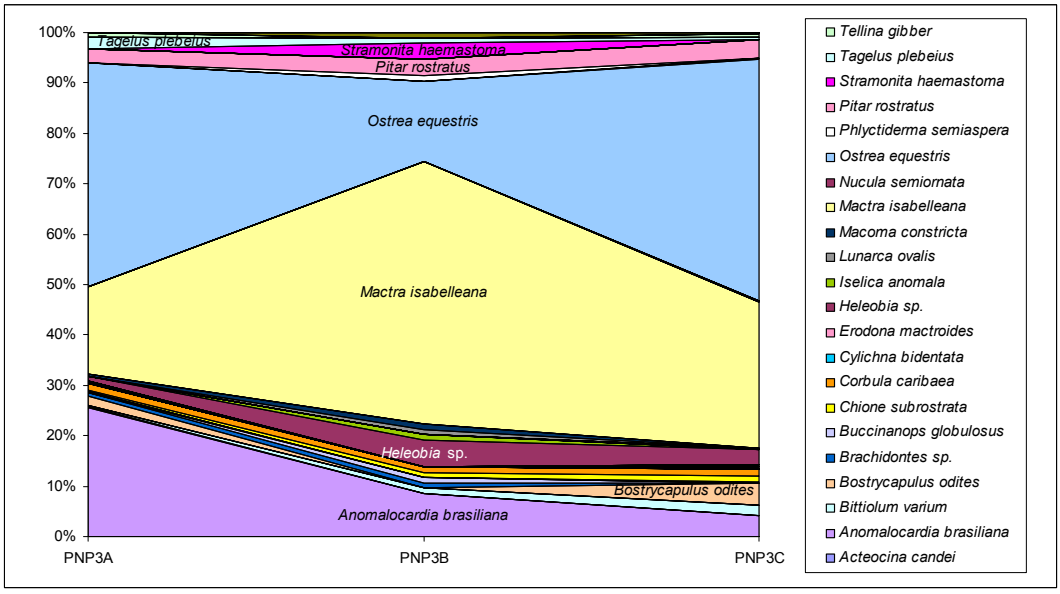


Figura IV-40. Gráfico de área con la comparación entre niveles del Puerto de Nueva Palmira con PNP3B.

La figura IV-41 muestra que al cambiar la muestra PNP3B por PNP1B como representante del nivel B, se suavizan los cambios observados en las especies más abundantes. *Ostrea equestris* mantiene una abundancia casi constante y *Mactra isabelleana* muestra una tendencia similar a la gráfica anterior pero menos marcada. *Anomalocardia brasiliana* y *Tagelus plebeius* disminuyen su abundancia desde el nivel A al nivel C.

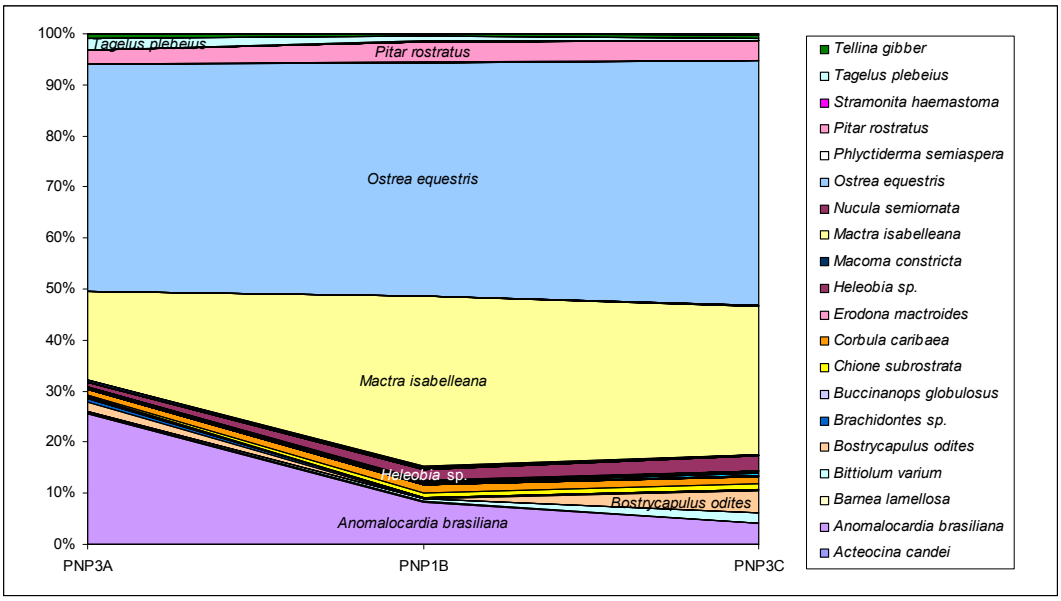


Figura IV-41. Gráfico de área con la comparación entre niveles del Puerto de Nueva Palmira con PNP1B.

Las figuras IV-42 y IV-43 muestran la distribución de abundancias desde el nivel A al C en el punto 4 de muestreo. En ambos gráficos se observa que *Ostrea equestris* y *Bostrycapulus odites* incrementan levemente su abundancia hacia el nivel superior. Con la muestra PNP3B, *Ostrea equestris* es bastante menos representativa, mientras que con PNP1B la abundancia aparenta ser más constante. *Mactra isabelleana* alcanza su mayor representación en el nivel B. *Tagelus plebeius*, *Anomalocardia brasiliana* y *Tellina gibber* tienden a disminuir su abundancia hacia el nivel superior. Se observa que las especies menos abundantes tienen un mayor desarrollo al hacer la comparación con la muestra PNP3B.

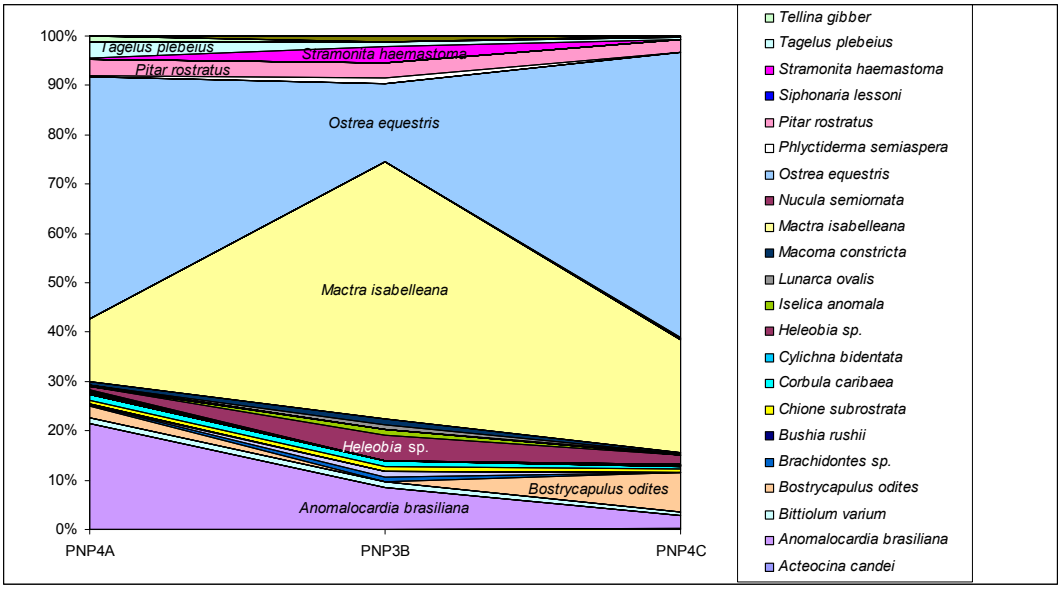


Figura IV-42. Gráfico de área para la comparación entre los 3 niveles del Puerto de Nueva Palmira con PNP3B.

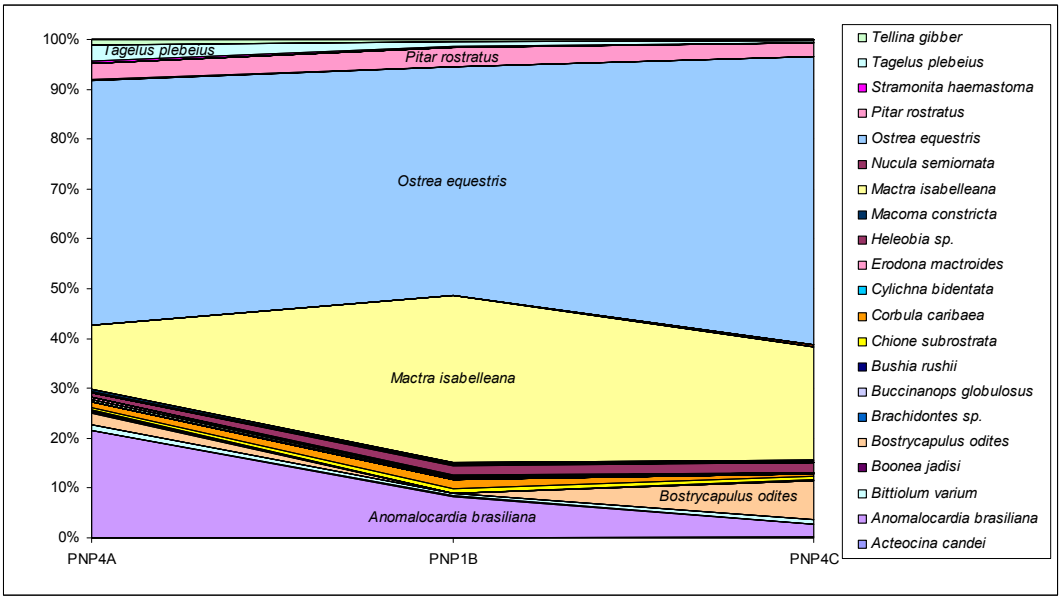


Figura IV-43. Gráfico de área para la comparación entre los 3 niveles del Puerto de Nueva Palmira con PNP1B.

Las figuras IV-44 y IV-45 muestran la distribución de abundancias por niveles en el punto 1 con las muestras PNP3C y PNP4C para el nivel C. Como se observa, ambos gráficos son similares ya que *Tagelus plebeius* y *Anomalocardia brasiliana* son menos abundantes hacia el nivel C, *Heleobia* cf. *H. australis* y *Bostrycapulus odites* son más abundantes hacia el nivel C. *Ostrea equestris* tiene una distribución similar en los 3

niveles en la figura IV-44 mientras que es más abundante en el nivel C en la figura IV-45. En ambos gráficos, *Mactra isabelleana* es ligeramente más abundante en el nivel B.

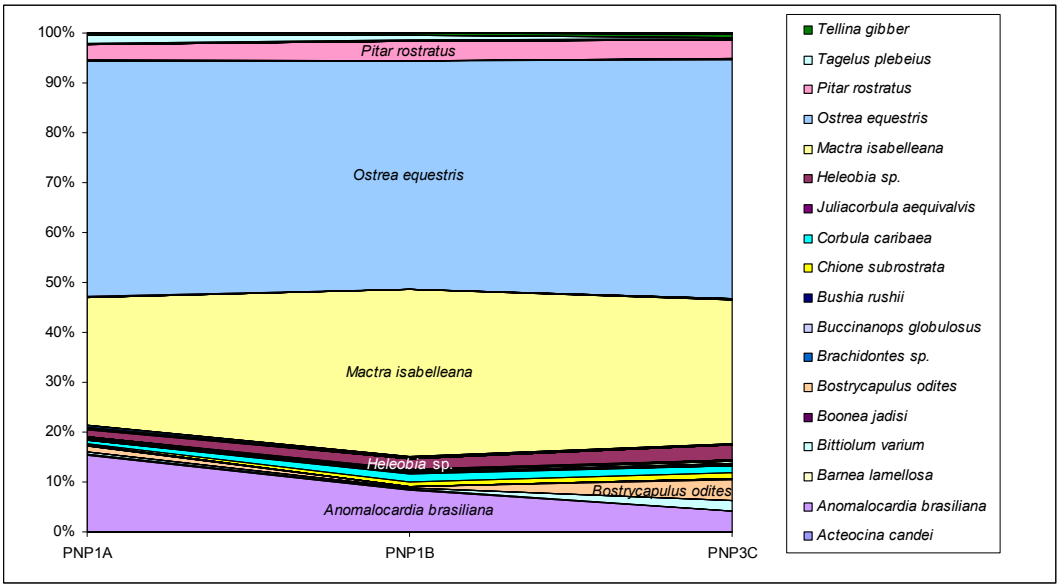


Figura IV-44. Gráficos de área para la comparación entre los 3 niveles del Puerto de Nueva Palmira en la posición 1, con la muestra PNP3C.

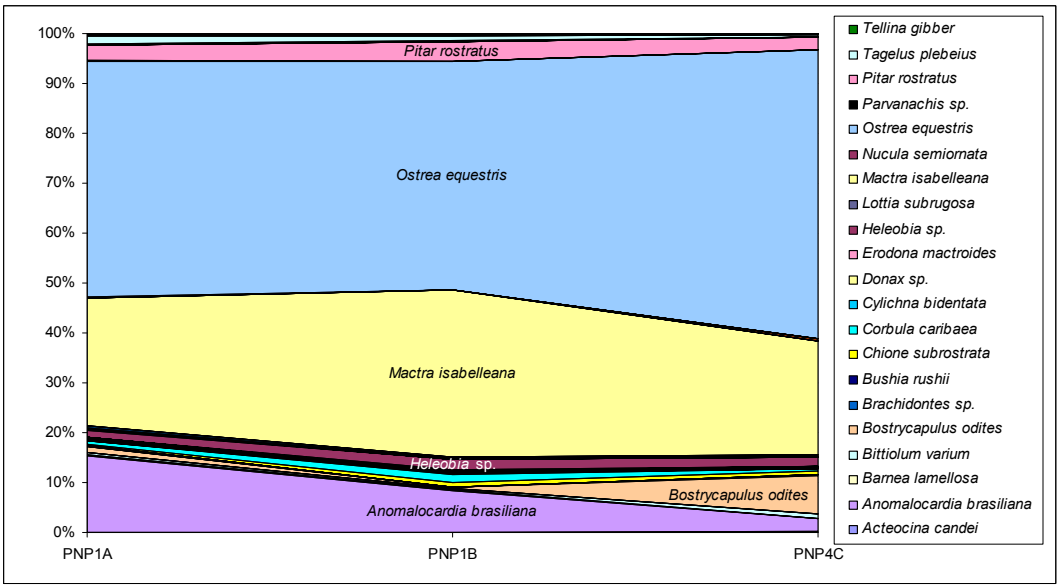


Figura IV-45. Gráficos de área para la comparación entre los 3 niveles del Puerto de Nueva Palmira en la posición 1, con la muestra PNP4C.

La figura IV-46 muestra la variación vertical utilizando las muestras PNP6A, PNP1B y PNP3C. En términos generales se da una tendencia similar a las anteriores

aunque es más marcada la disminución de abundancia de *Anomalocardia brasiliana* hacia el nivel C y la menor abundancia de partida de *Mactra isabelleana* desde el nivel A.

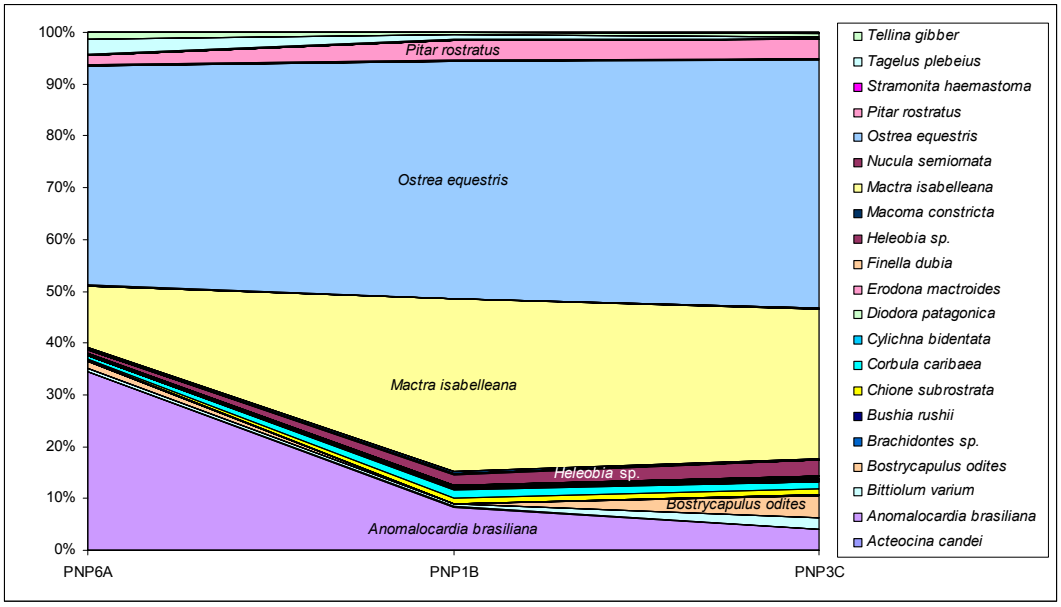


Figura IV-46. Gráficos de área para la comparación entre los 3 niveles del Puerto de Nueva Palmira al usar la muestra PNP6A, PNP1B y PNP3C.

En la asociación del Puerto de Nueva Palmira se constata que *O. equestris* mantiene su abundancia en los 3 niveles así como otras especies que se encuentran en proporciones mucho más bajas (e.g. *P. rostratus*, *T. gibber*, *C. caribaea*). La especie *A. brasiliana* disminuye su abundancia desde el nivel A hacia el C mientras que *M. isabelleana* parece tener una tendencia inversa aunque menos marcada.

Algunas de las especies registradas están restringidas a algunos de los niveles, por ejemplo *B. rushii*, *Epitonium* sp., *F. dubia*, *Laevicardium* sp, *P. gibbosa* se encuentran sólo en el nivel A. *T. plebeius* y *M. constricta* son más abundantes en este nivel, disminuyendo su abundancia hacia el nivel C. Por otro lado, *C. plana*, *C. protea*, *L. subrugosa*, *T. patagonica* sólo fueron registradas en el nivel C y *B. odites*, *C. sertulariarum*, *Heleobia* cf. *H. australis*, *N. bisulcata* y *Parvanachis* sp. son más abundantes o están más representados en el nivel superior que en el inferior.

En principio no podría afirmarse que existan cambios drásticos en la composición faunística global en la horizontal y en la vertical en el depósito del Puerto de Nueva Palmira, aunque no puede decirse que sea un yacimiento completamente homogéneo. Se

verifican modificaciones en la proporción de algunas de las especies y variaciones en el registro o no de la presencia de taxones poco abundantes en algunos de los niveles. Es probable que estas modificaciones reflejen las características tafonómicas e hidrodinámicas del depósito más que cambios ecológicos en la composición de la comunidad original. Sin embargo, el análisis en la variación de la composición taxonómica en la vertical, parece indicar que las especies únicamente representadas en el nivel C están asociadas a sustratos duros (*C. plana*, *C. protea*, *L. subrugosa*, *T. patagonica*), coincidente también con un aumento en la abundancia de *B. odites* en este nivel y una disminución en la proporción de taxones cavadores profundos como *T. plebeius* y *M. constricta*. Otro bivalvo cavador presente en los niveles A y B pero ausente del nivel C es *G. cerina*. Esta tendencia no es absoluta ya que por ejemplo *P. gibbosa*, asociada a sustratos duros sólo fue hallada en el nivel A. Es posible que dado que varios de estos taxones están representados por escasos individuos, su ausencia en uno u otro nivel pueda ser explicada al menos en parte por un problema de registro. Sin embargo, también es factible que en el nivel A, exista una mayor representación de taxones de diferentes microambientes y sustratos, mientras que en el nivel C la acumulación haya favorecido una mayor representación de taxones epifaunales asociados a sustratos duros. Incluso, la muestra PNP4C es la única en la cual se registró un mayor número de valvas izquierdas de *O. equestris* (un 25% más que valvas derechas). Esta valva es la que se cementa al sustrato, por lo que tiene menos chances que la derecha de ser transportada fuera del lugar de vida, por lo que esto podría considerarse también como un indicador de la cercanía de un fondo duro.

7.2.2. Zagarzazú

En este depósito, todas las muestras se tomaron en planta, por lo que reflejan únicamente variaciones en la horizontal dentro de un mismo nivel de acumulación.

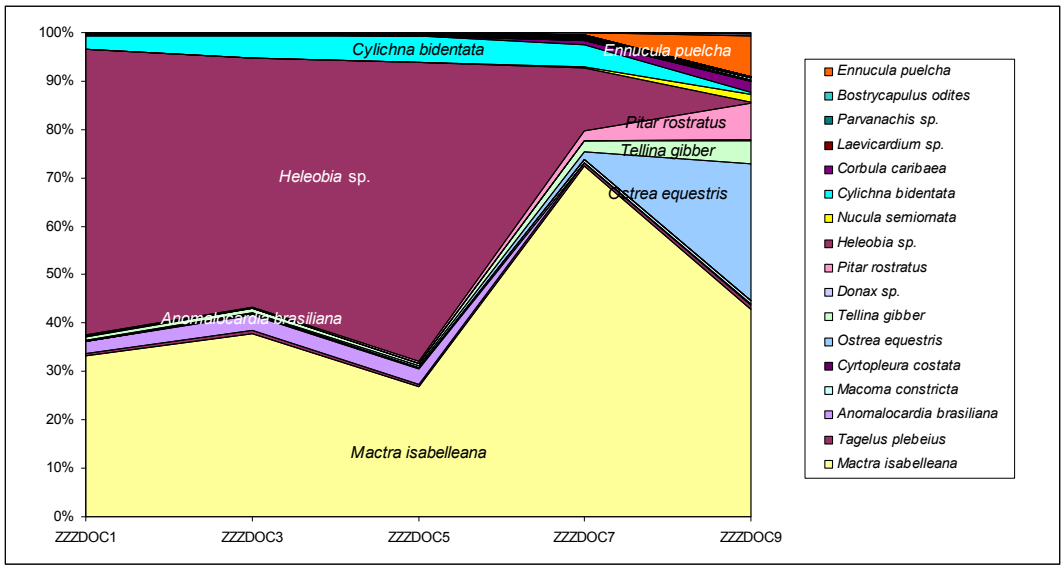


Figura IV-47. Gráfico de área para la comparación entre las muestras de Zagarzazú.

En esta asociación se observa una notoria variación horizontal en la composición y abundancia de los taxones que la componen (figura IV-47). Las muestras ZZZDOC1, ZZZDOC3 y ZZZDOC5 son bastante similares entre sí con una alta proporción de *Heleobia* cf. *H. australis* y secundariamente *M. isabelleana*. En la muestra ZZZDOC7 se observa un cambio importante, aumentando la abundancia de *M. isabelleana* y disminuyendo fuertemente la proporción de *Heleobia* cf. *H. australis*. Hacia la muestra ZZZDOC9, *M. isabelleana* sigue siendo la especie más abundante pero *O. equestris* incrementa notoriamente su representatividad, mientras que con *Heleobia* cf. *H. australis* ocurre lo contrario. Otras especies poco representadas en las muestras anteriores se vuelven más abundantes como *E. puelcha*, *P. rostratus*, *T. gibber*, *C. caribaea*. Otras halladas en menores proporciones como *M. constricta* y *T. plebeius* registran su mayor abundancia en esta muestra.

Dados los atributos tafonómicos del depósito y sus fósiles es poco probable que esta modificación en la composición de las muestras de Zagarzazú se deba a los

procesos que llevaron a la formación de la acumulación. Es más factible que estos cambios reflejen en mayor medida una diferente composición taxonómica de la comunidad original en los sitios (o alrededores) donde se colectaron las muestras. El aumento abrupto en el registro de *O. equestris* en ZZZDOC9 debe estar relacionado con la existencia de un sustrato duro favorable para el establecimiento de estas ostras. De hecho, en esta muestra, la proporción de valvas izquierdas y derechas es aproximadamente 9:1, lo que probablemente indica que este sitio o en su cercanía los ejemplares de *O. equestris* se fijaron al sustrato. Por otra parte, resulta paradójico el aumento en la proporción de las especies asociadas a sustratos blandos mencionadas anteriormente; que *G. cerina* sólo se registrara en esta muestra y que especies cavadoras profundas registren su mayor abundancia en esta muestra (aunque disminuyan otras como *A. brasiliana*). Incluso, especies asociadas a sustratos duros como *B. odites* y *S. fragilis* no fueron halladas en ZZZDOC9. Otra posible explicación para estas diferencias podría ser que el tramo en la horizontal representado por las muestras no tuviera una fisiografía uniforme. La gran abundancia de *Heleobia* cf. *H. australis* en las muestras ZZZDOC1 a ZZZDOC5 implica que estos pequeños gasterópodos debieron preservarse probablemente en un subambiente de muy baja energía quizá en una pequeña bahía o zona de resaca, mientras que hacia la muestra ZZZDOC9 la profundidad y energía del agua debió ser algo mayor.

7.2.3. La Coronilla

Comparación en cada nivel

La figura IV-48 muestra el gráfico de área con las abundancias en las muestras del nivel A; la figura IV-49 la comparación para el nivel B y la figura IV-50 para el nivel C.

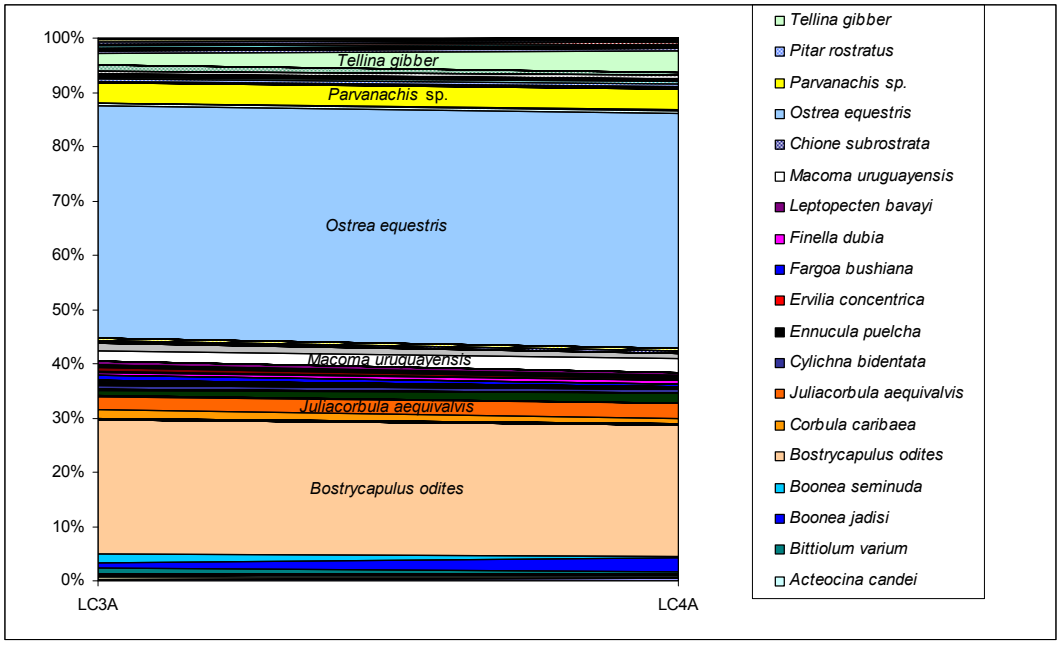


Figura IV-48. Gráfico de área para el nivel A de La Coronilla.

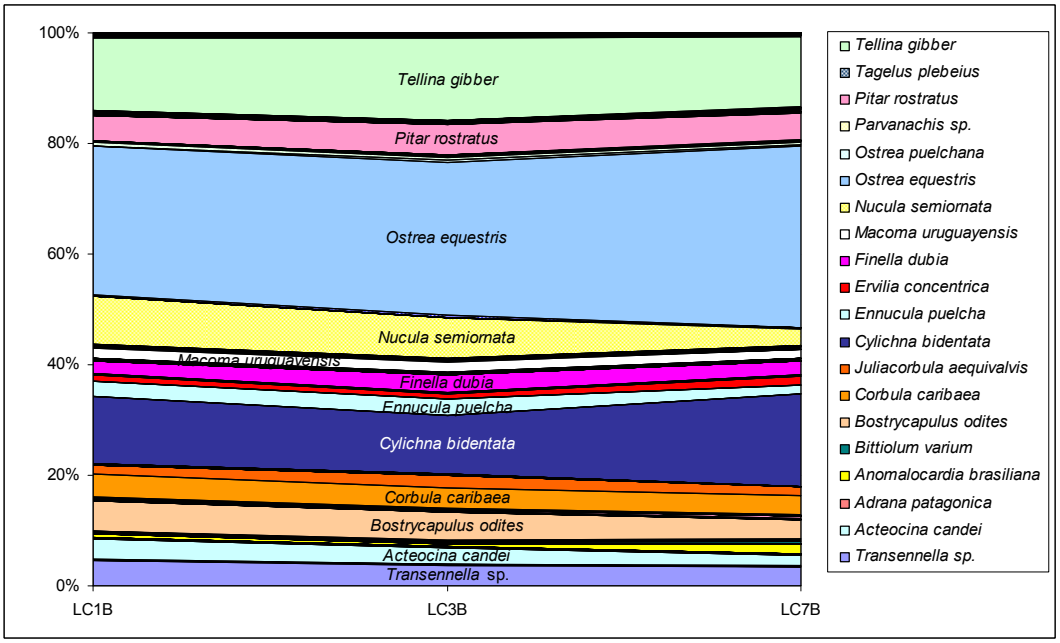


Figura IV-49. Gráfico de área para el nivel B de La Coronilla.

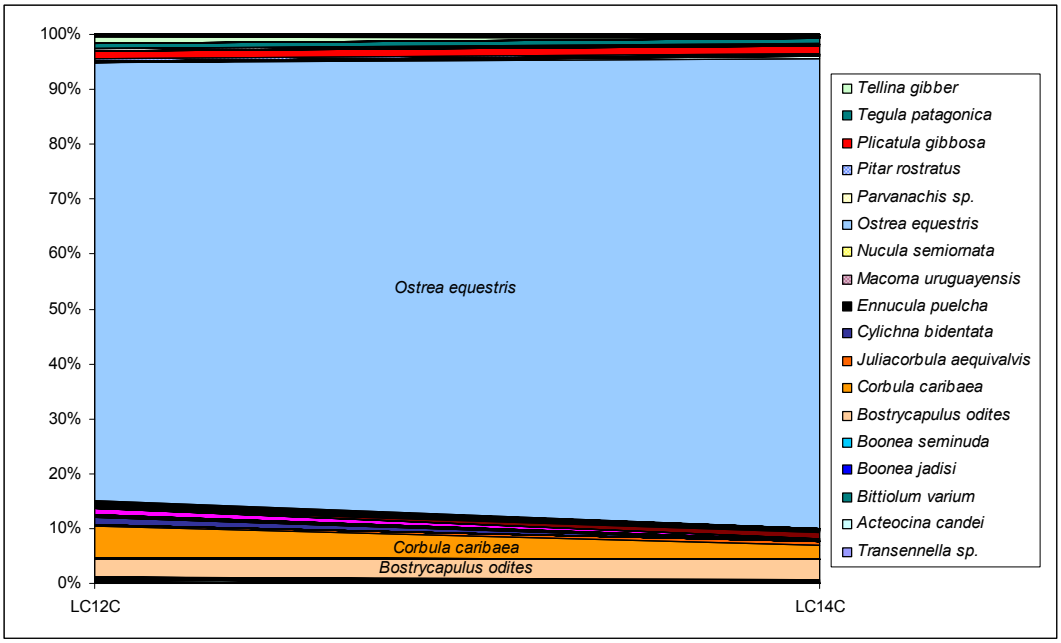


Figura IV-50. Gráfico de área para el nivel C de La Coronilla.

Los gráficos anteriores muestran para la asociación de La Coronilla una muy escasa variación horizontal en la composición taxonómica y abundancia dentro de cada uno de los niveles. Esto ocurre sobre todo si se toman en cuenta aquellos taxones más representativos y a pesar de que en muestras del mismo nivel hubo una variación importante en el número de especímenes registrados. En el nivel A dominan *Ostrea equestris* y *Bostrycapulus odites*. En el nivel B los taxones más abundante son *Ostrea equestris*, *Tellina gibber* y *Cylichna bidentata*. Otros como *Pitar rostratus*, *Nucula semiornata* y *Bostrycapulus odites* están bien representados. El nivel C muestra una notoria dominancia de *Ostrea equestris*, estando el resto de los taxones escasamente representados.

Por el contrario, sí existen variaciones en el hallazgo o no de especies representadas por muy pocos individuos, lo cual puede implicar un problema de registro de taxones escasos en la comunidad original.

Comparación entre niveles

Las figuras IV-51 y IV-52 muestran la variación vertical en la composición taxonómica de las muestras de La Coronilla.

Dada la escasa variación lateral, mediante la elección de varias combinaciones de muestras en la vertical se obtienen resultados similares. *Ostrea equestris* alcanza su menor abundancia en el nivel B y el máximo en el nivel C. *Tellina gibber*, *Pitar rostratus*, *Nucula semiornata*, *Cylichna bidentata*, *Acteocina candei*, *Transennella* sp. alcanzan su mayor abundancia en el nivel B, disminuyendo en los niveles A y C.

B. odites, *C. plana*, *S. fragilis*, *Parvanachis* sp., *T. muricatum*, *M. uruguayensis*, *M. guidoi*, *J. aequivalvis* y varios de los microgasterópodos como *B. jadisi*, *F. bushiana* e *I. anomala* disminuyen su abundancia desde el nivel A al C. *Corbula caribaea* aumenta su abundancia hacia el nivel C.

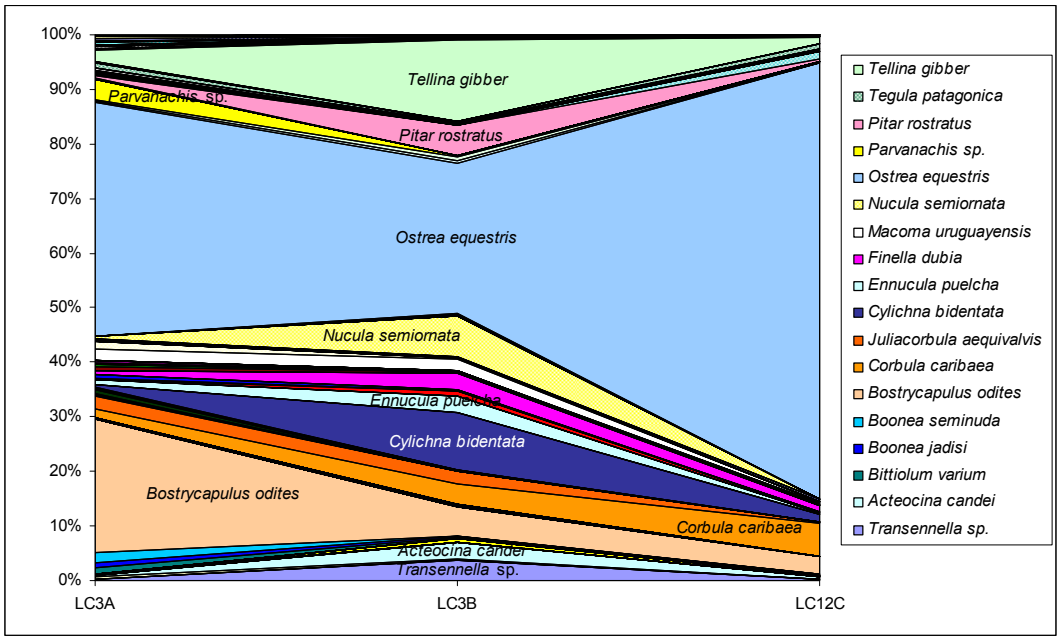


Figura IV-51. Gráfico de área para la comparación en la vertical mediante las muestras LC3A, LC3B y LC12C.

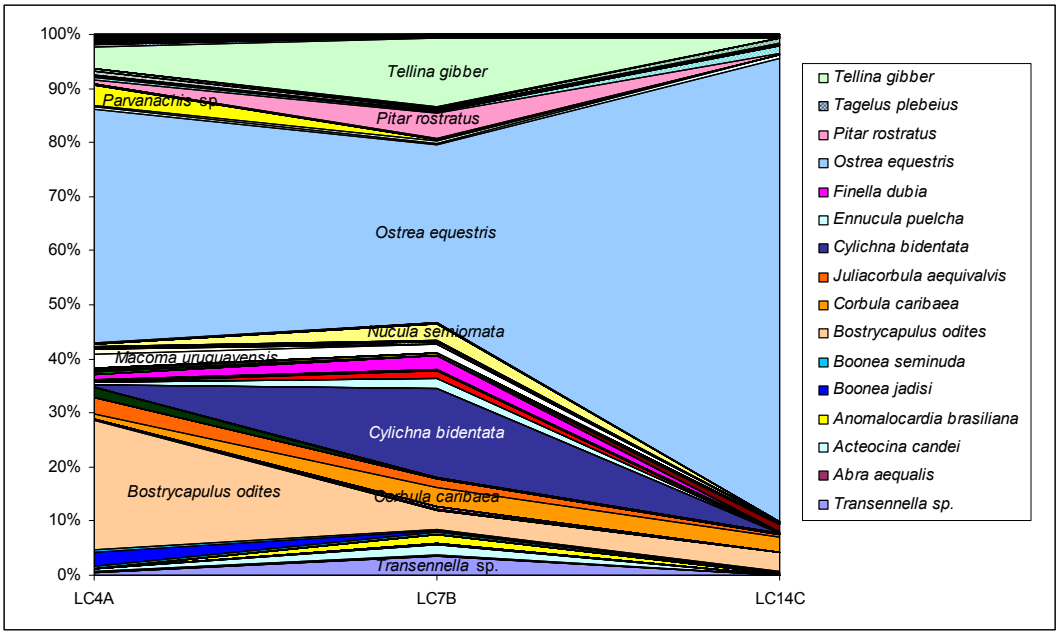


Figura IV-52. Gráfico de área para la comparación en la vertical mediante las muestras LC4A, LC7B y LC14C.

Varios taxones se hallaron únicamente en el nivel A (ver apéndice I), como *Acteon* sp., *Philine* aff. *P. sagra*, *Teinostoma* sp., *T. turris*, *S. chemnitzii*, *B. lamellosa*, *F. vilardeboana*, *Lithophaga* sp. Otros taxones que se registran en los otros niveles no se encuentran en A, como *Buccinanops* sp., *A. patagonica*, *A. aequalis*, *B. rushii*, *Limaria* sp., *S. adamsii* y Turridae indet. En este nivel se detecta la mayor abundancia o exclusiva presencia de taxones asociados a sustrato duros o consolidados (*B. odites*, *C. plana*, *S. fragilis*, *B. lamellosa* y *Lithophaga* sp.). Sin embargo, también se registran con mayor abundancia que en otros niveles especies de sustratos blandos (*T. muricatum*, *M. uruguayensis*, *M. guidoi*, *S. chemnitzii*, *Parvanachis* sp.).

Varias de las especies registradas en la asociación se hallan en su máxima abundancia en el nivel B; por ejemplo *T. gibber*, *P. rostratus*, *Transennella* sp., *A. brasiliana*, *E. concentrica*, *B. rushii*, *N. semiornata*, *E. puelcha*, *F. dubia*, *A. candei*, *C. bidentata*. Los taxones que sólo se encuentran en muestras del nivel B son *A. purpuratus*, *A. anatina*, *B. resticulum*, *B. occidentalis* y *E. angulosa*. La especie *N. bisulcata* no aparece en este nivel pero sí en los niveles A y C (ver apéndice I). En el nivel B entonces, parecen tener una buena representación aquellos taxones asociados a sustratos blandos, sumado a que es el nivel en el que *O. equestris* alcanza su menor abundancia.

En el nivel C se observa la mayor abundancia de *O. equestris* así como de otros taxones mucho menos representados como *P. gibbosa*, *Heleobia* cf. *H. australis* y *T. patagonica*. Algunos taxones como *T. plebeius* y *A. seminuda* sólo se hallan en este nivel, pero hay varias especies que no son registradas en el mismo: *C. riosi*, *C. pectinella*, *G. cerina*, *M. guidoi*, *Mysella* sp., *C. lunulata*, *N. isabelleana*, *O. tehuelcha*, *P. agria*, *V. persimilis*, *T. medinae*, *T. deboeri* y *T. farroupilha*. De manera global, están mejor representados en el nivel C los taxones asociados a sustratos duros, a pesar del registro sólo en este nivel de *T. plebeius* y *A. seminuda*. De los taxones no registrados en el nivel C, la mayoría se asocian a sustratos blandos. Es factible que la presencia de *T. plebeius* y la mayor abundancia de *Heleobia* cf. *H. australis* quizás se asocie a la existencia de alguna fluctuación de la salinidad hacia este nivel superior.

Por lo tanto, a partir de estos resultados, no es posible afirmar que exista un claro patrón que explique la presencia y la ausencia de determinadas especies en cada uno de los niveles. Las muestras de la asociación de La Coronilla contienen una buena proporción de taxones que son registrados por escasos individuos por lo que su ausencia en uno u otro nivel puede deberse a un problema de registro. Aún así y considerando la interpretación anterior, el nivel A posee una mayor representación de especies asociadas a sustratos duros o consolidados; en el nivel B es donde se hallan mejor representados taxones asociados a sustratos blandos y en el nivel C hay una mejor representación de taxones asociados a sustratos duros.

8. AGRUPAMIENTOS

En primera instancia se presentan los resultados de los análisis de agrupamiento de las muestras analizadas según el coeficiente de Dice y el índice de Raup-Crick, los cuales se calculan mediante la presencia/ausencia de los taxones.

8.1. Modo Q

La figura IV-53 muestra el dendrograma de agrupamiento de todas las muestras analizadas según el coeficiente de Dice.

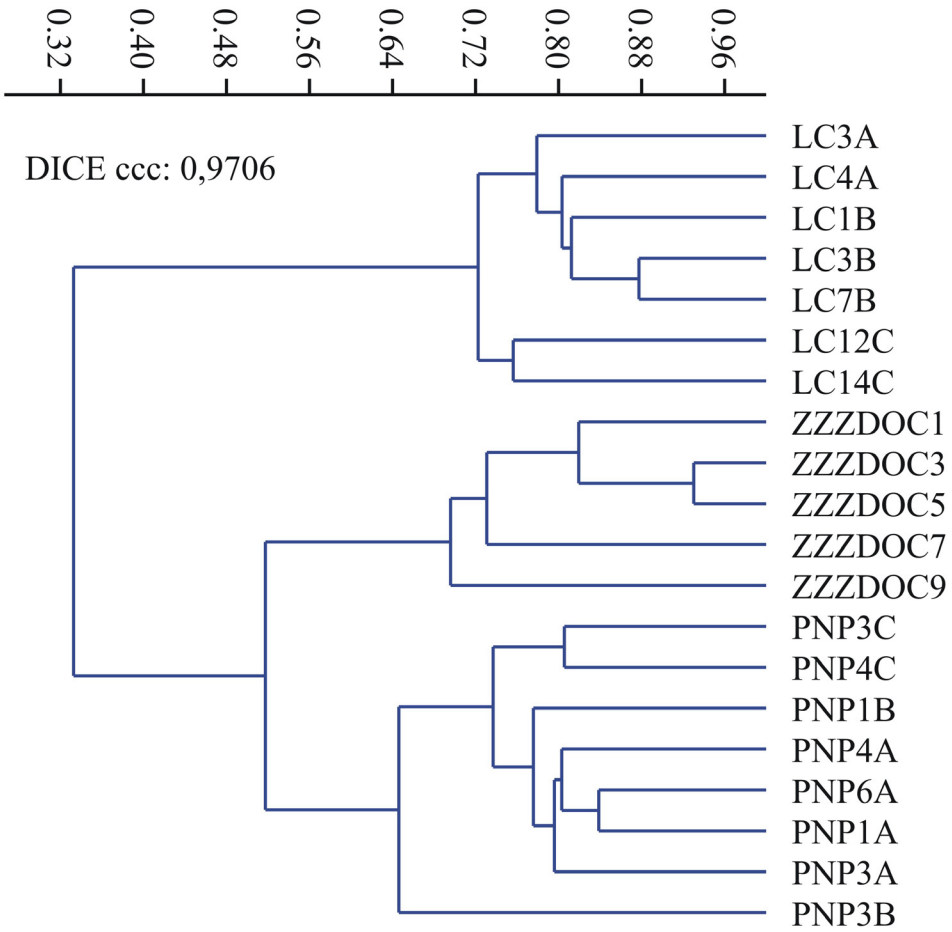


Figura IV-53. Dendrograma de agrupamiento de las muestras analizadas según el coeficiente de Dice.

Las muestras se asocian en tres grandes grupos que coinciden con las tres localidades pleistocenas, siendo el grupo más disímil el de La Coronilla. Las muestras

de esta asociación se agrupan a su vez en dos subgrupos, uno nuclea las del nivel C y el otro nuclea las del nivel A y B, con estas últimas más cercanas entre sí.

Las muestras más cercanas entre sí de la asociación de Zagarzazú son la ZZZDOC3 y ZZZDOC5, las cuales se agrupan más cercanamente con ZZZDOC1. ZZZDOC9 es la más alejada de este núcleo.

Respecto a las muestras del Puerto de Nueva Palmira, la más diferente es PNP3B. El resto, se asocia en dos subgrupos. Uno de ellos nuclea las muestras del nivel C y el otro, las muestras del nivel A, a las cuales se vincula PNP1B.

El valor del Coeficiente de Correlación Cofenética se ubica en 0,97 por lo que la topología del dendrograma es confiable.

Como forma de evaluar los agrupamientos se realizó un dendrograma utilizando el Índice de Ochiai y se obtuvo la misma topología que con el Índice de Dice.

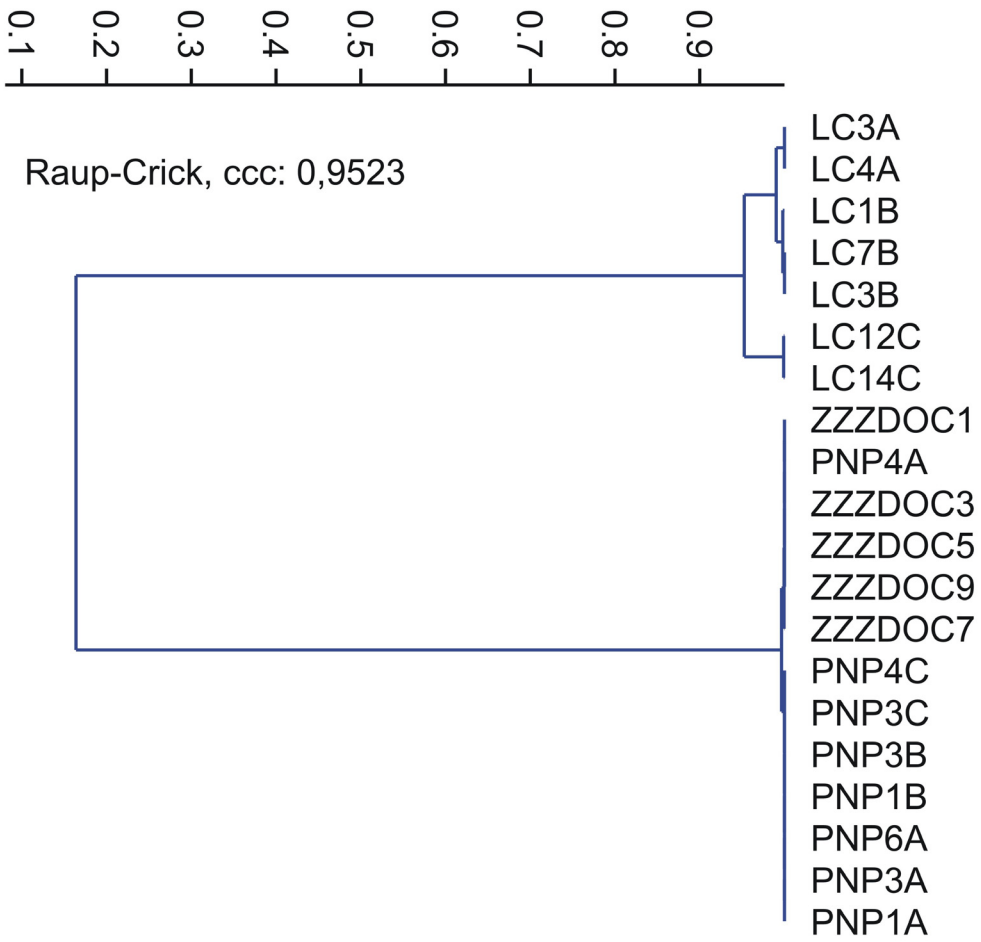


Figura IV-54. Dendrograma de agrupamiento de las muestras analizadas según el índice de Raup-Crick.

El dendrograma de agrupamiento de las muestras analizadas según el índice de Raup-Crick, muestra que se forman tres grandes grupos que en gran medida coinciden con las tres localidades pleistocenas, siendo el grupo más disímil el de las muestras de La Coronilla. En este caso, las muestras de La Coronilla se asocian en dos grupos, uno integrado por aquellas del nivel C y el otro que asocia las muestras del nivel A por un lado y las del nivel B por otro (figura IV-54). Los otros dos grupos incluyen por un lado las muestras de Zagarzazú junto con PNP4A y por otro el resto de las muestras del Puerto de Nueva Palmira. No es posible resolver la distribución interna dado que la similitud es muy alta, cercana a 1.

El valor del Coeficiente de Correlación Cofenética se ubica en 0,95 por lo que la topología del dendrograma es confiable.

Para dilucidar los patrones de agrupamiento de las tres localidades según este índice, se muestran en el figura IV-55, los dendrogramas de agrupamiento obtenidos usando la matriz total de especies. Los valores del Coeficiente de Correlación Cofenética son más bajos, en especial el obtenido para el dendrograma que agrupa las muestras de La Coronilla.

El dendrograma para la asociación de La Coronilla muestra a las muestras del nivel C claramente diferenciado del resto aunque las muestras de los niveles A y B no aparecen agrupadas entre sí. Las más cercanas son LC3B y LC7B a la cual se asocian LC1B con LC4A. LC3A es la más externa a este grupo. Nótese que el coeficiente de correlación cofenética tiene un valor inferior a 0,5.

El dendrograma de agrupamiento de Zagarzazú muestra relaciones similares a las obtenidas mediante el coeficiente de Dice, con las muestras ZZZDOC3 y ZZZDOC5 agrupadas. A este grupo se une con un alto porcentaje de similitud ZZZDOC1. Al subgrupo formado por estas tres muestras se unen sucesivamente ZZZDOC7 y ZZZDOC9.

El dendrograma correspondiente al Puerto de Nueva Palmira ubica a las muestras del nivel C separadas del resto. Las muestras PNP1A, PNP6A y PNP3A se unen en un subgrupo y por otro lado PNP4A, PNP3B y PNP1B se unen en otro.

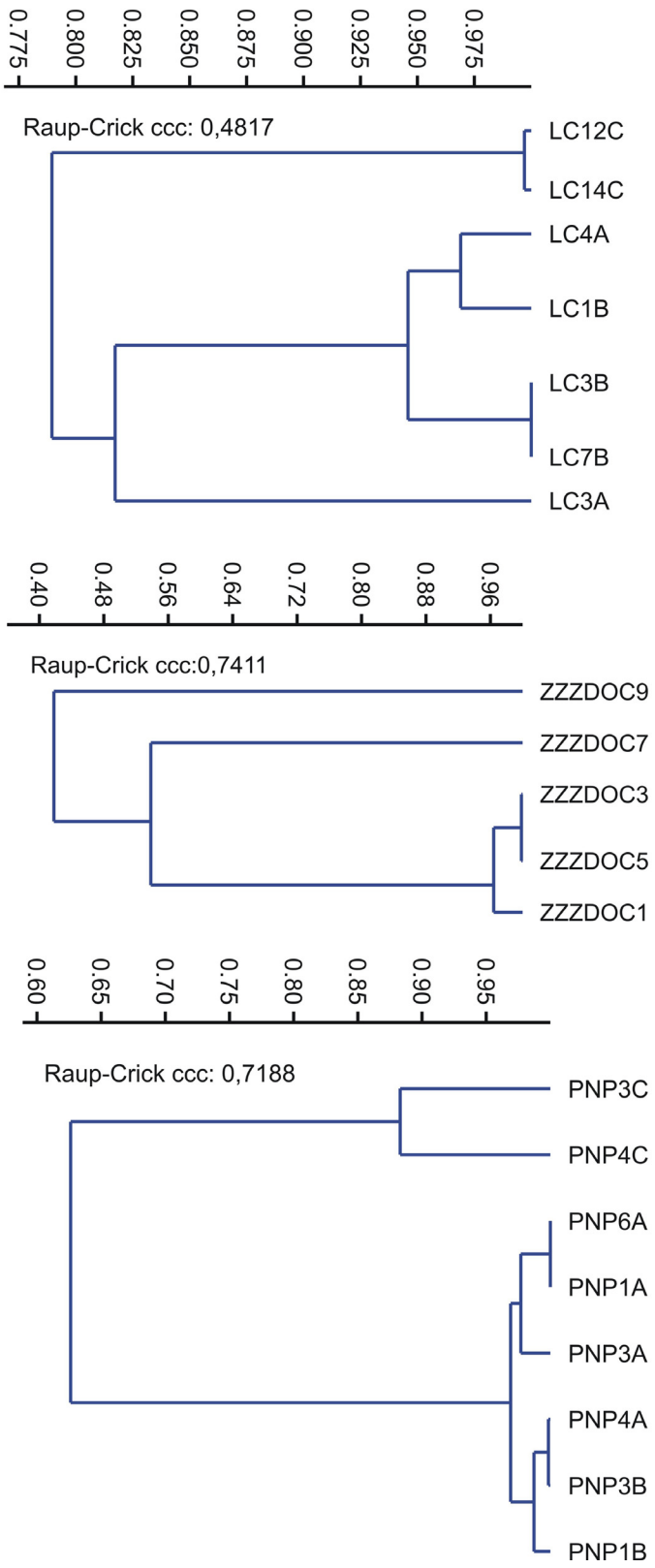


Figura IV-55. Dendrogramas de agrupamiento de cada localidad según el índice de Raup-Crick calculados a partir de la matriz total.

La figura IV-56 muestra el dendrograma obtenido a partir de la matriz total de presencia/ausencia, de las muestras de Zagarzazú y el Puerto de Nueva Palmira para verificar el agrupamiento obtenido en la figura IV-54. A diferencia de aquel, las muestras de ambas localidades se agrupan entre sí por lo que se observa un cierto grado de inestabilidad en los agrupamientos obtenidos a partir de este índice, lo cual era de esperar dadas las propiedades del índice de Raup-Crick.

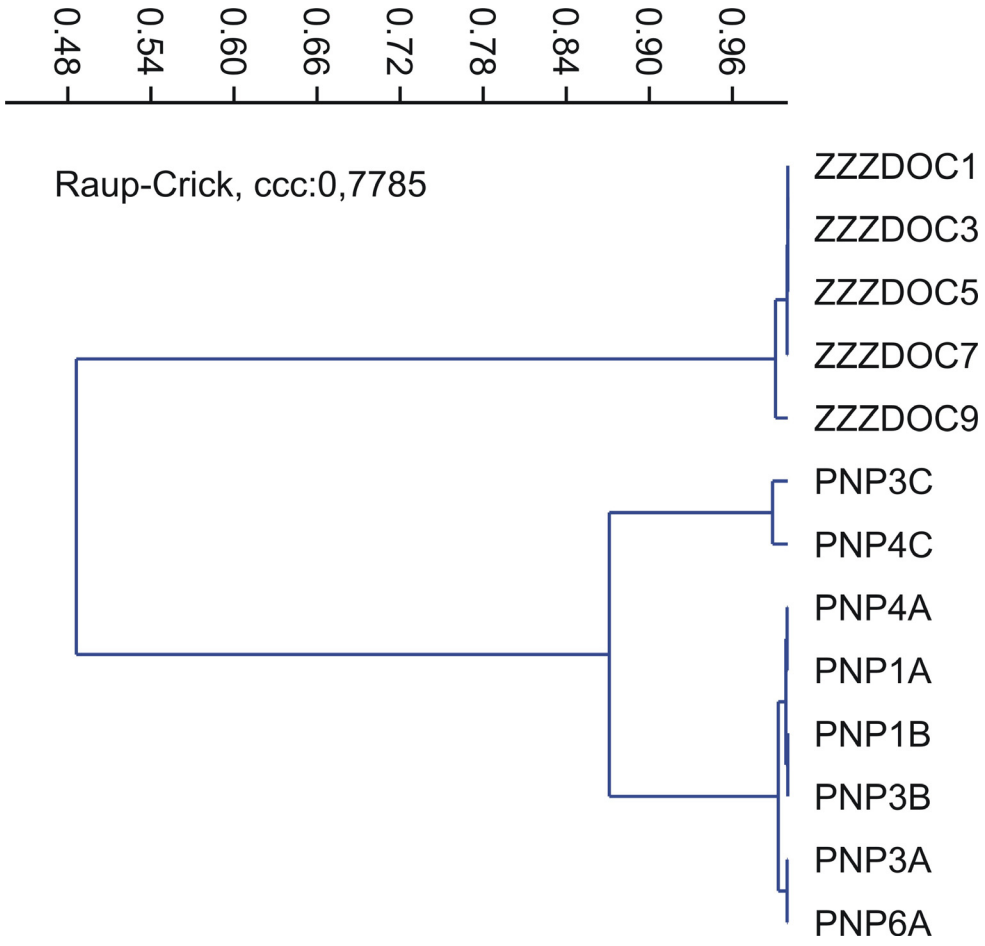


Figura IV-56. Dendrogramas de agrupamiento de cada localidad según el índice de Raup-Crick calculados a partir de la matriz total.

En síntesis, tomando en cuenta la presencia/ausencia de las especies en las muestras analizadas, se comprueba una importante similitud o identidad de cada una de las asociaciones pleistocenas. Según el coeficiente de Dice, los tres principales grupos incluyen las muestras de cada asociación, siendo la más diferente la asociación de La Coronilla. A grandes rasgos, se obtuvo un resultado similar mediante el índice de Raup-Crick ya que el ensamble de La Coronilla se aparta claramente de las otras dos

localidades. Esta asociación es bastante más diversa, conteniendo un importante número de especies que no son compartidas con las otras localidades.

Al utilizar el índice de Raup-Crick, la muestra PNP4A se agrupa con las muestras de Zagarzazú. El único taxón que solo está presente en esta muestra y en las de Zagarzazú es *Laevicardium* sp. Se debe notar por otra parte que pequeñas variaciones en los valores pueden modificar el agrupamiento obtenido por este índice de características probabilísticas.

Asimismo, se observa que indistintamente del coeficiente usado, las muestras del nivel C en La Coronilla se agrupan entre sí, lo cual debe estar relacionado a que presentan una menor riqueza que el resto de las muestras y por lo tanto comparten con el resto menos especies. El agrupamiento de las demás muestras de La Coronilla varía levemente según el coeficiente y la matriz utilizada. Con la matriz total (Apéndice I) y el índice de Raup-Crick, las muestras del nivel B se agrupan entre sí, al igual que las del nivel A; según el coeficiente de Dice, las muestras más parecidas son LC3B y LC7B, más parecidas a LC1B y subsiguientemente a LC4A y LC3A. Cuando se analiza la matriz de similitud que incluye únicamente los taxones de La Coronilla con el índice de Raup-Crick, varían levemente los resultados entre las muestras del nivel A y B. Las muestras LC3B y LC7B son las más parecidas y se agrupan a las muestras LC4A y LC1B. LC3A es la más diferente a este grupo de 4 muestras. Las diferencias observadas entre los agrupamientos están dadas seguramente por el registro de especies escasamente representadas y que son compartidas alternativamente por alguna de las muestras del nivel A con alguna de las muestras del nivel B.

En el caso de Zagarzazú, los dendrogramas son más uniformes en mostrar que la muestra que más difiere del resto en su composición taxonómica es ZZZDOC9 ya que carece de varios taxones compartidos por las otras (e.g. *C. costata*, *Parvanachis* sp., *E. candeanum* y *C. riosi*). Las muestras más similares entre sí son ZZZDOC3 y ZZZDOC5, únicas en las que se registran *M. guidoi*, *E. mactroides* y *A. candei*.

Para el Puerto de Nueva Palmira los índices de similitud son consistentes en agrupar las muestras del nivel C, existiendo algunas diferencias en el agrupamiento de las muestras del nivel A y B. Mediante el coeficiente de Dice, las muestras del nivel A se agrupan sucesivamente entre sí y con PNP3B. Este grupo se une a las muestras del nivel C, siendo la muestra más diferente, PNP3B. Esto debe explicarse por su menor

riqueza y cantidad de especies compartidas con el resto. El agrupamiento obtenido mediante el índice de Raup-Crick calculado únicamente con las muestras del Puerto de Nueva Palmira agrupa a PNP4A con las muestras del nivel B y por otro lado las restantes muestras del nivel A. Sin embargo, al incluir las muestras de Zagarzazú se observa que PNP3A y PNP6A forman un grupo que se une a otro que agrupa por un lado las muestras del nivel B y las restantes del nivel A. Es notorio que las muestras del nivel C son más parecidas entre sí que con cualquier otra, mientras que el agrupamiento mediante del coeficiente de Dice muestra un núcleo formado por las muestras del nivel A al que se suma PNP1B, probablemente por la diferencia de diversidad que muestra PNP3B por ser más pequeña.

El dendrograma obtenido mediante la Distancia de Chord muestra la conformación de dos grandes grupos (figura IV-57), con un valor de Coeficiente de Correlación Cofenética de 0,88.

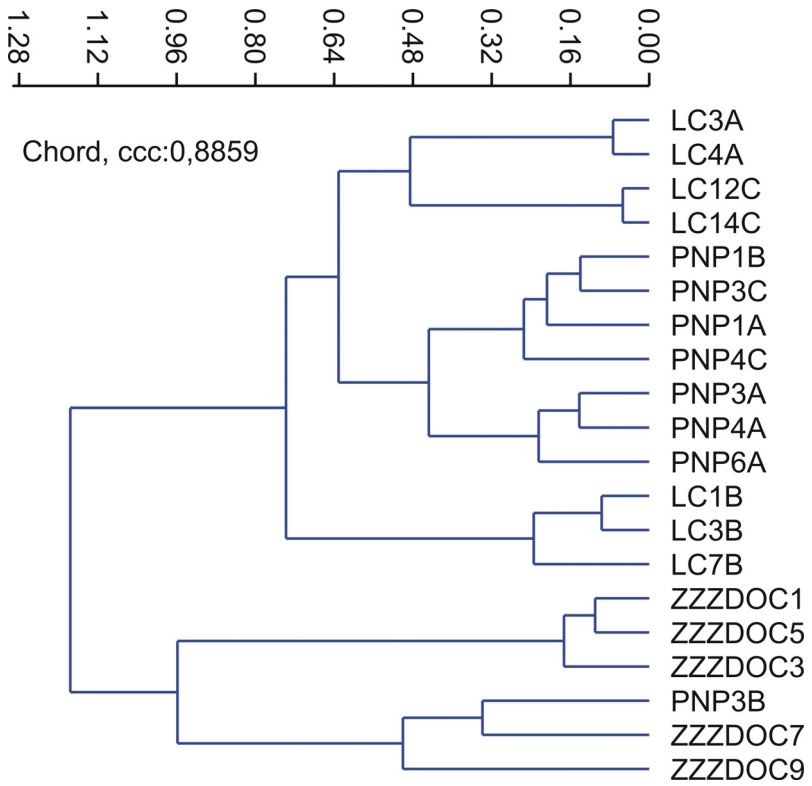


Figura IV-57. Dendrograma de agrupamiento de cada muestra según la distancia de Chord.

El más pequeño incluye las muestras de la asociación de Zagarzazú y PNP3B. Dentro de este grupo se asocian por un lado aquellas muestras en las cuales *Heleobia* cf.

H. australis es el taxón más abundante (ZZZDOC1, ZZZDOC3 y ZZZDOC5) y que muestran porcentajes similares de las especies que le siguen en abundancia. Por otro lado se agrupan las muestras en las que *M. isabelleana* es más abundante, seguida por otras especies (PNP3B, ZZZDOC7 y ZZZDOC9). De acuerdo a las propiedades de este índice (considera porcentajes), el menor tamaño de la muestra PNP3B no incidiría en el agrupamiento y es razonable que se encuentre más cercana a este grupo y no al resto de las muestras del Puerto de Nueva Palmira dado que es la única muestra de esta asociación en la que *M. isabelleana* es el taxón más abundante.

El otro grupo incluye el resto de las muestras del Puerto de Nueva Palmira y las de La Coronilla (donde la especie más abundante es *O. equestris*). Las primeras nuclean por un lado, aquellas muestras en las que *O. equestris* es seguida por *M. isabelleana* en proporciones similares (PNP1B, PNP3C, PNP1A y PNP4C), en el otro subgrupo quedan incluidas las muestras con una similar proporción de *O. equestris* seguida por *A. brasiliana* (PNP3A, PNP4A y PNP6A). A este grupo se une otro que incluye las muestras de La Coronilla del nivel A por un lado y las del nivel C por otro. En las muestras del nivel C domina ampliamente *O. equestris* y en las del nivel A, si bien esta especie es la más abundante, le sigue en importancia *B. odites*. El grupo más disímil de esta gran agrupación está integrado por las muestras del nivel B en las cuales si bien *O. equestris* es el taxón más abundante, *T. gibber* y *C. bidentata* se encuentran en proporciones similares en las 3 muestras, así como otros hallados en menor proporción (*P. rostratus*, *N. semiornata*, *B. odites*, *C. caribaea*, entre otros).

La figura IV-58 muestra el dendrograma obtenido mediante la Distancia de Bray-Curtis, que muestra un agrupamiento diferente al anterior dadas sus diferentes propiedades. Las muestras del Puerto de Nueva Palmira, salvo PNP3B, se encuentran agrupadas entre sí. Tal como en los resultados obtenidos para presencia y ausencia, las muestras del nivel C se encuentran juntas, y PNP1B se agrupa con muestras del nivel A. Este grupo de las muestras del Puerto de Nueva Palmira se une a otro grupo integrado por un lado por las muestras del nivel A y por otro a las muestras del nivel B de La Coronilla. Como se mencionó anteriormente, se observan claras diferencias entre los niveles A y B del depósito de La Coronilla, así como mayor homogeneidad entre ellos. En este gran grupo hay mayor abundancia de *O. equestris* seguida por otras especies con una representación importante (*A. brasiliana* y *M. isabelleana* en Puerto de Nueva

Palmira; *B. odites*, *C. bidentata*, *T. gibber* y otros taxones en La Coronilla). A este grupo se unen las muestras ZZZDOC7 y ZZZDOC9, en las cuales si bien abunda *M. isabelleana*, también otras especies están bien representadas. A éstas se unen las dos muestras del nivel C de La Coronilla, con dominio de *O. equestris*, y sucesivamente un grupo con las restantes muestras de Zagarzazú, donde *Heleobia* cf. *H. australis* y *M. isabelleana* superan el 90% de los taxones. La muestra más externa es PNP3B con un número total de individuos muy inferior al resto.

El valor del Coeficiente de Correlación Cofenética se ubica en 0,91 por lo que la topología del dendrograma es confiable.

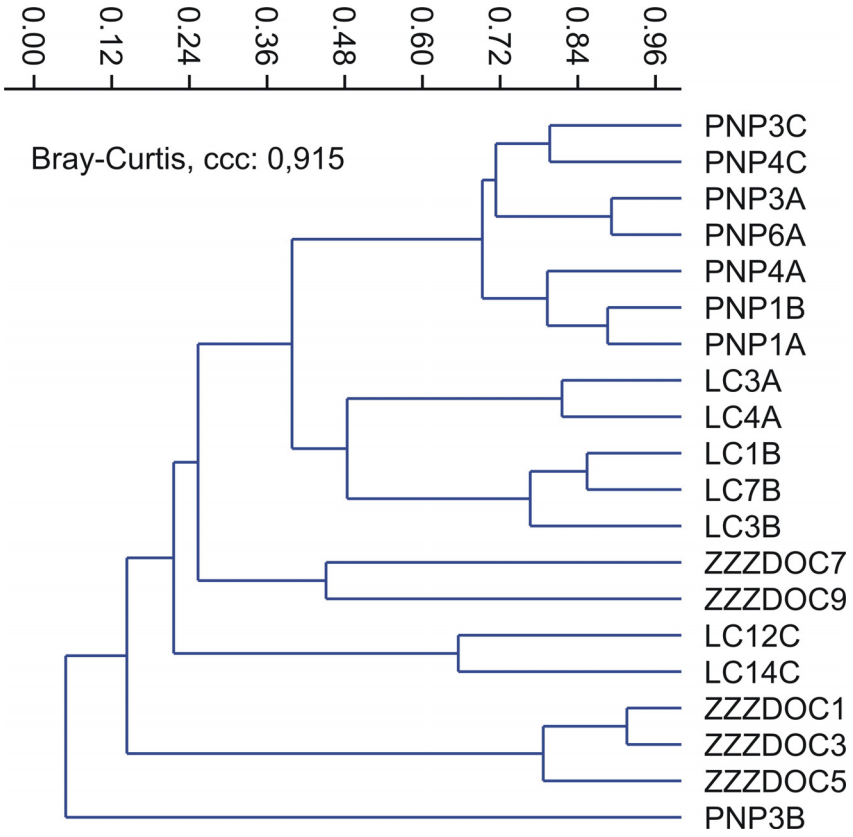


Figura IV-58. Dendrograma de agrupamiento de cada muestra según la distancia de Bray-Curtis.

8.2. Modo R

A continuación se presentan los resultados de los dendrogramas de agrupamiento de los taxones hallados en la totalidad de las muestras analizadas. Este tipo de dendrogramas suele ser de difícil interpretación, especialmente cuando se basan en una gran cantidad de taxones, como en este caso.

La figura IV-59 muestra el dendrograma según el coeficiente de Dice donde se observan dos grandes grupos al los que se adicionan núcleos más pequeños de forma sucesiva. El grupo mayor, predominantemente agrupa taxones hallados exclusivamente en las muestras de La Coronilla salvo el agrupamiento de *Crepidula plana*, *Tegula patagonica*, *Trachycardium muricatum*, *Turbonilla* sp., *Sphenia fragilis* y *Acteocina candei* que también se encuentran en el Puerto de Nueva Palmira.

El siguiente grupo más inclusivo, muestra un núcleo más afín de taxones que se encuentran en las 3 localidades como *Anomalocardia brasiliana*, *Corbula caribaea*, *Ostrea equestris*, *Pitar rostratus*, *Brachidontes* sp., *Heleobia* cf. *H. australis*, *Tellina gibber*, *Cylichna bidentata*, *Nucula semiornata* y *Bostrycapulus odites*.

A este núcleo se unen sucesivamente otros agrupamientos con taxones que se encuentran asociados en Zagarzazú y el Puerto de Nueva Palmira aunque también aparecen en muestras de La Coronilla. Sucesivos subgrupos más pequeños que se unen a este núcleo e incluyen taxones hallados en Zagarzazú, y otros exclusivos de La Coronilla y representados en escasas muestras.

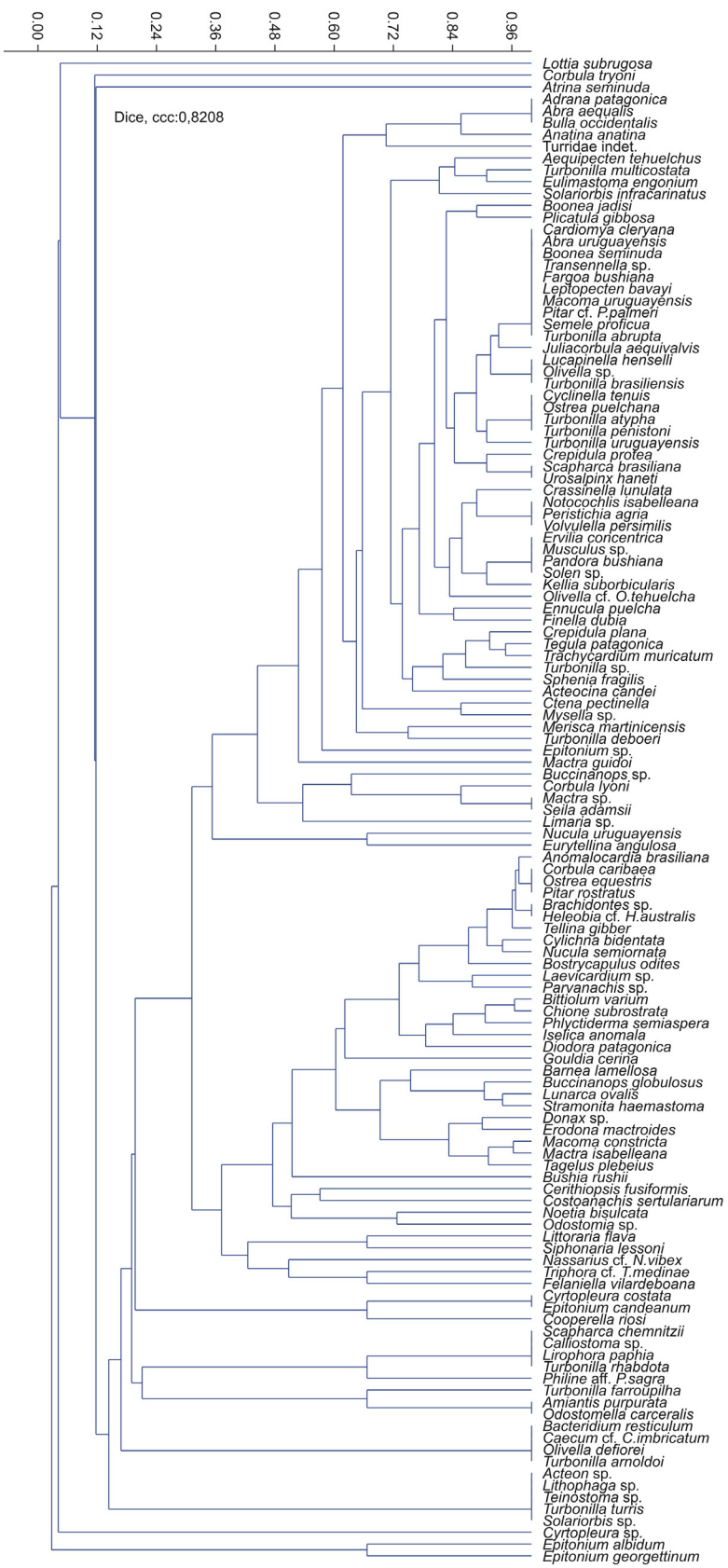


Figura IV-59. Dendrograma de agrupamiento en modo R mediante el coeficiente de Dice.

La figura IV-60 muestra el dendrograma de agrupamiento de los taxones según el índice de Raup-Crick. También se observan 2 grandes grupos.

El grupo de menor tamaño incluye taxones que predominantemente se hallan en las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y en Zagarzazú; varios de ellos son compartidos también con La Coronilla como *Ostrea equestris*, *Corbula caribaea*, *Pitar rostratus*, entre otras. El grupo mayor incluye fundamentalmente taxones que se encuentran en La Coronilla aunque también se encuentran otros que se hallan en las otras asociaciones como *Tellina gibber*, *Cylichna bidentata*, *Parvanachis* sp. y *Laevicardium* sp. El subgrupo que se une a este, incluye taxones exclusivos de Zagarzazú.

Cabe destacar que los coeficientes de correlación cofenética en ambos dendrogramas son cercanos a 0,8 y que en términos generales coinciden los resultados.

En síntesis, los dendrogramas obtenidos en base al coeficiente de Dice y al índice de Raup-Crick muestran coincidencias. De modo general, ocurre una tendencia de agrupamiento más cercano de las especies que se encuentran únicamente en una asociación y de especies compartidas por las tres asociaciones. Los taxones hallados en una o escasas muestras dentro de una asociación tienden a agruparse entre sí, siendo estos grupos los más alejados de los dendrogramas. Por ende, los más cercanos y con mayor similitud en el dendrograma son los que se encuentran en mayor número de muestras y aquellos menos representados ocupan posiciones más alejadas y se agrupan entre sí con taxones que se encuentran en la misma muestra.

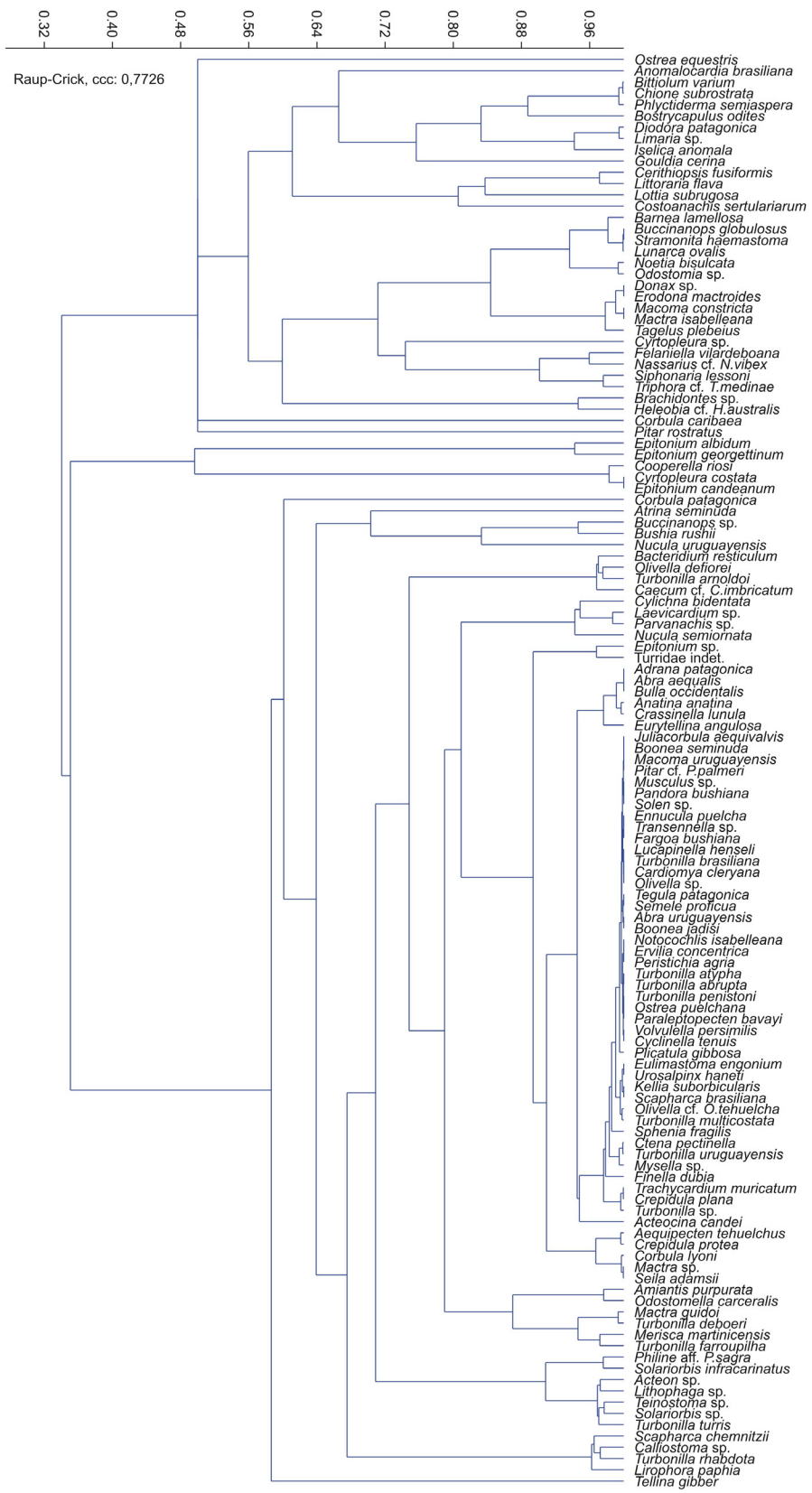


Figura IV-60. Dendrograma de agrupamiento en modo R mediante el índice de Raup-Crick.

9. ORDENAMIENTO

El NMDS mediante el coeficiente de Dice ordena las muestras de las 3 localidades pleistocenas entre sí de forma muy cercana en el espacio (figura IV-61). Considerando las muestras del Puerto de Nueva Palmira, PNP3B es la que se ubica más alejada respecto al resto. El stress del análisis indica un ordenamiento bastante confiable al encontrarse por debajo de 0,1.

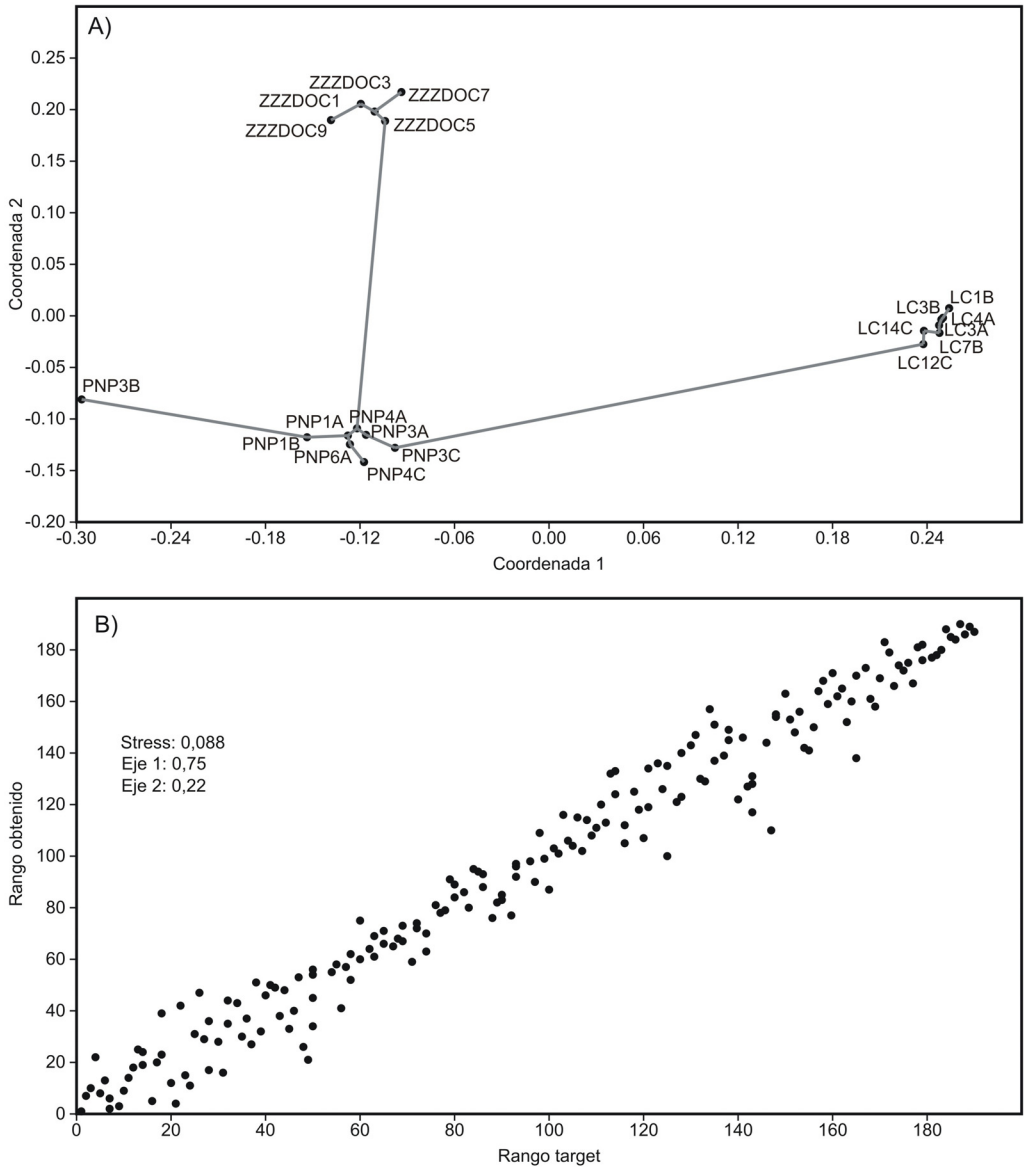


Figura IV-61. A) NMDS mediante el coeficiente de Dice, B) Shepard plot correspondiente.

El NMDS utilizando la distancia de Bray-Curtis ordenó en la coordenada 1, las muestras por localidades a excepción de la muestra PNP3B que es la que se posiciona más alejada (figura IV-62). El resto de las muestras del Puerto de Nueva Palmira se encuentra en el centro del gráfico y cercanas entre sí. Las muestras de La Coronilla se ubican por niveles, siendo las más alejadas, las del nivel C. Las muestras de Zagarzazú muestran un gradiente en la coordenada 2 estando más cercanas las muestras ZZZDOC1, ZZZDOC3 y ZZZDOC5. El stress es algo menor a 0,1.

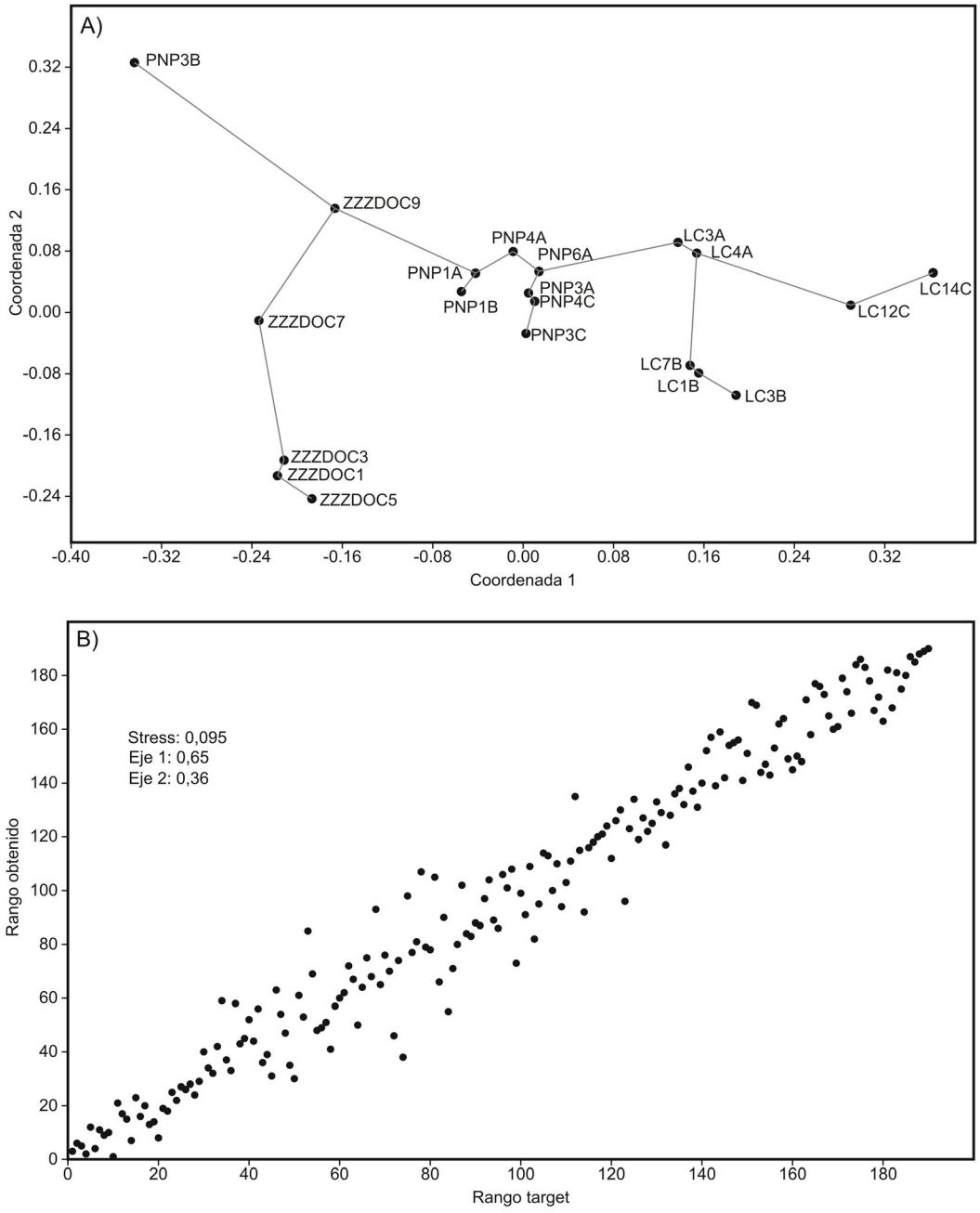


Figura IV-62. A) NMDS mediante la distancia de Bray-Curtis. B) Shepard plot correspondiente.

El NMDS según la distancia de Chord mostró un resultado es similar al anterior en tanto las muestras se ordenan por localidades, a excepción de la muestra PNP3B que queda incluida entre dos muestras de Zagarzazú (figura IV-63). Las muestras de esta localidad son las que presentan mayor dispersión entre sí, estando más cercanas las ZZZDOC1, ZZZDOC3 y ZZZDOC5 pero alejadas en la coordenada 2 de las restantes. Las muestras de La Coronilla están cercanas entre sí, siendo las más divergentes en la coordenada 2, las muestras del nivel B. El stress obtenido es 0,072.

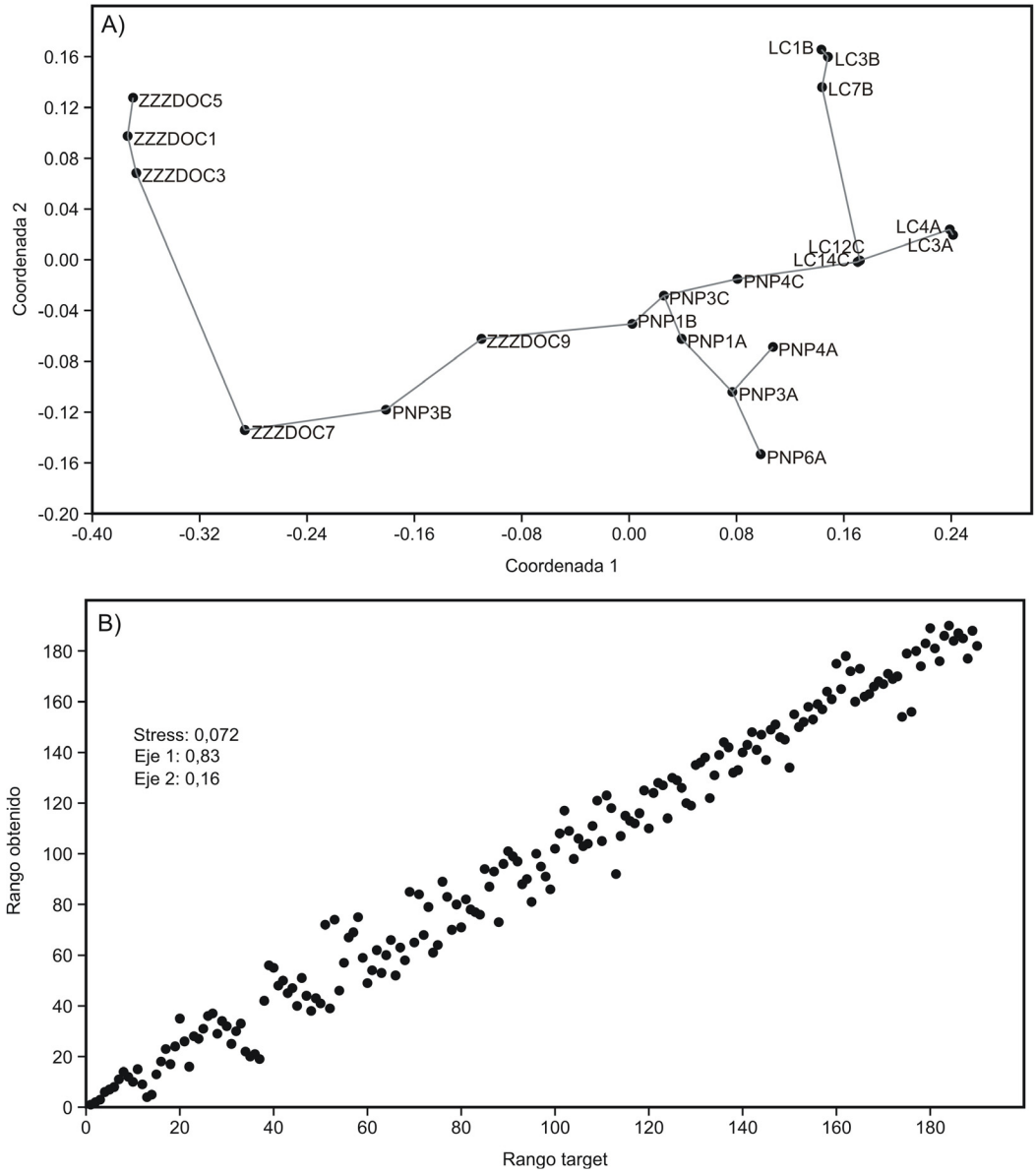


Figura IV-63. A) NMDS mediante la distancia de Chord. B) Shepard plot correspondiente.

En síntesis, los resultados obtenidos a partir del ordenamiento mediante NMDS con el coeficiente de Dice son consistentes con los resultados de los dendrogramas de agrupamiento en tanto las muestras de una misma asociación se hallan más cercanas entre sí que de cualquiera de las otras. A su vez, las muestras de La Coronilla son las más alejadas en el espacio y están más cerca de las del Puerto de Nueva Palmira que de las muestras de Zagarzazú. En el caso de las muestras del Puerto de Nueva Palmira, PNP3B es la que se encuentra más alejada del resto ya que es la que más difiere en composición taxonómica.

El NMDS mediante la distancia de Bray-Curtis mantiene en general, la relación entre las muestras de cada asociación. La excepción es que PNP3B que se halla más cercana a ZZZDOC9, probablemente debido a que ambas son las muestras con menor número de especímenes. El resto de las muestras del Puerto de Nueva Palmira está cercano entre sí. Las muestras de Zagarzazú presentan la relación obtenida en los dendrogramas de agrupamiento, con ZZZDOC9 en primera instancia y ZZZDOC7 más disímiles del resto. Las muestras de La Coronilla se ordenan por niveles, evidenciando la identidad de cada nivel. El ordenamiento obtenido mediante la distancia de Chord es similar al anterior aunque difieren en la posición de PNP3B, la cual se ordena entre ZZZDOC7 y ZZZDOC9, probablemente debido a que mediante esta distancia se estandarizan los tamaños de muestra.

10. OTROS INTEGRANTES DE LAS ASOCIACIONES E ICNOFÓSILES

Luego de considerado el grupo más representativo de las asociaciones, los moluscos, se presentan aquí los resultados referidos a otros grupos e icnofósiles que integran las asociaciones pleistocenas analizadas.

10.1. Briozoarios

Los briozoarios son invertebrados acuáticos (marinos en su gran mayoría), ampliamente distribuidos, coloniales, sésiles y frecuentemente asociados a sustratos duros. Cada individuo mide no más de 1mm, aunque las colonias que forman son fácilmente reconocibles a simple vista.

En varias de las muestras analizadas para esta tesis de la asociación de La Coronilla fueron encontrados fragmentos de colonias de briozoarios. Una comunicación preliminar sobre estos hallazgos fue presentada en Rojas et al. (2014b).

Los briozoarios se registraron ocasionalmente como restos fragmentarios aislados recuperados luego del tamizado y secado de las muestras o incrustando conchillas de moluscos.

El análisis preliminar de las colonias permitió identificar 12 taxones de briozoarios: *Biflustra denticulata*, *Biflustra* sp., *Conopeum reticulum*, *Exochella longirostris*, *Lifuella gorgonensis*, *Schizoporella* sp. 1, *Schizoporella* sp. 2, *Watersipora subtorquata*, *Turbicellepora pourtalesi*, *Terebripora* sp., *Immergentia* sp., Tubuliporidae indet. (Láminas XIII y XIV). La determinación y descripción de los mismos fue realizada por la especialista Dra. Laís Viera Ramalho (Departamento de Invertebrados, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brazil), y se presenta en el Apéndice III.

Las implicancias paleoecológicas y paleoambientales de la presencia de estos briozoarios en la asociación de La Coronilla se presentan en la sección Paleoecología.

10.2. Otros grupos taxonómicos registrados

En la tabla IV-31 se muestra la presencia de otros grupos taxonómicos no analizados en profundidad en esta tesis.

Tabla IV-31. Otros taxones registrados en las asociaciones pleistocenas.

	Puerto de Nueva Palmira	Zagarzazú	La Coronilla
Balanomorpha (placas)	x	x	x
Decapoda (quelípedos y fragmentos)	x	x	x
Ostracoda (valvas)			x
Serpulidae (tubos)			x
Octocorallia (espículas)		x	x
Astrangia rathbuni (coralitos)	x		x
Scleractinia indet. (coralito)			x
Echinoidea (fragmentos)			x
Peces (Osteichthyes y Condrichthyes)	x	x	x

Considerando estos grupos, es por primera vez que se reportan octocorales en la asociación de Zagarzazú y se confirma la presencia de *Astrangia* en el depósito del Puerto de Nueva Palmira, género que había sido mencionado por Mora (1979).

Asímismo, en esta tesis se registran por primera vez dientes de tiburón en las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla y dientes de raya en Zagarzazú.

10.3. Icnofósiles

El estudio de los icnofósiles presentes en las asociaciones es útil para alcanzar un conocimiento más global de las comunidades que vivieron en la costa uruguaya durante el Pleistoceno al incluir grupos que pueden no dejar registro sino a través de su actividad. Asimismo, los icnofósiles permiten realizar inferencias paleoecológicas, por ejemplo evidenciando interacciones ecológicas entre diferentes organismos y brindar información desde el punto de vista depositacional y paleoambiental.

Los icnofósiles registrados en esta tesis corresponden a las clases etológicas Praedichnia, Pascichnia y Domichnia y se presentan a continuación resultados preliminares de su registro en las asociaciones pleistocenas.

Icnogénero *Oichnus* Bromley, 1981

Lámina XV

La mayoría de los icnofósiles hallados corresponde a este icnogénero. Una comunicación preliminar del registro de *Oichnus* en los depósitos pleistocenos estudiados en esta tesis se presentó en Rojas et al. (2015).

10.3.1. Puerto de Nueva Palmira

Lorenzo & Verde (2004) reportaron la icnoespecie *Oichnus paraboloides* en valvas de *Ostrea equestris* y *Anomalocardia brasiliana* provenientes del Puerto de Nueva Palmira.

En esta tesis se registraron las icnoespecies *Oichnus simplex* y *Oichnus paraboloides* y se amplía el registro de taxones perforados. Estos fueron *Bittiolum varium*, *Siphonaria lessoni*, *Heleobia* cf. *H. australis*, *A. brasiliana*, *Corbula caribaea*, *Mactra isabellana*, *Sphenia fragilis*, *O. equestris* y *Nucula semiornata*. Algunos ejemplares de *Pitar rostratus* y *Stramonita haemastoma* presentan perforaciones, probablemente producidas por depredación pero dada la pobre preservación de las

conchillas (fragmentadas y desgastadas), no se puede asegurar que correspondan a *Oichnus*.

Tal como lo plantearon Lorenzo & Verde (2004), el murícido *Stramonita haemastoma* podría ser el responsable de al menos parte de las perforaciones observadas. De acuerdo a los hábitos de vida de este gasterópodo epifaunal, que vive asociado a fondos duros, sería factible que hubiera producido las perforaciones observadas en *S. fragilis*, *O. equestris* y *S. lessoni*. Los gasterópodos *B. varium* y *Heleobia* cf. *H. australis* son muy pequeños, por lo que podrían haber sido atacados por juveniles de *S. haemastoma*. Por otro lado, los bivalvos *A. brasiliana*, *M. isabelleana* y *N. semiornata* son especies infaunales por lo que no resulta evidente que este gasterópodo haya sido el autor de sus perforaciones. Sin embargo, dado que estas especies se entierran a escasos cm de la interfase agua sedimento, se debería contemplar la posibilidad de que hayan sido depredadas por este murícido.

En el Puerto de Nueva Palmira se registró al nasárido *Nassarius* cf. *N. vibex*. La mayoría de los nasáridos son carroñeros aunque los hay herbívoros y carnívoros (e.g. Morton & Chan, 1997, 1998; Morton, 2003; Lucena et al. 2012). En particular, Morton & Chan (1997) hallaron que ejemplares post-larvales de la especie *N. festivus* eran capaces de perforar a sus congéneres, aunque nunca se documentó esta habilidad en el adulto. *N. vibex* es una especie carroñera (e.g. Lucena et al., 2012) aunque también ha sido observada alimentándose de huevos de poliquetos (Hurst, 1965). Por lo tanto, no debería descartarse entonces que algunas de las perforaciones observadas en los moluscos del Puerto de Nueva Palmira pudieran haber sido producidas por juveniles del nasárido allí registrado.

10.3.2. Zagarzazú

En esta tesis se reporta por primera vez para esta asociación, un único espécimen de *Heleobia* cf. *H. australis* con la ocurrencia de *Oichnus paraboloides*. Por un lado, resulta llamativa la tan escasa presencia de conchillas perforadas en esta localidad, siendo que el murícido *S. haemastoma* fue reportado por Rojas (2007) para esta asociación. Sin embargo, es posible que el casi nulo registro de conchillas con

perforaciones se deba a que esta especie no fue registrada en el nivel muestreado en esta tesis.

10.3.3. La Coronilla

El único antecedente correspondiente a la presencia de este icnogénero en esta asociación, es de Lorenzo & Verde (2004), quienes reportaron la presencia de *Oichnus paraboloides* sobre *O. equestris*.

Como producto del análisis de las muestras de La Coronilla, se hallaron perforaciones en 41 taxones: *Chaetopleura angulata* (poliplacóforo), *O. equestris*, *O. puelchana*, *Plicatula gibbosa*, *Chione subrostrata*, *Scapharca brasiliana*, *Pitar rostratus*, *Transennella* sp., *Laevicardium* sp., *Ennucula puelcha*, *Nucula semiornata*, *Corbula caribaea*, *Juliacorbula aequivalvis*, *Macoma uruguayensis*, *Leptopecten bavayi*, *Sphenia fragilis* (bivalvos), *Cylichna bidentata*, *Acteocina candei*, *Peristichia agria*, *Turbonilla abrupta*, *T. brasiliensis*, *T. deboeri*, *T. penistoni*, *T. multicostata*, *T. uruguayensis*, *T. farroupilha*, *T. turris*, *Turbonilla atypha*, *Bostrycapulus odites*, *Crepidula plana*, *Tegula patagonica*, *Bittiolum varium*, *Finella dubia*, *Boonea seminuda*, *B. jadisi*, *Notocochlis isabelleana*, *Heleobia* cf. *H. australis*, *Eulimastoma engonium*, *Lucapinella henseli* y *Parvanachis* sp. (gasterópodos) y placas de balanos. En valvas de *Tellina gibber* y *Pandora bushiana* se hallaron perforaciones que por su morfología no pueden asignarse con certeza al icnogénero *Oichnus*. Las dos icnoespecies registradas con certeza hasta el momento son *O. paraboloides* y *O. simplex*.

En el Apéndice III se presenta una tabla con los taxones perforados hallados en cada muestra de la asociación de La Coronilla, el número total de ejemplares perforados (valvas en el caso de los bivalvos) y el porcentaje de ejemplares perforados en relación al número total de ejemplares del taxón en cuestión. Se incluye información sobre el modo de vida y sustrato de cada uno. El mayor número de especímenes perforados corresponde -en todas las muestras- a *O. equestris* (la especie más abundante en La Coronilla), igualado en la muestra LC1B por *N. semiornata*. Otras especies con alto número de ejemplares perforados son *N. semiornata* y *A. candei*. Sin embargo, cuando se toma en cuenta el mayor porcentaje de ejemplares perforados en relación al número

de especímenes registrados en cada muestra, dominan los microgasterópodos, entre otros. Con porcentajes entre el 25% y el 100% en diferentes muestras se ubican *S. brasiliana*, *T. deboeri*, *T. abrupta* (25%), *T. multicostata*, *T. atypha*, *P. agria*, *T. brasiliensis*, *T. uruguayensis* (entorno del 30%), *F. dubia*, *T. penistoni* (entorno de 40%), *P. agria* (50%), *T. penistoni*, *T. farroupilha* (66%) y *T. deboeri*, *T. penistoni* y *L. henseli* (100%). Por ejemplo, en *O. equestris*, el porcentaje de ejemplares perforados varía entre el 4,5% y el 8%; en *N. semiornata* entre el 10% y el 22,2% y en *A. candei* entre el 5,8% y el 42,8%.

Considerando el número total de ejemplares por muestra, el porcentaje total de especímenes perforados varía entre el 3,4% y el 6,5%.

Entre los taxones que registran *Oichnus* están representados macromoluscos y micromoluscos con una amplia variedad de modos de vida. Se incluyen especies epifaunales e infaunales, de sustratos duros y blandos, así como taxones que ocupan diversos microhábitats hallándose sobre sustratos biológicos. Es evidente que dada la diversidad de taxones perforados, tamaño y modos de vida, debe haber más de un productor de las trazas observadas. De hecho, en la asociación de La Coronilla se registra al murícido *U. haneti* y al natícido *N. isabelleana*. Los murícidos actuales típicamente producen perforaciones cilíndricas (asignados a *O. simplex*), mientras que los natícidos tienen una forma esférica, paraboloide, que disminuye en tamaño desde una abertura externa más grande hacia una abertura interna de menor diámetro (e.g. Fretter & Graham, 1961; Bromley, 1981). Por otro lado, los murícidos comúnmente predan sobre epifauna, prefiriendo aquellos que viven en sustrato duro. Por el contrario, la mayoría de los natícidos son infaunales y atacan a sus presas dentro del sedimento (ver Carriker & Yochelson, 1968; Kelley and Hansen, 2003), aunque pueden ocurrir eventos de predación sobre epifauna (Pahari et al., 2016).

Notocochlis isabelleana es el más factible productor de las perforaciones clasificadas como *O. paraboloides*, especialmente en los bivalvos infaunales y gasterópodos asociados a sustratos blandos. *U. haneti* es más probable que sea el productor de las perforaciones que corresponden a *O. simplex* en los taxones epifaunales y asociados a sustratos duros.

Sin embargo hay que considerar las excepciones, especialmente en el caso de los murícidos, en los que se ha comprobado que la morfología de las perforaciones puede variar de cilíndrica a irregular (e.g. Urrutia & Navarro, 2001; Harper & Peck, 2003),

variar según la especie de la presa (Gordillo & Amuchástegui, 1998) o directamente producir perforaciones biseladas como las de los natícidos (Gordillo & Amuchástegui, 1998; Herbert & Dietl, 2002; Tan, 2008). Incluso, pueden atacar bivalvos infaunales en sustratos blandos (e.g. Gordillo, 1994; Tan, 2008; Casey et al., 2015). Dadas estas excepciones respecto a la morfología y hábitat de las presas que pueden ser atacadas por los murícidos y que no existen antecedentes de los hábitos depredadores específicos de *U. haneti*, este gasterópodo también podría ser responsable de perforaciones clasificadas como *O. paraboloides*.

Murícidos y natícidos parecen mostrar diferencias en términos de la estereotipicidad de la ubicación de las perforaciones en sus presas. Mientras que los natícidos muestran un comportamiento más estereotipado, los murícidos no tanto (e.g., Carriker and Yochelson 1968; Kitchell 1986; Kowalewski, 2004; Visaggi et al., 2013). Sin embargo, por el momento, este aspecto no puede ser tomado en consideración dado que la morfometría y ubicación de las perforaciones en las conchillas no ha sido evaluada en esta tesis.

Un caso particular de depredación y que merece una mención especial en esta tesis por la rareza a nivel mundial es el registro de *Oichnus simplex* sobre *Chaetopleura angulata* que fue publicado en Rojas et al. (2014a) (Anexo II). Este hallazgo representa la primera perforación asignada al icnogénero *Oichnus* sobre una placa de quitón.

El artículo discute la naturaleza de la perforación, descartándose que pueda deberse a factores abióticos como la abrasión tal como lo plantean Gorzelak et al. (2013) o a una perforación de naturaleza no predadora, como la que se ha comprobado realizan bivalvos perforadores sobre las valvas de quitones (Bullock & Boss, 1971). Se consideran entonces las perforaciones relacionadas con un comportamiento de predación. Como se mencionó anteriormente, una morfología como la de *O. simplex* puede ser producida por murícidos pero también por pulpos (ver por ejemplo Wodinsky 1969; Bromley 1993; Harper, 2002), los cuales tienden a producir perforaciones más irregulares y presentan un pequeño surco en la periferia externa (Bromley, 1993; Todd & Harper, 2011). Ninguna de estas dos características morfológicas está presente en la perforación sobre *C. angulata*. Por ende, desde este punto de vista es más probable que un murícido como *U. haneti,* hallado en la asociación de La Coronilla, haya sido el productor de la traza.

Respecto a la causa de la perforación, su morfología indicaría que se trata de una evidencia de predación. Sin embargo, dado que Rojas et al. (2014a) representa el primer reporte de esta interacción en el registro fósil y que no hay antecedentes explícitos de gasterópodos que perforen valvas de quitones, se exploran otras alternativas. Una de ellas es que este registro represente un ataque oportunista o fortuito. Otra alternativa sería que se trate de un comportamiento anómalo como la perforación de valvas sueltas, lo que ha sido reportado en la literatura (e.g. Carriker, 1969; Walker & Yamada, 1993; Simões, 2007).

En conclusión, este único hallazgo de perforación en la placa de un quitón representa la evidencia de una interacción ecológica putativa entre quitones y murícidos que se extiende al Pleistoceno. Nuevos estudios focalizados tanto en asociaciones fósiles como en comunidades litorales recientes, podrán dilucidar si esta perforación representa un comportamiento excepcional o una interacción ecológica, probablemente de baja frecuencia, no detectada aún entre quitones y gasterópodos.

Icnogénero *Radulichnus* Voight, 1977

Lámina XVI-A

Hasta el momento, solo Rojas (2007) mencionó la presencia del icnogénero *Radulichnus* sobre valvas de moluscos en La Coronilla, sin descripción ni ilustración.

En esta tesis, numerosos fragmentos de valvas y ejemplares provenientes de las muestras de la asociación de La Coronilla contienen estas trazas. Dada su morfología, pueden clasificarse como *Radulichnus inopinatus* Voight, 1977 ya que se trata de trazas que consisten en módulos repetidos de grupos longitudinales de surcos o estrías muy finas y paralelas entre sí, que además pueden entrecruzarse.

Los moluscos donde estas trazas fueron reconocidos son los gasterópodos *Bostrycapulus odites*, *Crepidula protea*, *Diodora patagonica* y *Tegula patagonica*, y los bivalvos *Anomalocardia brasiliana*, *Corbula caribaea*, *Macoma uruguayensis*, *Mactra guidoi*, *Ostrea equestris*, *Ostrea puelchana*, *Pitar rostratus*, *Plicatula gibbosa*, *Scapharca brasiliana*, *Lirophora paphia*, *Semele proficua* y *Trachycardium muricatum*. También se reconocieron sobre tubos calcáreos de *Serpula* sp.

R. inopinatus se halló en general en la superficie tanto externa como interna de las valvas y los módulos consisten en general de cuatro estrías paralelas o subparalelas. Estas son rectilíneas o levemente curvadas. En algunos casos cubren la totalidad de las valvas y en otros están restringidos a alguna zona en particular.

Esta icnoespecie representa la actividad de pastoreo de gasterópodos herbívoros o de quitones que raspan la superficie de rocas o conchillas con su rádula, dejando marcas de morfología característica (Voight, 1977). En la asociación de La Coronilla se han hallado los fósiles de cuerpo de varios taxones que podrían ser los productores de estas trazas. Entre ellos, las cuatro especies de quitones: *Chaetopleura angulata*, *C. isabellei*, *C. asperrima* e *Ischnochiton striolatus* y/o los gasterópodos *Diodora patagonica*, *Lucapinella henseli*, *Tegula patagonica* y *Calliostoma* sp.

Las trazas de tipo *Radulichnus* ocurren en general en condiciones ecológicas especiales donde las conchillas son colonizadas por algas incrustantes u otras talofitas endolíticas someras o microorganismos (Voight, 1977; de Gibert, 2007). En particular, si se tratara de algas, estas trazas podrían ser indicadoras de la depositación en la zona eufótica. Asimismo, la abundancia de *Radulichnus* registrada es indicadora de condiciones de baja energía y cierto tiempo de permanencia de las conchillas en el sedimento para ser colonizadas por algas, al contrario del escenario estudiado por Matteucci et al. (2012) donde dominan otro tipo de trazas. Estas condiciones son concordantes con las inferencias depositacionales obtenidas a partir de la composición litológica y tafonomía de la asociación de La Coronilla.

La ocurrencia de este icnogénero en las conchillas de los gasterópodos así como en las dos especies de *Ostrea* y *P. gibbosa* es esperable dado que estas son epifaunales. Sin embargo, el registro de *Radulichnus* en las conchillas de bivalvos infaunales como *A. brasiliana*, *C. caribaea*, *M. uruguayensis* (infaunal profundo), *M. guidoi*, *P. rostratus*, *S. brasiliana*, *S. proficua* y *T. muricatum*, indica que las valvas fueron exhumadas del sedimento y permanecieron sobre el sustrato para ser colonizadas por el alimento de los moluscos pastadores. Esta situación puede haber sido ocasionada por factores biológicos como la actividad de organismos moviéndose en la interfase agua-sedimento o por factores físicos como la existencia de corrientes. Incluso, el hecho de que las trazas se encuentren tanto en la superficie externa como interna de las valvas es indicativo de la movilidad del sustrato.

Icnogénero *Caulostrepsis* Clarke, 1908

Lámina XVI-B

Lorenzo & Verde (2004) registraron la icnoespecie *Caulostrepsis taeniola* Clarke, 1908 en conchillas de *Stramonita haemastoma* y *Ostrea equestris* provenientes del Puerto de Nueva Palmira y en valvas de *O. equestris* de La Coronilla.

Este icnogénero representa la actividad de poliquetos y se reporta aquí su presencia en conchillas o fragmentos de *S. haemastoma*, *Lunarca ovalis*, *Mactra isabelleana* y *O. equestris* del Puerto de Nueva Palmira. Para la asociación de Zagarzazú, se halló en valvas de *M. isabelleana*. En La Coronilla, *Caulostrepsis* ha sido hallado en varias muestras, en valvas de *Bostrycapulus odites*, *A. brasiliana*, *O. equestris*, *O. puelchana*, *Laevicardium* sp. y *Corbula caribaea*.

El registro de *Caulostrepsis* en las conchillas de las asociaciones pleistocenas no tendría ninguna implicancia desde el punto de vista paleoambiental, aunque sí representa el registro indirecto de organismos de cuerpo blando no registrados como fósiles de cuerpo.

Icnogénero *Meandropolydora* Voight, 1965

Lámina XVI-C

Al igual que el icnogénero anterior, *Meandropolydora* representa la actividad de morada de poliquetos. Verde (2003) lo reportó en conchillas (sin especificar) de la asociación de Zagarzazú. En esta tesis, se halló un único registro putativo de este icnogénero en la misma localidad, en una valva de *M. isabelleana*.

Icnogénero *Entobia* Bronn, 1838

Lámina XVI-D

Entobia representa la actividad de esponjas perforadoras, representando trazas de habitación. Verde (2003) mencionó este icnogénero en conchillas de la localidad de Zagarzazú mientras que Lorenzo & Verde (2004) reportaron *Entobia* isp. en *S. haemastoma* y en varios bivalvos y gasterópodos (sic) del Puerto de Nueva Palmira y en *P. gibbosa* en la asociación de La Coronilla.

En esta tesis se registró *Entobia* en conchillas o fragmentos de *S. haemastoma*, *O. equestris*, *M. isabelleana* y *A. brasiliana* provenientes de la asociación del Puerto de Nueva Palmira. En Zagarzazú, este icnogénero es registrado en valvas de *O. equestris*. En la asociación de La Coronilla, *Entobia* destaca por su abundancia, habiendo sido hallado en numerosos fragmentos de valvas y en conchillas de *C. caribaea*, *Acteocina candei*, *Aequipecten tehuelchus*, *Tellina gibber*, *Nucula semiornata*, *B. odites*, *P. gibbosa*, *Chione subrostrata*, *O. equestris*, *O. puelchana*, *Mactra guidoi* y *Semele proficua*. En la mayoría de las valvas se observan únicamente las aberturas externas del sistema de perforaciones generados por la esponja.

El icnogénero *Entobia* representa el registro indirecto de esponjas cliónidas (Bromley & D'Alessandro, 1984) en las asociaciones. Las implicancias paleoambientales de la su presencia están relacionadas a la ausencia de sedimento en suspensión (Bromley & Aasgard, 1993). El abundante registro de este icnogénero en las conchillas de la asociación de La Coronilla permiten entonces inferir que la depositación no fue continua sino que debe reflejar eventos separados por intervalos libres de sedimentación durante los cuales las esponjas pudieron establecerse y desarrollarse sobre el sustrato de conchillas.

Icnogénero *Gastrochaenolites* Leymerie, 1842

Lámina XVI-E

Corresponde en su mayoría a perforaciones de bivalvos aunque otros organismos como gasterópodos o gusanos podrían producirlos (ver Bromley, 2004). El icnogénero *Gastrochaenolites* fue mencionado por Verde (2003a) para la asociación de Zagarzazú y por Verde (2002, 2003b) sobre valvas de *Ostrea*, en moldes internos de pequeños bivalvos de la Formación Camacho (Mioceno Tardío) y en sedimentos consolidados situados al tope de esta unidad.

En esta tesis, el registro de *Gastrochaenolites* ocurre en dos valvas derechas correspondientes a *O. equestris* en la asociación del Puerto de Nueva Palmira. Se preservan como perforaciones ovales, en general con uno de los extremos biselado. Una de las valvas contiene dos perforaciones que parecen corresponder a este icnogénero. En la asociación de La Coronilla, este icnogénero fue reconocido sobre *Ostrea puelchana*.

El registro de *Gastrochaenolites* sobre las conchillas reportadas en esta tesis probablemente implique la presencia de bivalvos perforadores, como los del género *Litophaga*, no hallados como fósiles de cuerpo en la asociación del Puerto de Nueva Palmira pero sí en la asociación de La Coronilla.

Icnogénero *Pinaceocladichnus* Mayoral, 1988

Lámina XVI-F

Este icnogénero representa la actividad de briozoarios ctenostomados (Mayoral, 1988) que se registra como perforaciones formadas por una serie de túneles delgados que se bifurcan de forma verticilada. Las aberturas de forma subovalada se disponen generalmente sobre los túneles. En esta tesis se hallaron trazas asignables a *Pinaceocladichnus* en conchillas de *M. guidoi*, *B. odites* y *Parvanachis* sp. y con dudas en valvas de *O. puelchana* provenientes de La Coronilla. La presencia del icnogénero *Pinaceocladichnus* fue mencionado por Verde (2002) en ostras de la Formación Camacho, siendo reportado por primera vez para los depósitos pleistocenos de Uruguay, en la asociación de La Coronilla.

Icnogénero *Thalassinoides* Ehrenberg, 1944

Lámina II-D

Este icnofósil representa la actividad de crustáceos thalassinídeos y se presenta como un sistema de galerías de paredes lisas que se comunican con la superficie. En las muestras de esta tesis se halló un fragmento de galería colectado en una de las muestras de la localidad de Zagarzazú, consistente en el relleno de sedimento parcialmente consolidado y que además incluye fragmentos de conchillas. Asimismo, se documentaron fotográficamente en el campo. Este icnogénero fue reportado por Verde (2003a) en la misma localidad.

11. PALEOECOLOGÍA Y PARÁMETROS AMBIENTALES INFERIDOS

11.1. Profundidad

A continuación se presentan los resultados del análisis de la profundidad a la cual podrían haber coexistido los taxones hallados en cada asociación pleistocena. Los datos en base a hallazgos (en esta tesis como "cruda") y en base a capturas de ejemplares vivos ("viviente") se tomaron de Rosenberg (2009) y se detallan en el Apéndice IV. Para la asociación del Puerto de Nueva Palmira, se hallaron datos de profundidad cruda para 38 de los 54 taxones presentes en el depósito. Para la asociación de Zagarzazú se obtuvieron datos de 21 de los 36 taxones presentes y para La Coronilla se obtuvieron datos para 83 de los 119 taxones registrados. Respecto a los datos de profundidad de taxones vivientes, para el Puerto de Nueva Palmira están disponibles para 19 taxones; para Zagarzazú, se disponen los datos de 9 taxones y para La Coronilla de 35 taxones.

Las figuras IV-64, IV-65 y IV-66 muestran los rangos de profundidad cruda para taxones del Puerto de Nueva Palmira, Zagarzazú y La Coronilla respectivamente. El mayor solapamiento de rangos (de 28 taxones) para el Puerto de Nueva Palmira ocurre a los 0 m de profundidad. Para Zagarzazú, el mayor solapamiento ocurre entre los 10 m y 25 m, con la coincidencia de 14 taxones. Para La Coronilla, el mayor solapamiento se da entre los 42 m y 50 m, con un máximo de solapamiento en los 48 m, donde coinciden 59 taxones. En el resto del rango, coinciden 58 taxones. En los 10 m de profundidad hay una coincidencia de 57 taxones, una cifra próxima al mayor rango de solapamiento observado.

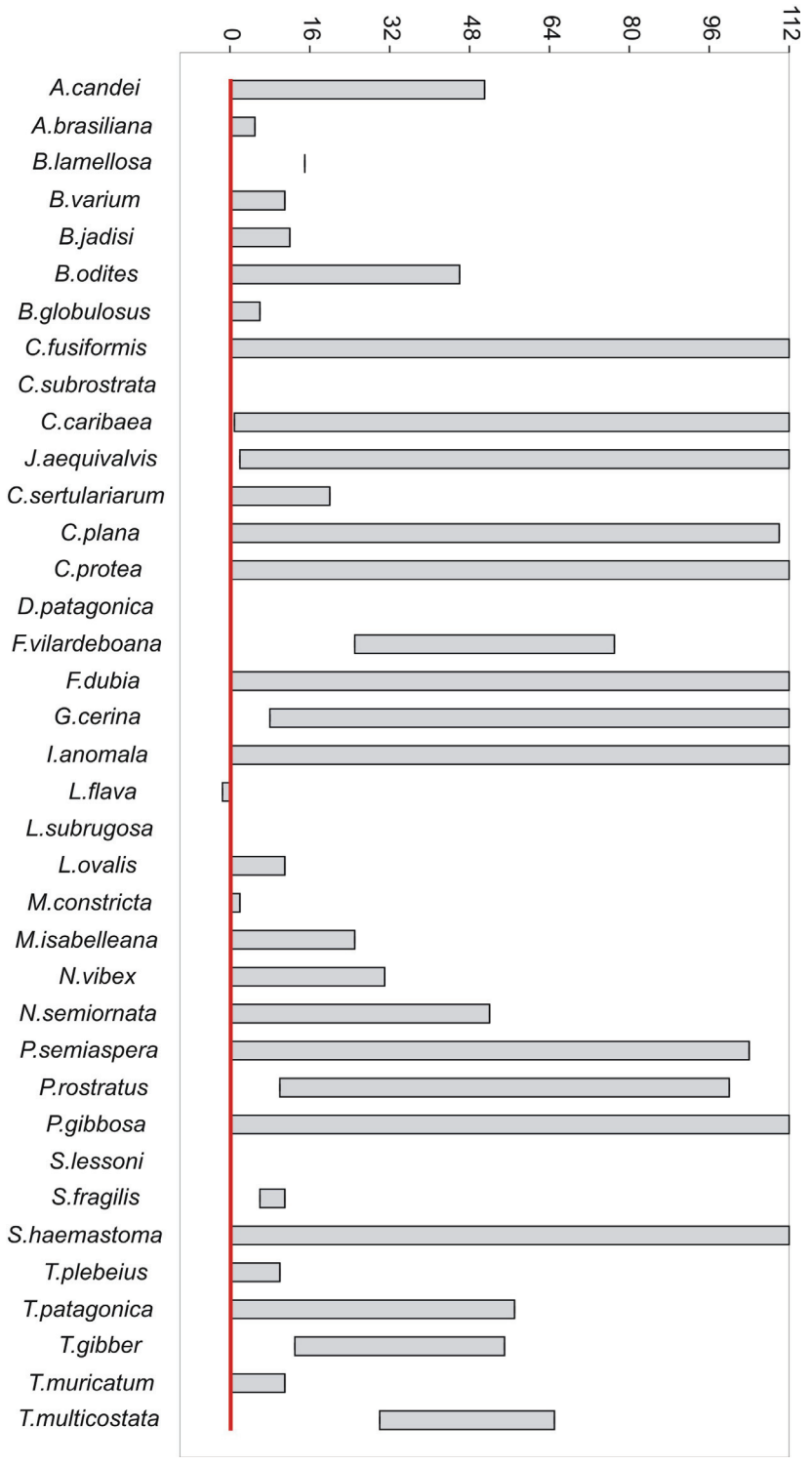


Figura IV-64. Rangos de profundidad cruda (en m) para taxones del Puerto de Nueva Palmira. La línea roja indica la profundidad a la cual se verifica el mayor solapamiento.

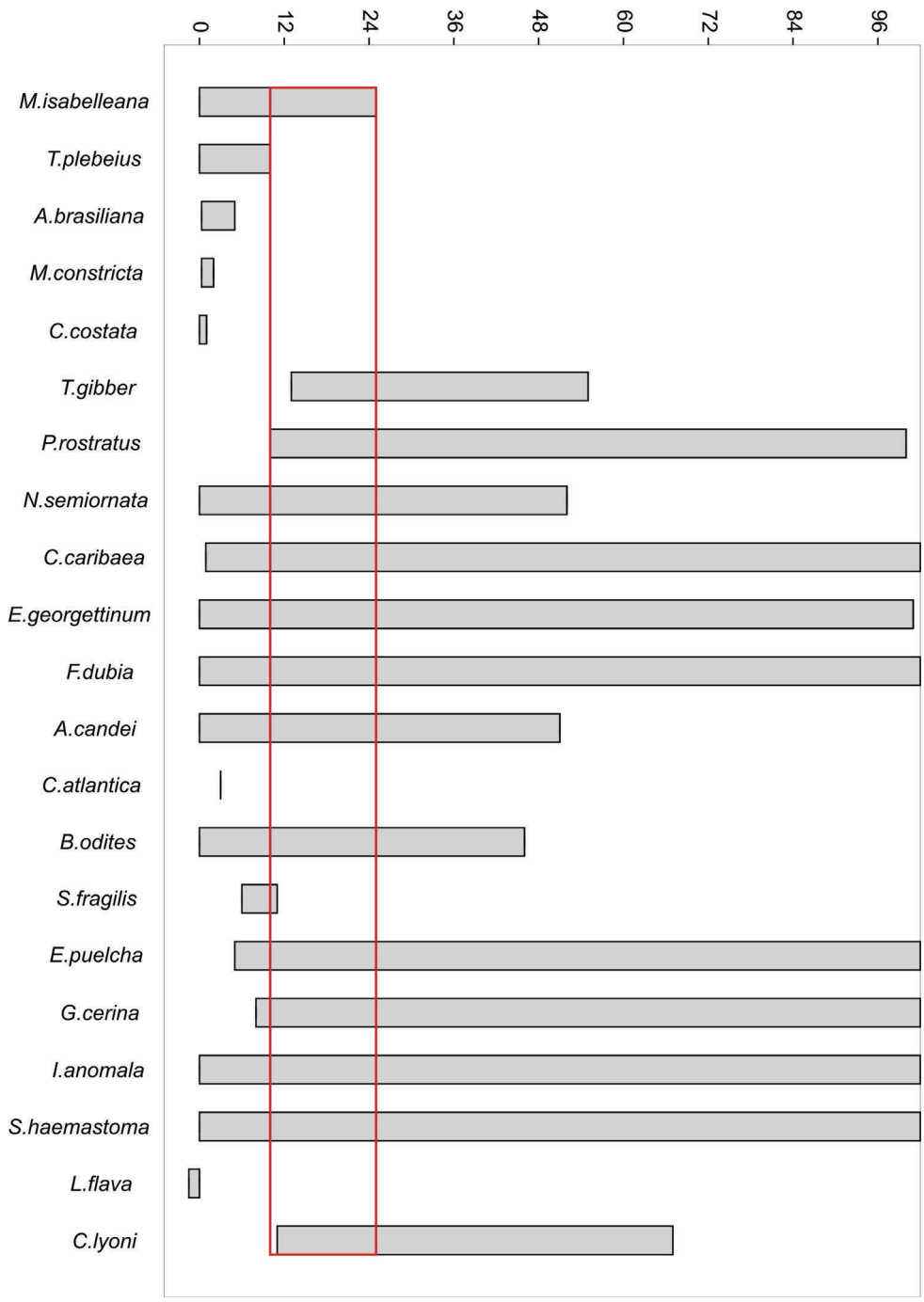


Figura IV-65. Rangos de profundidad cruda (en m) para taxones de Zagarzazú. El rectángulo rojo indica la profundidad a la cual se verifica el mayor solapamiento.

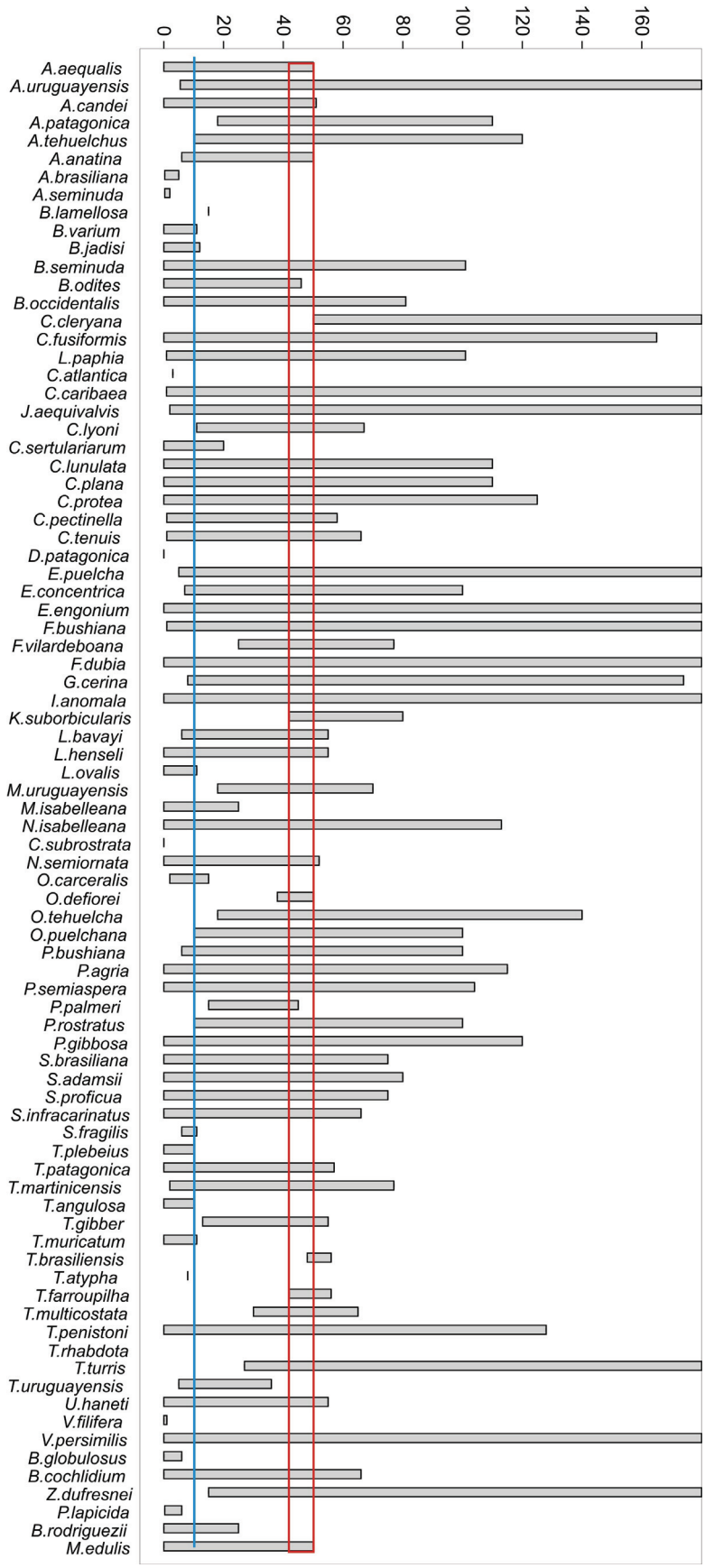


Figura IV-66. Rangos de profundidad cruda (en m) para taxones de La Coronilla. El rectángulo rojo es la profundidad con mayor solapamiento y la línea azul la siguiente profundidad de coincidencia.

Los gráficos muestran una cierta disparidad respecto a la profundidad cruda que indican las especies de las cuales se disponen datos para cada localidad. En este sentido, la asociación que representa un ambiente más somero sería la del Puerto de Nueva Palmira ubicándose próxima a la línea de costa, le seguiría la de Zagarzazú, en el infralitoral y la asociación correspondiente a una mayor profundidad sería la de La Coronilla. Estos resultados deben tomarse con precaución dado que los datos están incompletos ya que para algunos de los taxones hallados en las asociaciones no se dispone de rango de profundidad. Por otro lado, es evidente que tiene mayor valor para inferir profundidades el dato de aquella a la cual vive una especie y no a la que pueden hallarse por ejemplo conchillas vacías o ejemplares muertos.

Las figuras IV-67, IV-68 y IV-69 muestran los rangos de profundidad viviente para taxones del Puerto de Nueva Palmira, Zagarzazú y La Coronilla respectivamente. Se observa que el mayor solapamiento para los rangos de profundidad en el Puerto de Nueva Palmira ocurre entre los 8 m y 11 m donde coinciden los rangos de 13 y 14 taxones respectivamente, siendo los 8 m el punto de mayor coincidencia. Para Zagarzazú, el mayor solapamiento ocurre también entre los 8 m y 11 m con 8 taxones coincidiendo en los 8 m y 7 en el resto del rango. Para La Coronilla, el mayor solapamiento ocurre entre los 7 m y 11 m con 23-24 taxones, con la mayor coincidencia entre los 7 m y 8 m.

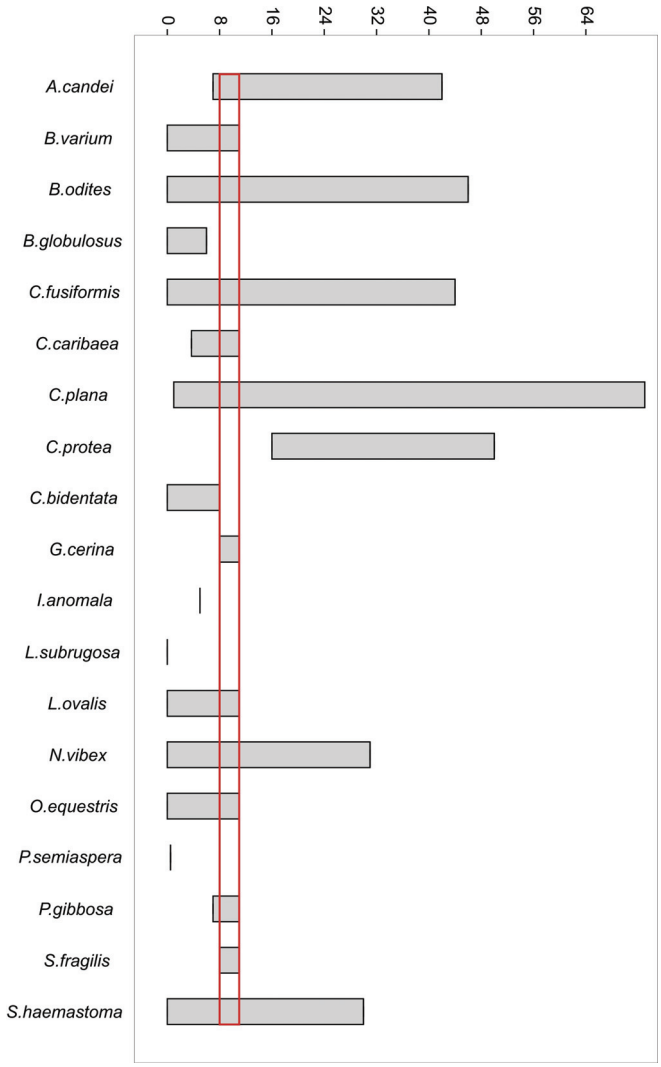


Figura IV-67. Rangos de profundidad viviente (m) para taxones del Puerto de Nueva Palmira. El rectángulo rojo indica el mayor solapamiento de rangos.

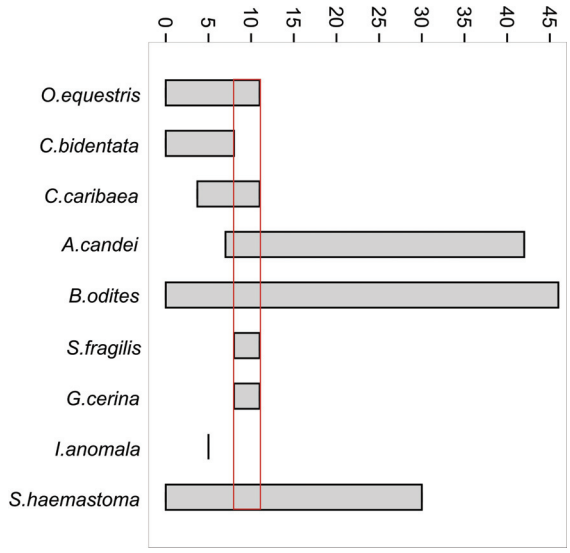


Figura IV-68. Rangos de profundidad viviente (m) para taxones de Zagarzazú. El rectángulo rojo indica el mayor solapamiento de rangos.

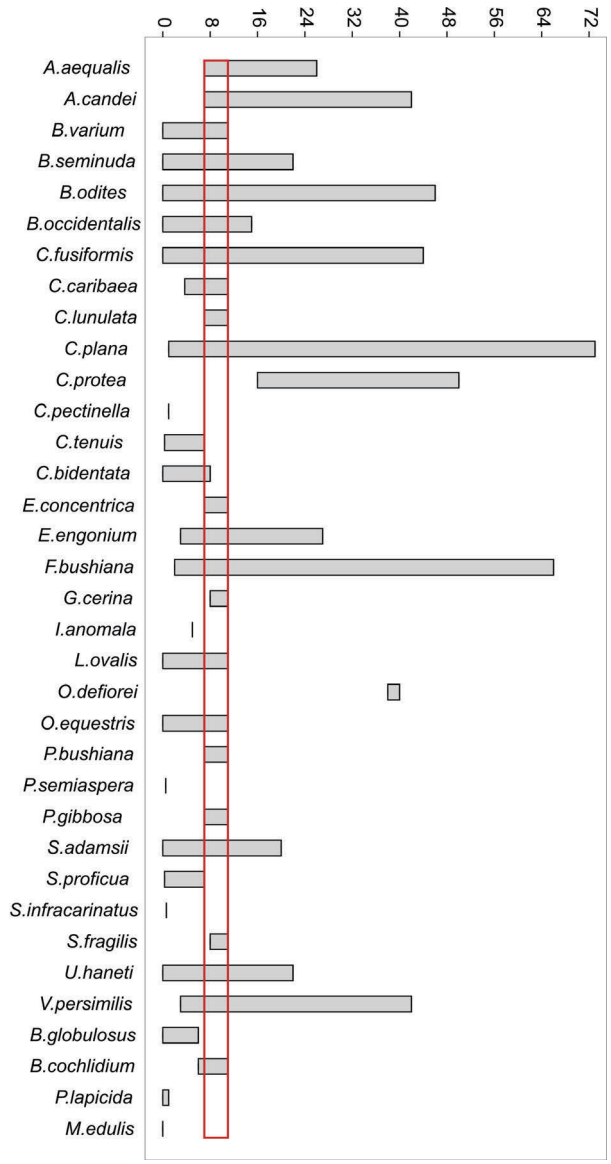


Figura IV-69. Rangos de profundidad viviente (m) para taxones de La Coronilla. El rectángulo rojo indica el mayor solapamiento de rangos.

Al considerar los datos de profundidad de especies vivientes, se verifica una mayor coincidencia en la profundidad inferida para las 3 localidades pleistocenas en el entorno de los 8 m a 11 m. Es muy probable que esta coincidencia sea en cierto modo artificial ya que de la totalidad de taxones presentes en las asociaciones sólo se disponen datos de una pequeña fracción del total. Asimismo, varias de las especies de las que se disponen datos se repiten en las asociaciones, reforzando la coincidencia en el rango de profundidad inferido. Por otro lado, algunas de estas especies tienen una representación significativa en las asociaciones. Por ejemplo, *Ostrea equestris*, *Bostrycapulus odites*,

Cylichna bidentata y *Corbula caribaea* son especies abundantes y/o frecuentes en las muestras de las 3 asociaciones.

De acuerdo a los resultados obtenidos, no todas las especies de cada asociación quedan incluidas dentro del rango de profundidad inferido. Por ejemplo, para la asociación del Puerto de Nueva Palmira, *Iselica anomala*, *Lottia subrugosa* y *Phlyctiderma semiaspera* viven a menor profundidad de la inferida y *Crepidula protea* vive a una profundidad mayor. Aún sin disponer de datos numéricos, algunos taxones viven en o muy cercanos a la línea de costa como *Littoraria flava*, *Siphonaria lessoni*, *Brachidontes* sp., *Diodora patagonica* o *Donax* sp.

En el caso de Zagarzazú, *Iselica anomala* quedaría por fuera del rango de profundidad inferido, aunque al igual que en el caso anterior, varias especies pueden asociarse con la cercanía de la línea de costa como *Cyrtopleura costata*, *Donax* sp., *Littoraria flava* y *Brachidontes* sp. Incluso, la presencia de una asociación de *Thalassinoides* isp. y *Ophiomorpha nodosa* reportados por Verde (2003b) para esta localidad son consistentes con la depositación en un ambiente de aguas someras cercanos a la línea de costa.

Para La Coronilla, *Ctena pectinella*, *Iselica anomala*, *Phlyctiderma semiaspera*, *Solariorbis infracarinatus*, *Buccinanops globulosus*, *Petricola lapicida* y *Mytilus edulis* viven a menores profundidades de la inferida. Por el contrario, *Crepidula protea* y *Olivella defiorei* viven a una profundidad mayor. *Brachidontes rodriguezii*, *Diodora patagonica*, *Lucapinella henseli* se asocian con aguas someras cercanas a la línea de costa aunque otros taxones como *Mysella* o *Philine* son característicos de aguas más profundas.

Dado que en ninguna de las asociaciones coinciden totalmente los rangos de profundidad de los taxones que las integran, puede inferirse la existencia de una mezcla de especies de diferentes subambientes donde coexisten especies con rangos de profundidad que no se solapan. Esto es más evidente por ejemplo en la asociación de La Coronilla donde moluscos de aguas profundas debieron haber sido transportados a un ambiente de depositación más somero. Este ambiente es también sugerido por las colonias de briozoarios registradas.

Por otro lado, la tafonomía de los depósitos aporta evidencias de la posible profundidad a la que fueron depositadas las asociaciones. Existe una diferencia notoria

entre la litología y el estado de conservación de las conchillas entre los depósitos de Zagarzazú y La Coronilla por un lado y el del Puerto de Nueva Palmira por otro. Los dos primeros depósitos están integrados por arenas finas y pelitas con una buena preservación de las conchillas (valvas articuladas, enteras, fragmentos sin signos de abrasión) mientras que en el último predominan las arenas medias-gruesas con la presencia de clastos de hasta varios cm, donde las conchillas se presentan en su mayoría fragmentadas y con signos de desgaste. Martínez et al. (2001) y Rojas (2007) infirieron la depositación en varios eventos de alta energía en un ambiente proximal influenciado por olas para el depósito del Puerto de Nueva Palmira y un ambiente somero protegido de olas para Zagarzazú y La Coronilla. Considerando la información brindada por el análisis tafonómico en conjunto con la información de profundidad proporcionada por los taxones hallados, indicarían que la asociación del Puerto de Nueva Palmira se habría depositado a menor profundidad (probablemente en el foreshore más proximal) que las asociaciones de Zagarzazú y La Coronilla. A su vez, dentro de un ambiente somero, es probable que esta última localidad represente un espesor de la tabla de agua algo mayor que la presente en la asociación de Zagarzazú.

11.2. Sustrato

Los diferentes taxones hallados en las asociaciones pleistocenas fueron clasificados en base a sus preferencias de sustrato (Apéndices V, VI, VII). En la figura IV-70 se presentan los porcentajes de preferencia de cada tipo de sustrato en cada localidad. Las preferencias específicas de los taxones que viven en diferentes tipos de sustratos blandos se muestran en la figura IV-71. Los porcentajes de tipo de sustrato obtenidos a partir de la abundancia de las especies se presentan en la figura IV-72.

Existen entre las tres asociaciones pleistocenas diferencias en cuanto a las preferencias de tipos de sustrato de los taxones que las integran. Algunas de estas se ven reflejadas en la litología que integra los diferentes depósitos y en los atributos tafonómicos que exhiben los fósiles. Asimismo, varios de los icnogéneros hallados en las conchillas, representan la actividad de organismos que las utilizan como sustrato.

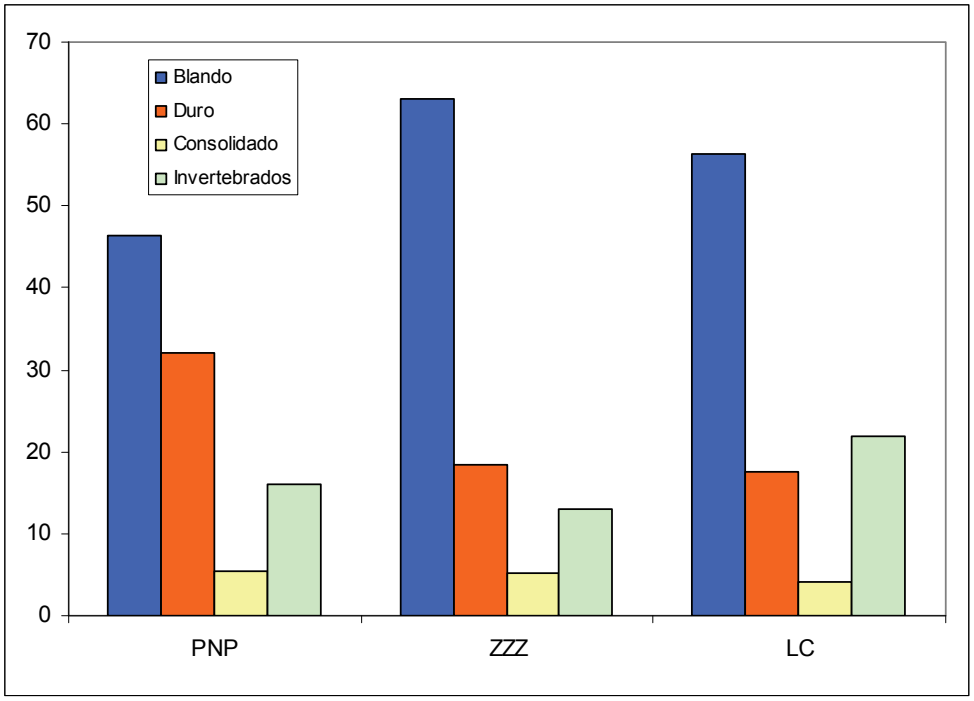


Figura IV-70. Preferencias de sustrato de los taxones en cada localidad expresada en porcentajes.

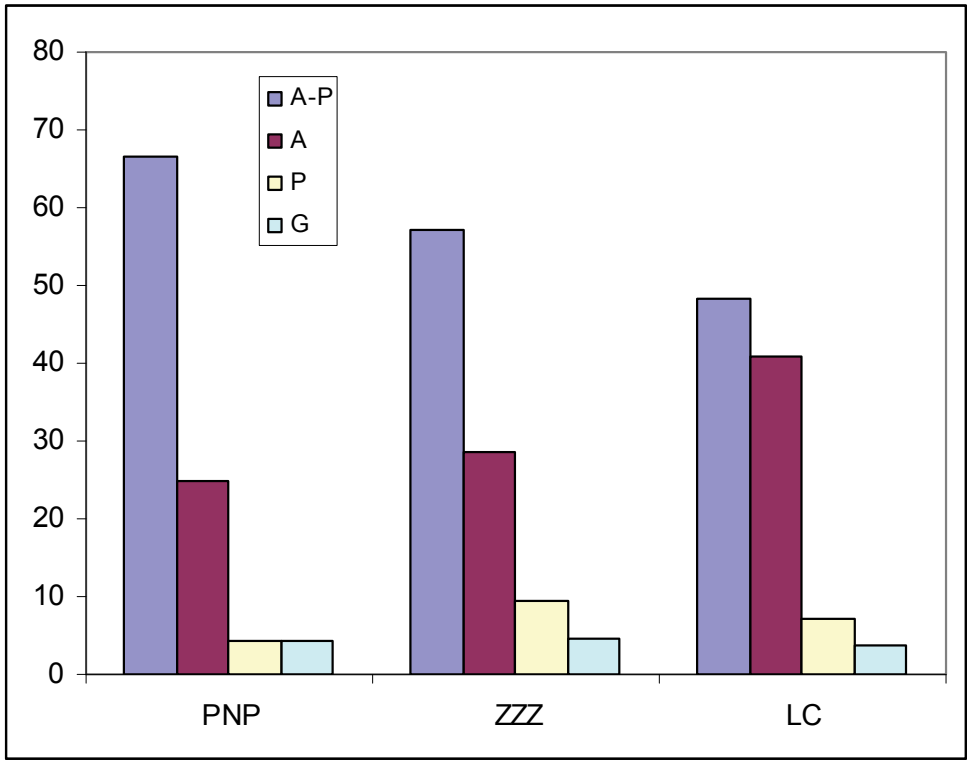


Figura IV-71. Preferencias de sustrato de taxones que viven en fondos blandos. A-P: arenoso-pelítico; A: arenoso; P: pelítico; G: grueso.

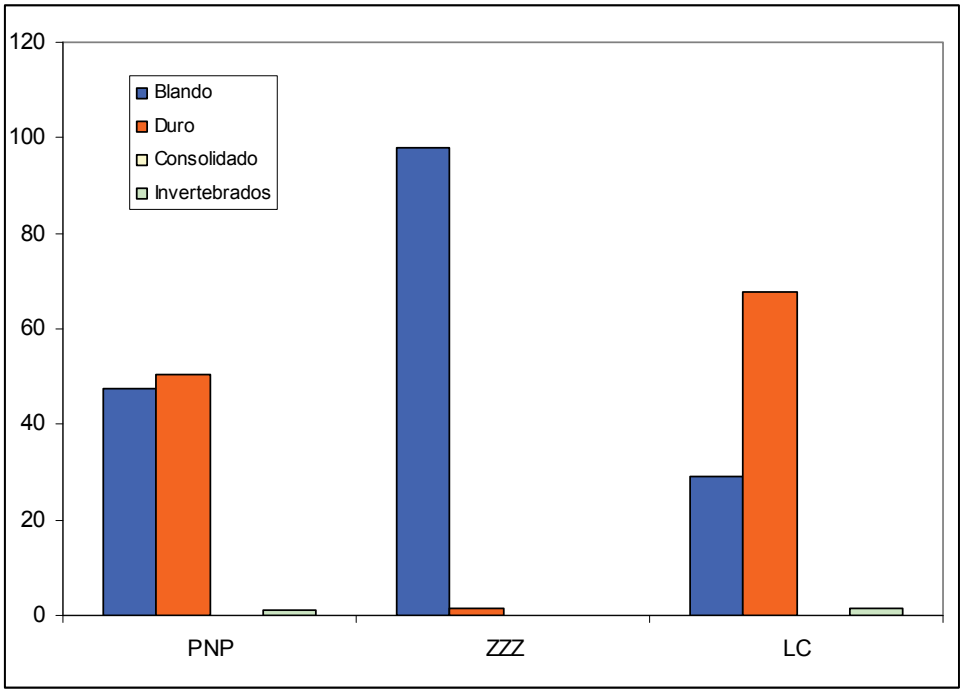


Figura IV-72. Preferencias de sustrato de acuerdo al porcentaje de individuos de cada especie en cada localidad.

La asociación del Puerto de Nueva Palmira contiene la menor proporción de especies de sustrato blando y la mayor proporción de especies de sustrato duro de las tres localidades. Esto es consistente con la litología del depósito, ya que allí predominan las arenas medias y gruesas y la presencia de clastos de diferentes tamaños, indicando un nivel de energía importante al momento de la acumulación. Del mismo modo, los atributos tafonómicos de los fósiles hallados son consistentes con un ambiente de alta energía. En este tipo de ambiente suelen ser más abundantes las especies epifaunales de sustrato duro y tener menor representación aquellas de sustrato blando (ver Brazeiro et al., 2006; Scarabino et al., 2006 a y b). Por otro lado, entre las especies características de sustrato blando, predominan aquellas que prefieren sustratos de variable proporción de arena y pelita. Dado que las pelitas no están representadas en el depósito, se podría inferir que existió transporte de organismos de estos subambientes hacia un sector de mayor energía.

Al considerar el tipo de sustrato preferido en relación a la abundancia de las especies presentes en esta asociación, se observa una paridad entre el porcentaje de individuos de la asociación que viven en sustratos duros y blandos, fundamentalmente

dado por la abundancia de *Ostrea equestris*, y *Mactra isabelleana* y *Anomalocardia brasiliana* respectivamente.

En la asociación de Zagarzazú predominan ampliamente las especies de sustratos blandos y dentro de éstas aquellas asociadas a sustratos arenosos-pelíticos. Esta predominancia se acentúa al considerar la abundancia de las especies (figura IV-72). Las muestras extraídas en este trabajo provienen de niveles predominantemente arenosos (arena fina) pero el depósito también incluye niveles pelíticos (arcilla verdosa) que es donde se hallaron especies perforadoras como *Cyrtopleura costata* en posición de vida (Rojas, 2007). Incluso las muestras procesadas por Rojas (2007) poseían una matriz de arena muy fina a fina con clastos de arcilla verdosa. La litología del depósito es consistente con la que prefieren la mayoría de los taxones de la asociación. Incluso, las especies asociadas a sustratos duros como *Ostrea equestris*, solo fue hallada en alta proporción en una sola de las muestras analizadas (ZZZDOC9) reflejando probablemente un microambiente diferente al resto de las muestras (evidenciado también por otras diferencias en la composición taxonómica general). Por otro lado, no se hallaron otras especies de sustratos duros como *Stramonita haemastoma* y *Littoraria flava*, ni *Corbula lyoni*, asociada a arenas más gruesas; especies sí registradas en las muestras procesadas por Rojas (2007). Es probable que su ausencia en las cinco muestras analizadas se deba a que provienen de un nivel (probablemente superior) al muestreado en la presente tesis. Dada la ausencia de sustratos rocosos en las inmediaciones, es probable que el sustrato duro estuviera dado por la acumulación de conchillas y por el nivel de arcillas verdes consolidado.

En la asociación de La Coronilla predominan ampliamente las especies de sustratos blandos, a la cual le siguen micromoluscos asociados a la presencia de otros invertebrados. Dentro de los moluscos de sustratos blandos, es similar la proporción de especies que viven en sustratos areno-pelíticos y arenosos, siendo levemente mayoritarios los primeros. El depósito de La Coronilla está integrado por arenas finas con un importante contenido pelítico y dada la buena preservación de las conchillas se puede inferir que estas especies vivían en o cercanas al lugar de la depositación. A pesar de que la mayoría de las especies de esta asociación prefieren sustratos blandos, la especie más abundante es *Ostrea equestris*, que requiere un sustrato duro para cementarse. La abundancia de esta especie se evidencia en la figura IV-72, en la cual se invierte la relación entre el porcentaje de sustrato blando y duro. Incluso, los

microgasterópodos asociados a invertebrados disminuyen notoriamente su porcentaje, debido a que si bien son varias especies, están representados por escasos individuos.

Es probable que la existencia de fondos de conchillas haya sido determinante para la colonización de las ostras, y favoreciera también la presencia de otras especies de sustratos duros que se hallan en esta asociación como las de Fissurellidae, Calyptraeidae, Arcidae, Mytilidae, etc. Incluso se han registrado taxones que aún permanecían adheridos a las conchillas. Por ejemplo, se registraron especímenes de *Ostrea equestris*, *Plicatula gibbosa* sobre conchillas de otros taxones (e.g. Lámina III-H). Algunos de estos ejemplares muestran evidencias de xenomorfismo (Lámina XVII). Asimismo, balanos y tubos de *Serpula* sp. son comúnmente hallados sobre las conchillas de moluscos de esta asociación. En mucha menor proporción, se han registrado balanos sobre *Ostrea equestris* en el Puerto de Nueva Palmira.

Otras especies que se desarrollan en fondos blandos también han sido hallados en este tipo de fondos con conchilla como por ejemplo *Abra uruguayensis*, *Aequipecten tehuelchus*, *Atrina seminuda*, *Olivella tehuelcha*, *Semele proficua* y *Trachycardium muricatum* (e.g. Scarabino et al., 2006 a y b).

Scarabino et al. (2015) plantearon que las comunidades de bivalvos que se desarrollan actualmente en las áreas costeras y plataformales de la costa uruguaya son más diversas cuando existe una proporción variable de pelitas en los fondos arenosos. La litología del depósito de La Coronilla puede haber favorecido la gran diversidad de moluscos registrada en esta asociación. Sin duda el sustrato no debe ser el único factor que explique esa diversidad, sino que la alta salinidad inferida también es un factor que contribuye a la misma (ver a continuación). La existencia de estas condiciones favorables en la asociación de La Coronilla también deben haber sido determinantes para la presencia de otros invertebrados en la comunidad que sirvieron de sustrato para la alta proporción de micromoluscos asociados a ellos. Algunos de estos grupos han sido registrados como fósiles de cuerpo en la asociación como por ejemplo, briozoarios, tubos calcáreos de anélidos, equinodermos y diferentes corales.

El análisis de las preferencias de sustrato de las especies halladas en las asociaciones pleistocenas en conjunto sumada a la información que aporta la litología de los depósitos y la tafonomía de los ejemplares fósiles puede ser utilizado para inferir no solamente los tipos de sustrato predominantes al momento de vida de la comunidad sino para evaluar la existencia de transporte de organismos y lugar de depositación.

En el caso del Puerto de Nueva Palmira se puede inferir la existencia de transporte de especies que vivían en sedimentos finos y en condiciones calmas, hacia el lugar de acumulación integrado por arenas más gruesas y clastos, subambiente más cercano a donde probablemente vivían las especies de sustratos duros de la asociación. Respecto a las asociaciones de Zagarzazú y La Coronilla, la litología predominante del depósito y el buen estado de preservación de las conchillas indicarían que la mayoría de las especies halladas se desarrollaron en el sustrato primario conformado por arenas finas y arenas finas con contenido pelítico en el caso de La Coronilla. La presencia de fondos de conchilla, especialmente en La Coronilla, debió ser el sustento para especies moradoras de sustrato duro (e.g. bivalvos, gasterópodos, quitones, briozoarios, corales) y permitió asimismo la colonización de diferentes grupos de organismos que utilizaron dicho sustrato como hábitat y asentamiento, tal cual lo registran los icnofósiles tratados anteriormente.

11.3. Salinidad

Respecto a las preferencias de salinidad, tal como fue definido en el Capítulo III, todos los taxones hallados en las asociaciones son marinos, excepto *Erodona mactroides* y *Tagelus plebeius* que son estuarinos. En ninguno de los depósitos se registraron taxones de agua dulce.

La asociación de La Coronilla se ubica en la costa atlántica de Uruguay, donde actualmente prevalecen condiciones marinas. Sin embargo, los depósitos del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú se ubican hacia el oeste, donde se desarrolla un ambiente de agua dulce (ver Masello & Menafra, 1998; Brazeiro et al., 2006). A pesar de su ubicación en la costa, globalmente, las 3 asociaciones pleistocenas están integradas en su gran mayoría por especies que viven en condiciones de salinidad marina normal y por especies eurihalinas. Por ello, Martínez et al. (2001) y Rojas (2007) infirieron una importante influencia del frente marino hacia el oeste, condición que se reafirma en términos globales en esta tesis. Pero además, el análisis más exhaustivo aquí presentado, basado en numerosas muestras, permite refinar las inferencias sobre la salinidad de las tres localidades y evaluar la posibilidad de que existan diferencias entre ellas.

11.3.1. Presencia y abundancia de especies estuarinas

Rojas (2007) registró la presencia de *Erodona mactroides*, especie genuina de agua salobre (e.g. Sprechmann, 1978; Martínez et al., 2006; Scarabino et al., 2006a) únicamente en las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú, aunque en baja proporción (0,22% y 0,33% respectivamente). En las muestas analizadas en esta tesis, sólo se registró esta especie en las asociaciones del oeste y también en bajas proporciones. En el Puerto de Nueva Palmira, esta especie varía su proporción en las muestras entre 0,03 y 0,32 y en Zagarzazú está presente en 2 muestras oscilando su abundancia entre 0,05 y 0,07. *E. mactroides* no fue registrada en La Coronilla.

El bivalvo *Tagelus plebeius* es considerado también como una especie estuarina (ver Scarabino et al., 2006b; 2015). Se encuentra en las tres asociaciones pleistocenas, pero en general en bajas proporciones. En el Puerto de Nueva Palmira es donde se registra mayormente su presencia. Se halló en todas las muestras analizadas aunque con una tendencia a disminuir su abundancia hacia el nivel superior (C). En el nivel A alcanza algo más del 3%, mientras que en el C está por debajo del 0,5%. Martínez et al. (2001) la reportaron en una proporción inferior al 1%, mientras que en la muestra analizada por Rojas (2007) supera levemente el 4% del total de taxones. En Zagarzazú, *T. plebeius* se registró también en todas las muestras analizadas, variando su proporción entre 0,46% y 0,89%. Rojas (2007) registró esta especie en las 3 muestras estudiadas y su proporción varió entre algo menos del 2% y 5,5% del total de taxones. En la asociación de La Coronilla, *T. plebeius* fue hallado únicamente en las muestras del nivel C, en proporciones muy bajas, menores al 0,1%.

La presencia y abundancia relativa de especies estuarinas en las asociaciones pleistocenas no es homogénea. La Coronilla sólo registra en su nivel superior a *T. plebeius* en muy bajas proporciones, mientras que el Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú contienen de manera más extendida -aunque lejos de ser especies dominantes- ambas especies estuarinas.

11.3.2. Presencia y abundancia de especies marinas eurihalinas

La presencia y representación de especies marinas eurihalinas analizadas en el conjunto de una asociación pueden resultar útiles para aproximarse a la inferencia de salinidad de las asociaciones. Por ejemplo, *Heleobia australis*, *Cylichna bidentata*, *Macoma uruguayensis*, *Mactra isabelleana* y *Pitar rostratus* son típicas especies eurihalinas (Martínez et al., 2006; Scarabino et al., 2006a y b, 2015) que frecuentemente se encuentran en las asociaciones pleistocenas y holocenas. La dominancia de estas especies en una asociación puede significar condiciones de salinidad menores a la marina normal.

Ejemplares de *Heleobia* cf. *H. australis* se registraron en las 3 localidades, aunque en diferentes proporciones. Es en la asociación de Zagarzazú donde está mayormente representada aunque no es la especie dominante en todas las muestras. Su proporción varía entre el 62% y el 0,4%. En las 3 muestras analizadas por Rojas (2007), *Heleobia* también varía su porcentaje. En el Puerto de Nueva Palmira se encuentra por debajo del 5%. En La Coronilla, *Heleobia* se registra en casi todas las muestras en proporciones muy bajas. Sólo en la muestra LC14C supera levemente el 1%.

En el presente trabajo, *M. isabelleana* fue identificada en las tres asociaciones, aunque únicamente en el Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú es una especie abundante. En el Puerto de Nueva Palmira, su proporción varía entre el 12% y el 52% (en la muestra PNP3B). En Zagarzazú, varía entre el 27% y el 72%. Rojas (2007) reporta esta especie en una proporción algo inferior al 6% en el Puerto de Nueva Palmira y entre 16% y 50% en Zagarzazú. En La Coronilla, se registró únicamente en una de las muestras, aunque en varias de ellas se hallaron ejemplares juveniles que no pudieron ser asignados a nivel de especie. Martínez et al. (2001) registran únicamente ejemplares de esta especie en el nivel LC 2.

Pitar rostratus fue hallada en todas las muestras analizadas. Su proporción en el Puerto de Nueva Palmira varió entre cercano a 2% y casi 4%. En Zagarzazú se encuentra entre 0,24% y 7,5%, mientras que en La Coronilla su proporción varía entre 0,1% y 5,5%, correspondiendo los valores más altos al nivel B. Esta especie fue registrada por Rojas (2007) en valores similares en las asociaciones del oeste, así como

Martínez et al. (2001) para el Puerto de Nueva Palmira. Estos autores no hallaron esta especie en La Coronilla.

Macoma uruguayensis es otra especie eurihalina que fue hallada en esta tesis únicamente en La Coronilla, en proporciones no mayores al 2%. Sin embargo, Rojas (2007) reportó esta especie en la asociación de Zagarzazú en muy bajas proporciones. *Cylichna bidentata* se encuentra en bajas proporciones en el Puerto de Nueva Palmira (no supera el 0,26%) y varía su importancia relativa en Zagarzazú aunque no supera el 6%. En La Coronilla su distribución no es homogénea en las muestras ya que es en el nivel B donde se registra en mayor proporción como la segunda o tercera especie más abundante, en el entre el 10% y el 15%. En los niveles A y C, su abundancia disminuye notoriamente. Otra especie extendida en estos depósitos y tolerante a cambios de salinidad es *Anomalocardia brasiliana* (e.g. Arruda et al., 2003). En el Puerto de Nueva Palmira es donde está mejor representada aunque disminuye su abundancia hacia el tope del depósito. En el nivel A su abundancia varía de más de 15% a 34%, en el nivel B se halla en el entorno de 8% y en el nivel C menor a 4%. En la muestra analizada por Martínez et al. (2001) esta especie se ubica en el entorno del 9%, mientras que en la analizada por Rojas (2007), esta especie resultó la más abundante, superando el 55% del total de individuos. En Zagarzazú no fue hallada en todas las muestras y el máximo de abundancia se ubica en el entorno del 3%. En Rojas (2007) se registra en proporciones inferiores al 1%. En La Coronilla, *A. brasiliana* es muy poco abundante, hallándose mejor representada en el nivel B superando el 1,7% sólo en una muestra. El nivel A es donde se encuentra menos representada.

La especie *Littoraria flava*, presente únicamente (aunque en bajas proporciones) en las asociaciones del oeste se halla frecuentemente cerca de ambientes de menor salinidad a la normal marina como estuarios o aguas salobres (Andrade et al., 2003). Otra especie exclusiva del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú, tolerante a intervalos amplios de salinidad es *Macoma constricta* (García Cubas & Reguero, 1995). Respecto a *Nassarius vibex*, Lucena et al. (2012) la consideran a como una especie asociada a estuarios, mientras que Cabrini & Cardoso (2012) analizaron una población de esta especie en una playa de Río de Janeiro con salinidad normal marina constante. Esto parece indicar que *N. vivex* es una especie tolerante a cambios de salinidad. Ejemplares afines a esta especie fueron hallados en el Puerto de Nueva Palmira.

Considerando el registro de briozoarios en La Coronilla, las especies *Biflustra arborescens*, *B. denticulata* y *Conopeum reticulum* son eurihalinas, pudiendo soportar variaciones de salinidad.

La distribución de las especies marinas eurihalinas más representativas tiende a no ser homogénea ni entre las tres asociaciones ni entre muestras de una misma asociación. El Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú muestran una mayor abundancia de especies eurihalinas, comparten la presencia de especies exclusivas (*L. flava* y *M. constricta*) y presentan también una mayor variabilidad en la abundancia de estas entre muestras. En el Puerto de Nueva Palmira *M. isabelleana* es abundante, especialmente en el nivel B y *A. brasiliana* está muy bien representada, sobre todo en el nivel A. En Zagarzazú, *Heleobia* cf. *H. australis* y la especie *M. isabelleana* son muy abundantes en algunas de las muestras aunque bajan su representatividad en otras. El depósito que contiene menor proporción global de taxones eurihalinos es el de La Coronilla. *Cylichna bidentata* es una de las especies mejor representadas (sólo en el nivel B). A diferencia de las asociaciones del oeste, La Coronilla contiene muy bajas proporciones de *Heleobia* cf. *H. australis*, *M. isabelleana* y *A. brasiliana*.

11.3.3. Presencia y abundancia de especies marinas

Una de las especies más representativas de los depósitos pleistocenos es *Ostrea equestris*. Si bien las ostras tienden a mostrar amplias tolerancias de salinidad y ser consideradas como un grupo típicalemente eurihalino, diferentes especies tienen preferencias de salinidad más restringidas. *O. equestris* es una especie que se halla predominantemente asociada a salinidades costeras elevadas (e.g. Gunter, 1951; Galtsoff & Merrill, 1962; Britton & Morton, 1989). En la costa uruguaya actual, Scarabino et al. (2006b) la reportan únicamente en el este, asociada sustratos consolidados atlánticos.

En la asociación del Puerto de Nueva Palmira *O. equestris* es la especie más abundante, sobrepasando el 40% de los ejemplares, a excepción de PNP3B. Esto también ocurre en la muestra analizada por Martínez et al. (2001). En cambio, la abundancia reportada en Rojas (2007) se ubica en el entorno del 25%. En Zagarzazú, la representación de esta especie es muy baja salvo en la muestra ZZZDOC9, donde

supera el 28% y es la segunda especie más abundante. En La Coronilla, *O. equestris* es la especie con más ejemplares en todas las muestras analizadas, superando en las del nivel C el 80% de los ejemplares. Las del nivel B son las que poseen abundancias más bajas (entre 26% y 32%). En la muestra LC 1 analizada en Martínez et al. (2001) es la especie más abundante, estando en el entorno del 75%.

Bostrycapulus odites es otra especie extendida en los depósitos pleistocenos que también se halla presente actualmente sólo en el sector atlántico de la costa uruguaya (Scarabino et al., 2006a). En el Puerto de Nueva Palmira es registrada en casi todas las muestras y su abundancia varía entre 0,15% y cercana a 8%, siendo más abundante en el nivel C. En Zagarzazú sólo está presente en dos de las muestras y en muy bajas proporciones. En La Coronilla, si bien está presente en todas las muestras, es más abundante en aquellas del nivel A, rondando el 25%. En las muestras del nivel B y C se ubica entre el 5% y el 3%.

Tellina gibber es registrada actualmente en la costa uruguaya en sustratos inconsolidados atlánticos (Scarabino et al., 2006b). En el Puerto de Nueva Palmira no se halla presente en todas las muestras y su abundancia ronda el 1%. En Zagarzazú se encontró en todas las muestras analizadas y su mayor abundancia ocurre en la muestra ZZZDOC9, cercana al 5%. En La Coronilla está mejor representada en el nivel B en el entorno del 13% a 15%. Su abundancia es menor en el nivel C.

El resto de los bivalvos y gasterópodos registrados en las muestras son preferentemente marinos. Algunos de ellos como los ejemplares del género *Corbula*, *Nucula*, *Parvanachis*, *Bittiolum*, *Boonea* son frecuentes en las muestras, aunque comparados con los taxones anteriores se presentan con bastante menor abundancia.

A los bivalvos y gasterópodos marinos se suma el registro de quitones en las localidades del Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla. En Uruguay, este grupo ha sido registrado viviente casi exclusivamente en la costa este, en los departamentos de Maldonado y Rocha (Barattini, 1951; Castellanos, 1951; Barattini & Ureta, 1961; Layerle & Scarabino, 1984). Por ende, tal como fuera analizado en Rojas & Urteaga (2011), su presencia indica condiciones de salinidad alta. Asimismo, la mayoría de los taxones de briozoarios registrados en La Coronilla, a excepción de *Biflustra arborescens*, *B. denticulata* y *Conopeum reticulum*, viven exclusivamente en aguas con salinidad marina normal.

De lo expuesto puede inferirse que la asociación de La Coronilla es la que indica una mayor salinidad, esperable por su ubicación en la costa atlántica. La gran mayoría de las especies presentes son marinas, incluso tres de las cuatro especies más abundantes (*O. equestris*, *B. odites*, *T. gibber*). La otra especie, *C. bidentata*, es marina eurihalina. Otras especies eurihalinas típicas de la costa uruguaya se hallan en bajas proporciones como *Heleobia* cf. *H. australis*, *M. isabelleana* y *P. rostratus*. Por otro lado, sólo *T. plebeius* está presente como taxón estuarino aunque en muy baja proporción y únicamente en el nivel C. Uno de los factores que puede contribuir a la alta diversidad de esta asociación es la alta salinidad.

Por otro lado, la asociación del Puerto de Nueva Palmira contiene numerosos taxones marinos, entre ellos, la especie más abundante en casi todas las muestras *O. equestris*. Entre los taxones que le siguen en representatividad se encuentran dos eurihalinos como *M. isabelleana* y *A. brasiliana*. La primera está mejor representada en el nivel B y C y la segunda en el nivel A. Otros taxones eurihalinos como *Heleobia* cf. *H. australis* y *P. rostratus* se hallan en menores proporciones. También en bajas proporciones se encuentran los taxones estuarinos *E. mactroides* y *T. plebeius*. Si bien la asociación del Puerto de Nueva Palmira también contiene una fauna de moluscos que indica un ambiente marino, la mayor representación de especies eurihalinas y el registro de otras estuarinas podría indicar la existencia de fluctuaciones de salinidad.

La asociación de Zagarzazú parece diferenciarse de las otras dos dado que en la mayoría de las muestras las especies dominantes son *Heleobia* cf. *H. australis* y *M. isabelleana*. Sin embargo, en la muestra ZZZDOC9, *O. equestris* le sigue a esta última en importancia; y en la muestra ZS03 analizada por Rojas (2007), *Donax* sp. supera el 65% de los ejemplares colectados. Otras especies eurihalinas como *C. bidentata* y *A. brasiliana* son también frecuentes. Al igual que en la localidad anterior, *E. mactroides* y *T. plebeius* se encuentran en bajas proporciones. Las diferentes muestras analizadas en la asociación de Zagarzazú son las más heterogéneas en cuanto a las preferencias de salinidad de los componentes mayoritarios. Si bien tienden a dominar taxones eurihalinos, en otras dominan taxones de preferencias marinas. Es probable que la malacofauna estuviera sometida a mayores fluctuaciones en la salinidad de las aguas y/o el establecimiento por períodos algo más prolongados de condiciones de menor salinidad a la normal marina. La menor diversidad exhibida por esta asociación podría ser concordante también con esta interpretación.

Si bien los requerimientos de las especies del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú sugieren mayor salinidad para el área donde se ubican, es probable que ya existiera una descarga de agua dulce proveniente del oeste producto de la evolución de los ríos Paraná y Uruguay (e.g., Potter 1998, Iriondo 2004, Veroslavsky and Ubilla 2007).

12. PALEOBIOGEOGRAFÍA Y TEMPERATURA

La relación entre la distribución geográfica de los organismos y la temperatura ha sido ampliamente demostrada, habiendo sido comentada en el Capítulo I. Como fuera expuesto anteriormente, la distribución geográfica de las especies que viven hoy en día en la costa uruguaya se correlaciona con la dinámica de las corrientes oceánicas que se desarrollan en el frente marítimo (e.g. Sicardi, 1967; Scarabino 1977; Sprechmann, 1977; Masello & Menafra, 1998; Martínez & del Río 2002; Scarabino et al., 2006 a y b; Martínez et al. 2013) y que determinan la configuración biogeográfica de la costa atlántica de América del Sur.

La figura IV-73 muestra los porcentajes de taxones de origen cálido, templado-frío y endémicos presentes en las asociaciones pleistocenas (Apéndices VIII, IX, X) comparados con la proporción actual (Sicardi, 1967; Martínez et al. 2006). Hoy en día, los moluscos de la costa uruguaya reflejan una proporción similar de taxones con afinidades cálidas y endémicos, siendo estos últimos ligeramente más abundantes. Si bien aquellos taxones influenciados por la Corriente fría de Malvinas se encuentran en menor proporción respecto a los anteriores, alcanzan casi el 20%.

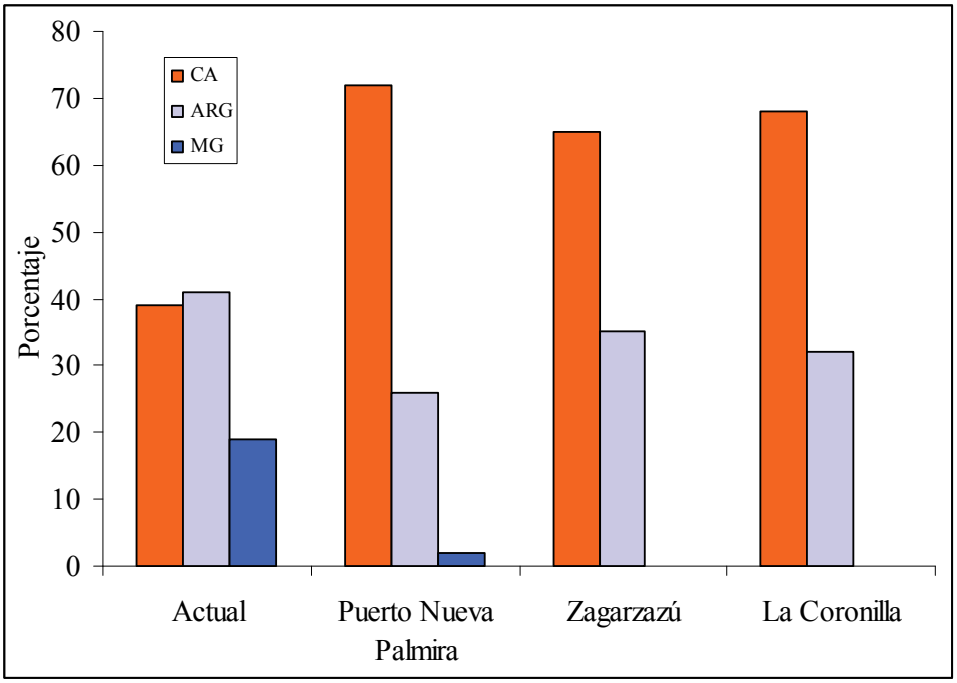


Figura IV-73. Porcentaje de taxones influenciados por la Corriente de Brasil (CA), endémicas (ARG) y por la Corriente de Malvinas (MG) en cada localidad pleistocena comparado con el porcentaje actual según Sicardi (1967).

A diferencia de la situación actual, en las asociaciones pleistocenas dominan ampliamente los taxones de aguas cálidas, el porcentaje de especies endémicas es algo menor al actual y salvo en el Puerto de Nueva Palmira (representados por *Siphonaria lessoni*) las especies magallánicas están ausentes de los depósitos pleistocenos. En el caso del Puerto de Nueva Palmira, las especies de origen cálido prácticamente triplican a las endémicas, mientras que en Zagarzazú y La Coronilla las duplican.

12.1. Rangos geográficos

Los rangos geográficos (presentados como grados de latitud) de los taxones hallados en las asociaciones pleistocenas se encuentran en el Apéndice XI.

Puerto de Nueva Palmira

La figura IV-74 muestra los rangos geográficos de los taxones hallados en el Puerto de Nueva Palmira. En rojo se destacan aquellos cuyo límite actual no alcanza la costa uruguaya; en amarillo, aquellos cuyo límite sur es la costa uruguaya y en azul aquellos cuyo límite sur traspasa la costa uruguaya y se ubica en aguas argentinas.

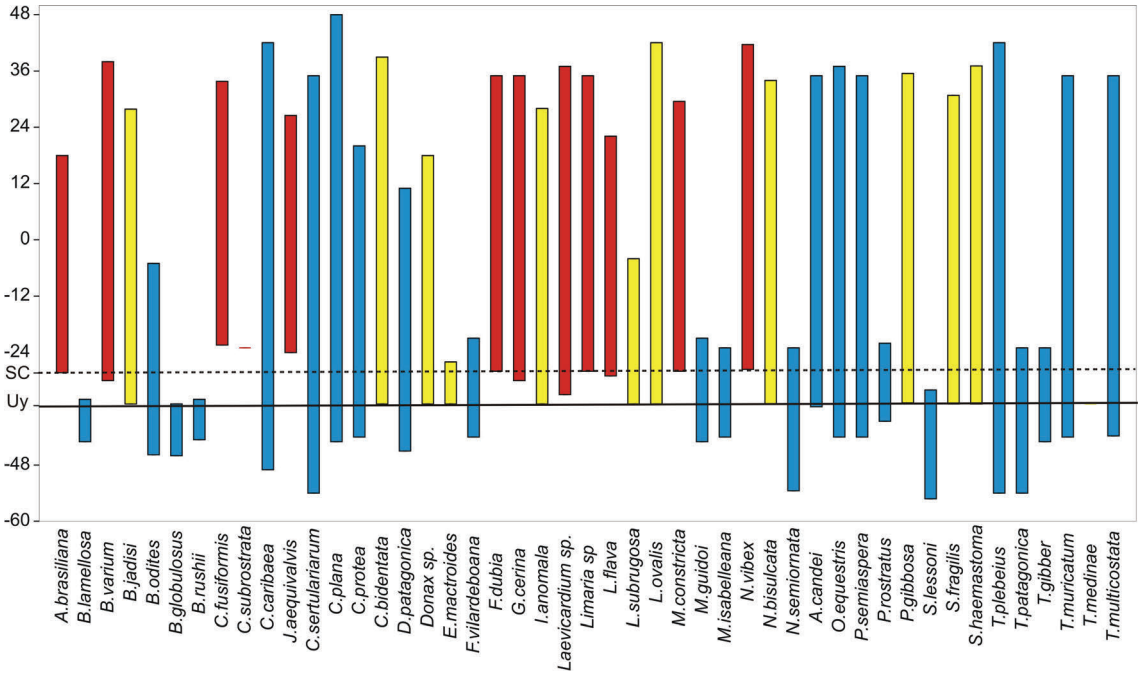


Figura IV-74. Rangos geográficos de taxones del Puerto de Nueva Palmira. El eje y corresponde a los grados de latitud. SC es Santa Catarina y Uy corresponde a Uruguay.

Como se observa, la gran mayoría de los rangos geográficos de los taxones hallados en el Puerto de Nueva Palmira se ubican al norte de la costa uruguaya y tienen mayor extensión hacia el norte que hacia el sur.

Especies como *Corbula caribaea*, *Costoanachis sertulariarum* y *Tagelus plebeius* tienen un amplio rango geográfico que sobrepasa los límites de varias provincias biogeográficas. Ninguno de los taxones hallados muestra una restricción actual en su rango de distribución hacia el sur de la costa uruguaya.

Doce especies muestran una restricción actual en su rango de distribución (22%) hacia aguas más cálidas, el mismo número de taxones se distribuye desde el norte y tiene su límite austral en la costa uruguaya, mientras que 24 taxones (44%) se distribuyen hacia el sur y norte de la costa uruguaya. Seis taxones (11%) determinados sólo a nivel de género, no fueron incluidos en este análisis. Si se eliminan estos últimos del total, las especies de aguas cálidas y las que alcanzan la costa uruguaya actual pasan a representar el 25% del total y los taxones que sobrepasan la costa uruguaya hacia el sur representan el 50%. De estos últimos, sólo *Barnea lamellosa*, *Buccinanops globulosus*, *Bushia rushii*, *Nucula semiornata*, *Siphonaria lessoni* y *Tegula patagonica* tienen una distribución más amplia hacia el sur que hacia el N de la costa uruguaya.

En el gráfico se observa que no todos los taxones solapan sus rangos de distribución actualmente. Esto ocurre especialmente entre aquellos que no alcanzan la costa uruguaya hoy en día (por ejemplo *Cerithiopsis fusiformis*, *Juliacorbula aequivalvis*, *Macoma constricta*, *Nassarius* cf. *N. vivex*, *Finella dubia*, etc.) y otros cuyo límite norte de distribución está ubicado justamente en la costa uruguaya (*Barnea lamellosa*, *Buccinanops globulosus*, *Bushia rushii*, *Siphonaria lessoni*).

Zagarzazú

La figura IV-75 muestra los rangos geográficos de los taxones hallados en Zagarzazú. En rojo se marcan aquellos cuyo límite actual no alcanza la costa uruguaya; en amarillo, aquellos cuyo límite austral está en la costa uruguaya y en azul aquellos cuyo límite se extiende hacia el sur, en aguas argentinas.

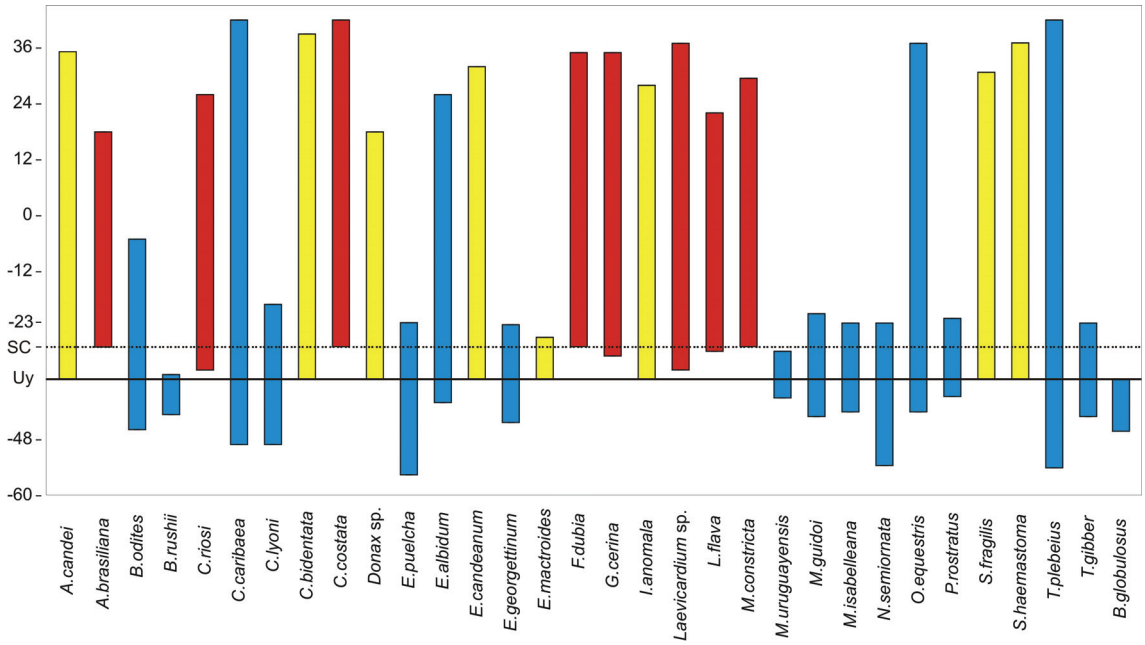


Figura IV-75. Rangos geográficos de taxones de Zagarzazú. El eje y corresponde a los grados de latitud. SC es Santa Catarina y Uy corresponde a Uruguay.

Al igual que el caso anterior, la mayoría de los rangos geográficos de los taxones hallados en Zagarzazú se extienden al norte de la costa uruguaya. Ninguno de las especies hallados muestra una restricción actual en su rango de distribución hacia el sur de la costa uruguaya.

Las especies *Corbula caribaea* y *Tagelus plebeius* son las que poseen la distribución más amplia.

Ocho taxones que representan el 22% del total no alcanzan las aguas uruguayas en la actualidad; 7 taxones (19% del total) se distribuyen desde el norte y tienen su límite austral en la costa uruguaya y 17 especies representando el 47% del total se extienden hacia el sur y norte de la costa uruguaya. Para 4 taxones sólo identificados a nivel de género (11%) no fue posible determinar su rango geográfico. Si estos se eliminan del total, las especies de aguas cálidas representan el 25%, los que sólo alcanzan la costa de Uruguay son el 22% y las que la atraviesan hacia el sur constituyen el 53%. De ellos, sólo *Buccinanops globulosus*, *Bushia rushii*, *Ennucula puelcha* y *Nucula semiornata* presentan la mayor parte de su distribución hacia el sur de la costa uruguaya.

Al igual que lo que ocurre con varios taxones del Puerto de Nueva Palmira, no todas las especies halladas en Zagarzazú solapan sus rangos de distribución geográfica actualmente. Tal es el caso de *Buccinanops globulosus* y *Bushia rushii* con todos los

taxones de aguas cálidas que hoy en día no viven en la costa uruguaya y *Macoma uruguayensis* con aquellos cuyo límite sur se encuentra en Santa Catarina (*Cyrtopleura costata*, *Finella dubia* y *Macoma constricta*).

La Coronilla

La figura IV-76 muestra los rangos geográficos de los taxones hallados en la asociación de La Coronilla. En rojo se marcan aquellos cuyo límite actual no alcanza la costa uruguaya; en amarillo, aquellos cuyo límite se ubica en la costa uruguaya y en azul aquellos cuyo límite se halla más al sur, en aguas argentinas.

Así como en las dos asociaciones anteriores, los taxones de La Coronilla también muestran una distribución predominantemente hacia el norte de la costa uruguaya y ninguno de ellos muestra una restricción en su rango de distribución hacia el sur de la misma.

Las especies *Corbula caribaea*, *Costoanachis sertulariarum*, *Tagelus plebeius* y *Mytilus edulis* presentan un rango geográfico extenso que abarca altas latitudes en ambos hemisferios.

Del total de taxones reportados en La Coronilla, 40 especies no alcanzan la costa uruguaya hoy en día, representando un 35% del total; 16 presentan su límite sur de distribución en la costa uruguaya (14%) y 45 se distribuyen atravesando la costa uruguaya (39%). Para 14 taxones no fue posible determinar su rango de distribución (12%) debido a que no fueron identificados a nivel de especie. Si se eliminan del total estos últimos, las especies de aguas cálidas representan el 40%, las que sólo llegan a Uruguay el 16% y las que atraviesan la costa uruguaya son el 45%. De ellos, *Aequipecten tehuelchus*, *Barnea lamellosa*, *Bushia rushii*, *Cardiomya cleryana*, *Ennucula puelcha*, *Lucapinella henseli*, *Nucula semiornata*, *Tegula patagonica*, *Turbonilla uruguayensis*, *Buccinanops globulosus* y *Brachidontes rodriguezii* presentan la mayor parte de su rango geográfico hacia el sur de Uruguay.

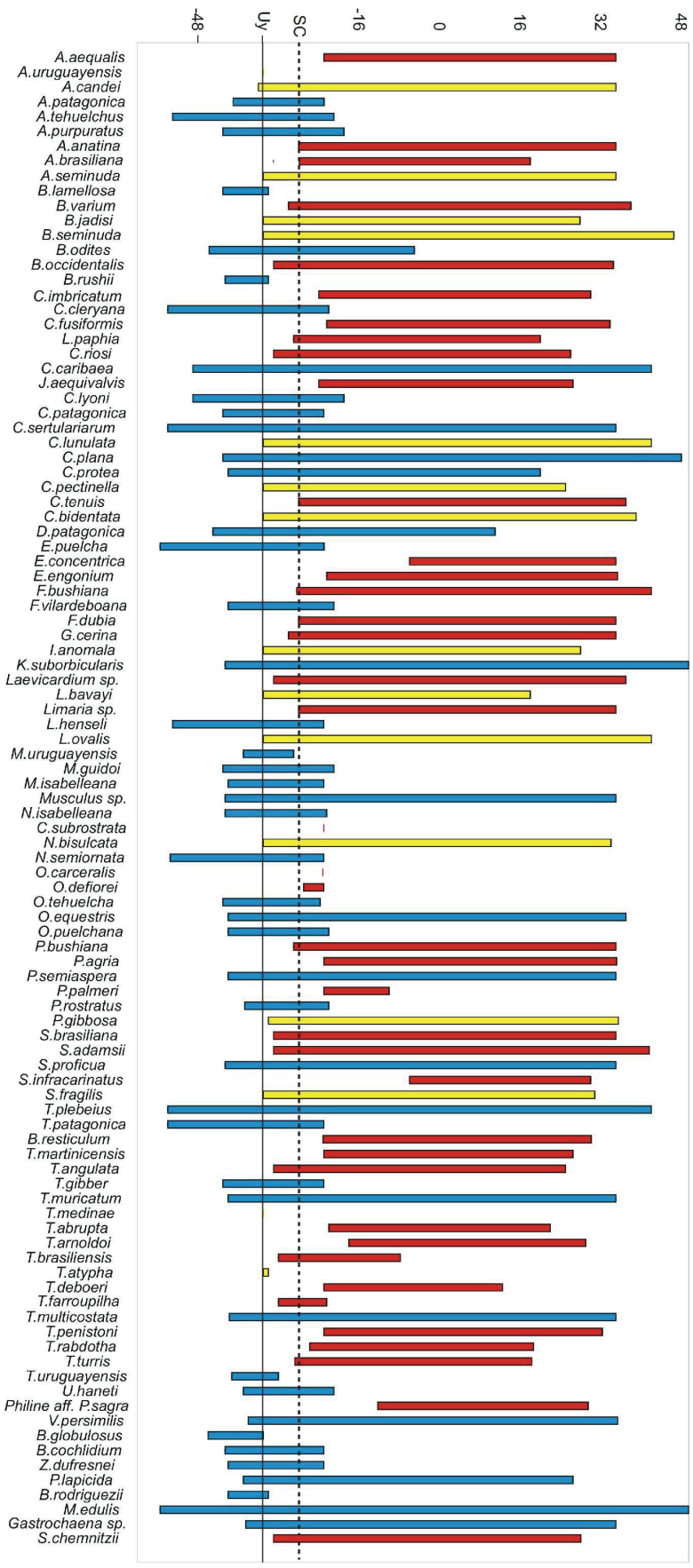


Figura IV-76. Rangos geográficos de taxones de La Coronilla. El eje y corresponde a los grados de latitud. SC es Santa Catarina y Uy corresponde a Uruguay.

En La Coronilla, también se verifica la co-ocurrencia de especies que hoy en día no solapan sus rangos de distribución. Esto se da entre varias de las especies de aguas cálidas que hoy no llegan a la costa uruguaya y otras cuyo límite norte de distribución comienza en el sur de Brasil o Uruguay. Taxones como *Ervilia concentrica* y *Solariorbis infracarinatus* registran escaso solapamiento con gran parte de los taxones que se distribuyen hacia el norte y sur de la costa uruguaya dado que su límite geográfico austral se encuentra en Río Grande del Norte. Aún especies cuyo límite sur se halla en Santa Catarina o Rio Grande del Sur no coexisten actualmente con aquellas cuyo límite norte de distribución comienza en la costa uruguaya (e.g. *Barnea lamellosa*, *Bushia rushii*, *Turbonilla atypha*, *Buccinanops globulosus*).

12.2. Bivalvos y gasterópodos de aguas cálidas (extralimitales)

En la tabla IV-32 se listan los taxones de bivalvos y gasterópodos extralimitales de los depósitos pleistocenos. El signo de interrogación para *Acteon* sp., *Teinostoma* sp. y *Solariorbis* sp. corresponde a que si bien los ejemplares hallados podrían pertenecer a nuevas especies, su afinidad probablemente sea con taxones de aguas cálidas. Sin considerar estos casos, los bivalvos y gasterópodos de aguas cálidas hallados en el Pleistoceno y que no viven hoy en la costa uruguaya (extralimitales) son 44, dentro de los cuales 24 son gasterópodos y 20 son bivalvos.

El límite austral en Río Grande del Sur de *Lirophora paphia*, *Cyrtopleura costata* y *Pandora bushiana* se encuentra entre comillas en la tabla IV-32, debido a que las fuentes consultadas no coinciden, pudiendo ese límite corresponder a Santa Catarina. Del mismo modo, el límite austral de *Pitar palmeri* y *Merisca martinicensis* podría corresponder a Río de Janeiro y no a Santa Catarina.

Tabla IV-32. Hallazgo y límite sur de distribución de las especies extralimitales.

Especie	Puerto N. Palmira	Zagarzazú	La Coronilla	Límite sur
Abra aequalis			x	Rio de Janeiro
Acteon sp.			x	?
Scapharca chemnitzii			x	Rio Grande Sur
Anatina anatina			x	Santa Catarina
Anomalocardia brasiliana	x	x	x	Santa Catarina
Bacteridium resticulum			x	Río de Janeiro

Bittiolum varium	x		x	Rio Grande Sur
Bulla occidentalis			x	Rio Grande Sur
Caecum cf. *C. imbricatum*			x	San Pablo
Cerithiopsis fusiformis	x		x	Rio Grande Sur
Lirophora paphia			x	"Rio Grande Sur"
Cooperella riosi		x	x	Rio Grande Sur
Juliacorbula aequivalvis	x		x	San Pablo
Cyclinella tenuis			x	Santa Catarina
Cyrtopleura costata		x		"Rio Grande Sur"
Ervilia concentrica			x	Rio Grande Norte
Eulimastoma engonium			x	Río de Janeiro
Fargoa bushiana			x	Rio Grande Sur
Finella dubia	x	x	x	Santa Catarina
Gouldia cerina	x	x	x	Rio Grande Sur
Laevicardium sp.	x	x	x	Santa Catarina
Limaria sp.	x		x	Santa Catarina
Littoraria flava	x	x		Rio Grande Sur
Macoma constricta	x	x		Santa Catarina
Nassarius cf. *N. vibex*	x			Santa Catarina
Chione subrostrata	x		x	Paraná
Odostomella carceralis			x	Río de Janeiro
Olivella cf. *O. defiorei*			x	Santa Catarina
Pandora bushiana			x	"Rio Grande Sur"
Peristichia agria			x	Santa Catarina
Philine aff. *P sagra*			x	Bahia
Pitar cf. *P. palmeri*			x	"Santa Catarina"
Scapharca brasiliana			x	Santa Catarina
Seila adamsii			x	Rio Grande Sur
Solariorbis infracarinatus			x	Rio Grande Norte
Teinostoma sp.			x	?
Merisca martinicensis			x	"Santa Catarina"
Eurytellina angulosa			x	Rio Grande Sur
Turbonilla abrupta			x	Rio de Janeiro
Turbonilla arnoldoi			x	Bahía
Turbonilla brasiliensis			x	Rio Grande Sur

Turbonilla deboeri			x	Rio de Janeiro
Turbonilla farroupilha			x	Rio Grande Sur
Turbonilla penistoni			x	Rio de Janeiro
Turbonilla rhabdota			x	Paraná
Turbonilla turris			x	Santa Catarina
Solariorbis sp.			x	?

Los taxones extralimitales presentes en las tres asociaciones pleistocenas son *Anomalocardia brasiliana*, *Finella dubia*, *Gouldia cerina* y *Laevicardium* sp.

La tabla IV-33 resume el porcentaje de taxones cuyo límite austral actual se encuentra en la costa de diferentes estados brasileños. Se observa que las especies extralimitales del Puerto de Nueva Palmira tienen sus límites de distribución en o al sur de San Pablo, predominando ampliamente aquellas que alcanzan Santa Catarina y en menor medida Río Grande del Sur. Aquellas de Zagarzazú tienen sus límites de distribución exclusivamente en estos dos estados. En la asociación de La Coronilla se hallan taxones de aguas cálidas de forma contínua hacia el sur del estado de Río de Janeiro, a los que se suman algunos registros en los estados de Río Grande del Norte y Bahía. La mayoría de los taxones tienen su límite de distribución en los estados del sur, especialmente en Río Grande del Sur y un porcentaje levemente menor en Santa Catarina; aunque no es despreciable que casi un 18% de ellos tienen su límite austral en Río de Janeiro y un 10% aún más al norte.

Tabla IV-33. Porcentaje de taxones cuyo límite austral se halla en la costa de cada estado brasileño.

Límite austral	**Puerto N. Palmira**	**Zagarzazú**	**La Coronilla**
Río Grande Norte	-	-	5,0%
Bahía	-	-	5,0%
Rio de Janeiro	-	-	17,5%
San Pablo	8,30%	-	5,0%
Paraná	8,30%	-	5,0%
Santa Catarina	50 %	50%	30%
Río Grande Sur	33,3%	50%	32,5%

12.3. Discusión

De acuerdo al análisis de la distribución geográfica de los moluscos, las asociaciones pleistocenas analizadas en esta tesis se caracterizan por:

a) contener una composición global con una mayoritaria proporción de taxones de origen tropical-subtropical, menor proporción de taxones endémicos y la casi ausencia de taxones de aguas frías comparados con la situación actual.
b) contener una importante representación de moluscos de aguas cálidas cuyo límite actual de distribución no alcanza la costa uruguaya sino que se halla en diferentes latitudes de la costa brasileña (extralimitales),
c) la co-ocurrencia de especies que hoy en día no solapan sus rangos de distribución (taxones extralimitales y taxones cuyo límite norte de distribución se ubica en el sur de Brasil o la costa uruguaya).

a) *Composición biogeográfica global e inferencias térmicas*

A diferencia de lo que ocurre actualmente, la distribución geográfica de las especies halladas en las tres asociaciones pleistocenas indica una fuerte afinidad con aguas cálidas. Las especies tropicales-subtropicales son ampliamente mayoritarias en relación a las endémicas y están prácticamente ausentes en estas asociaciones las de aguas frías.

El escenario global se mantiene respecto a lo inferido por Martínez et al. (2001) y Rojas (2007), aunque varían levemente algunas proporciones. En los análisis previos, el porcentaje de moluscos de afinidades cálidas alcanzaba casi el 80% en el Puerto de Nueva Palmira, mientras que en esta tesis se ubica en el 72%. Al contrario ocurre en Zagarzazú, ya que en Rojas (2007) el porcentaje de estos moluscos se ubicaba en el entorno del 56%, pasando en esta tesis al 65%. En la misma magnitud disminuye la proporción de especies endémicas en esta localidad. Por otro lado, a pesar de la importante incorporación de especies a la asociación de La Coronilla, los porcentajes de especies cálidas y endémicas se mantienen muy similar; cercano al 70% y levemente superior al 30% respectivamente.

Respecto a las especies endémicas, en las tres asociaciones la proporción es menor a la actual, siendo más baja en el Puerto de Nueva Palmira y la más alta en Zagarzazú. Resulta aparente entonces un menor grado de endemismo en el Pleistoceno que en la actualidad.

En cuanto a la presencia de especies de aguas frías, Martínez et al. (2001) reportaron la presencia de *Siphonaria lessoni* en el Puerto de Nueva Palmira y de *Tawera gayi* (como *Clausinella gayi*) en el depósito de La Coronilla. La primera especie fue reconfirmada en esta tesis al ser registrada en la misma asociación, aunque no había sido hallada por Rojas (2007). Según la nomenclatura utilizada en este trabajo, la muestra analizada por Rojas (2007) provenía del nivel A; y para este nivel, *S. lessoni* sólo se halló ahora en la muestra PNP4A, es decir en una de cuatro muestras de ese nivel. Además de en el nivel A, *S. lessoni* se registró en PNP1B y PNP3C. Por ende, esta especie está representada en los 3 niveles analizados, aunque no en todas las muestras y en muy baja abundancia (entre 0,03% y 0,05%). En cambio, el registro de *T. gayi*, fue descartado después de la revisión realizada por Rojas (2007) quien en base a una comunicación personal de Fabrizio Scarabino y la descripción de Gordillo (2006), mencionó que la identificación de esta especie de Martínez et al. (2001) era dudosa, de acuerdo a su morfología. Tal como se mencionó anteriormente, estos materiales fueron analizados con más detalle en esta tesis y son actualmente determinados como correspondientes al género *Transennella*. Por lo tanto, queda descartada la presencia de *T. gayi* en los depósitos del Pleistoceno de Uruguay.

Los resultados obtenidos en esta tesis respecto a las preferencias térmicas de las especies halladas en las asociaciones pleistocenas indican que la temperatura para el intervalo del Pleistoceno representado en los depósitos de Uruguay habría sido mayor a la actual, conclusión a la que también habían arribado Martínez et al. (2001) y Rojas (2007). En el último trabajo se menciona que se debería evaluar si la asociación de Zagarzazú representa una edad diferente por su menor proporción de especies de origen cálido. Como se indicó, en esta tesis se incrementó la proporción de estas especies en Zagarzazú, hallándose sólo un 3% por debajo de la proporción de especies de aguas cálidas obtenidas para La Coronilla y 7% respecto a lo obtenido para el Puerto de Nueva Palmira. Por lo tanto, considerando únicamente las preferencias térmicas de todos los taxones hallados, no puede considerarse que haya mayores diferencias entre las inferencias de temperatura provenientes de las tres asociaciones pleistocenas.

b) *Moluscos extralimitales*

Además de la composición global de las tres asociaciones, una fuerte evidencia que indica una mayor temperatura que la actual para la costa uruguaya es la importante presencia de moluscos de aguas cálidas, cuyos límites sur de distribución se encuentran en aguas brasileñas.

A partir de los antecedentes de Martínez et al. (2001), Rojas (2007) y con lo hallado en esta tesis queda firmemente establecido que las tres asociaciones pleistocenas incluyen estos moluscos de aguas cálidas. Los sucesivos esfuerzos de muestreo han aumentado considerablemente el registro de estas especias y al momento, de los 128 taxones de bivalvos y gasterópodos que componen las asociaciones pleistocenas, 44 están en esta categoría, totalizando más del 34%. Asimismo, en Rojas & Urteaga (2011) se analiza en detalle la presencia del quitón *Ischnochiton striolatus*, especie que se suma a los bivalvos y gasterópodos extralimitales ya que hoy en día su límite austral de distribución se encuentra en Santa Catarina.

Algunas de las especies halladas en esta tesis habían sido mencionadas en las listas malacológicas pleistocenas y holocenas por parte de algunos autores. El taxón extralimital más citado en la literatura ha sido *A. brasiliana* mientras que otros como *Bulla occidentalis*, *Chione subrostrata*, *Scapharca brasiliana* y *Seila adamsii* fueron reportados más ocasionalmente (ver Darwin, 1846; Ihering, 1907, 1923; Teisseire, 1928; Frenguelli, 1930; Roselli, 1938; Serra, 1943; Figueiras, 1962, 1967; Broggi, 1967; Roselli, 1976; Alonso, 1978; Sprechmann, 1978; Perea, 1982; Martínez, 1988, 1990; Piñeiro et al. 1992; Bracco et al., 2005). Algunos pocos de estos investigadores reconocieron explícitamente la desaparición de moluscos de la costa uruguaya (*e.g.* Ihering, 1907, 1923 –aunque en parte basado en información errónea-; Figueiras, 1975; Martínez, 1988, 1990; Piñeiro *et al*. 1992).

Respecto al estatus de algunas especies revisadas por Ihering (1907, 1923) y procedentes de Concepción del Uruguay, -como *Bulla striata* Brug. *Cerithium atratum* Born., *Chione cancellata* L., *Chione portesiana* Orb. y *Anomalocardia brasiliana* Gm. (textual)-, su presencia fue puesta en duda por Parodiz (1962), quien señaló que el hallazgo en ese lugar de estas especies era accidental y producto de la descarga de balastro proveniente de Brasil (ver también Figueiras, 1967 y Martínez & del Río, 2005). A pesar de esto, Ihering realizó interesantes interpretaciones paleoambientales y

paleoclimáticas, reconociendo desplazamientos locales de especies en respuesta a cambios de salinidad, la existencia de especies del Pleistoceno y Holoceno que desaparecieron de la costa de Argentina, pero que vivien actualmente en el sur de Uruguay y en Brasil. Además, planteó la existencia de manglares y temperaturas mayores para el Pleistoceno en base a la presencia de moluscos tropicales.

En contraposición, Parodiz (1955, 1962) afirmó que la malacofauna de las zonas uruguayas y bonaerense se mantiene con las mismas características que existían al final del Plioceno y durante el Pleistoceno, y descartó invasiones de fauna cálida para la región. Explicó algunos casos mediante cambios hidrológicos, como el reemplazo de las aguas marinas o salobres por dulces. Respecto al clima sostuvo que se registra la misma proporción de especies de aguas cálidas y frías que la actual. Esta interpretación fue compartida por Bordas (1957), quien sostuvo que la existencia de cambio climático fue planteada en base a interpretaciones parciales y conocimientos incompletos de las distribuciones geográficas de las especies, sosteniendo que la composición faunística del Cuaternario era similar a la actual. Además, negó enfáticamente la influencia del clima sobre la composición de la fauna marina. Por ende, Parodiz (1955, 1962) y Bordas (1957) descartaron de plano la existencia de modificaciones de rangos e invasión de fauna a las costas uruguayas, fenómeno que cada vez recibe mayores evidencias a favor.

La temperatura: principal agente del cambio de rango de los taxones extralimitales

Está bien documentado que los factores que limitan el rango de distribución geográfica de un taxón pueden ser bióticos, abióticos e históricos, los cuales operan a diferentes escalas espaciales y temporales (*e.g.* Hallam, 1994; Brown & Lomolino, 1998; Engle & Summers, 1999; Shi, 2001). Como fuera desarrollado en Rojas (2007), el factor abiótico más invocado para explicar la distribución de los organismos tanto actuales como fósiles y los cambios producidos en ésta en tiempos geológicos e históricos, ha sido la temperatura. Los efectos de este parámetro sobre los organismos son más esperados en especies ectotérmicas (Valentine, 1973; Somero, 2002, 2010) y en latitudes templadas (Hutchins, 1947). Ambas condiciones son verificadas para los moluscos del Pleistoceno marino de Uruguay. A pesar de sus variados modos de vida, las especies que muestran una restricción en su rango de distribución comparten la

característica de que su distribución geográfica ocurre en aguas cálidas, y que pertenencen –en grandes términos- a grupos que son característicos asimismo de aguas cálidas. Este factor común indica que la causa de su colonización y posterior restricción en su rango de distribución actual, debió estar relacionado con modificaciones de la temperatura del agua en la costa uruguaya.

La temperatura actúa sobre los organismos a diferentes escalas. En escalas pequeñas, la tolerancia de una especie a este factor está muy relacionada a la posición en la costa y a la profundidad de enterramiento, ya que ambas modifican el rango de condiciones a las cuales el organismo está expuesto (Wilson & Elkaim, 1991). Somero (2002) demostró que a lo largo del gradiente subtidal a intertidal, son comunes los reemplazos de especies con diferentes tolerancias térmicas, existiendo una correlación entre la posición vertical y esta. Debido a la naturaleza de la mayoría de las acumulaciones malacológicas, se registran en algunos afloramientos especies de varios subambientes, y cuyas tolerancias podrían diferir ligeramente según sus estrategias de vida. Las especies de aguas cálidas reportados en Rojas (2007) ya mostraban una diversidad importante de modos de vida, sustratos, profundidad y modos de alimentación, la cual se acentúa con los taxones sumados en esta tesis. Según las fuentes bibliográficas detalladas en el Capítulo III, entre estos están representados habitantes de sustratos blandos como arenas, pelitas o ambas litologías (*A. aequalis*, *E. concentrica*, *A. brasiliana*, *A. anatina*, *L. paphia*, *J. aequivalvis*, *G. cerina*, *C. subrostrata*, piramidélidos), de fondos de fragmentos de rocas o conchillas (e.g. *C.* cf. *C. imbricatum*, *C. subrostrata*, *S. adamsii*) y moradores de sustratos duros (*L. flava*, *I. striolatus*) y fondos consolidados (*C. costata*). Se registran habitantes tanto de la zona supratidal (*L. flava*), intertidal y subtidal (la mayoría), representantes de la infauna tanto somera (árcidos, venéridos, *B. occidentalis*, *J. aequivalvis*) como profunda (*M. constricta*, *E. angulosa*) y epifauna (microgasterópodos). Respecto a los modos de alimentación, están representados los hábitos suspensívoro (venéridos, *P. bushiana*), depositívoro (tellínidos), herbívoro (*B. varium*, *L. flava*, *I. striolatus*, *B. occidentalis*, *Caecum* cf. *C imbricatum*, *S. infracarinatus*, *Teinostoma* sp.), carnívoro-carroñero (*C. fusiformis*, *Nassarius* cf. *N. vibex*, *O. defiorei*, *Philine* aff. *P. sagra*, *S. adamsii*), y ectoparásitos de diversos grupos (piramidélidos). En las tres asociaciones coexisten especies epifaunales supratidales o intertidales con especies infaunales someras y profundas.

Dada la diversidad hallada, los moluscos extralimitales están indicando cambios de temperatura a mayor escala y que afectaron de forma más global la composición de las asociaciones malacológicas de la costa uruguaya. En los cambios a mayor escala, como en los patrones de distribución geográfica, está involucrado el efecto del límite del rango. Los organismos ubicados en los bordes de su rango geográfico, frecuentemente no se reproducen exitosamente y la distribución geográfica es mantenida por el aporte de larvas o juveniles de otros lados (Clarke, 2003). En estas zonas, es probable además que intervengan factores físicos y biológicos. Pörtner (2001) plantea que la temperatura umbral a la cual un organismo puede vivir debe ser experimentada con más frecuencia en los límites de la distribución geográfica de esa especie. Esta situación podría aplicarse para la mayoría de las especies de aguas cálidas del Pleistoceno de Uruguay ya que muy pocas son reportadas en los depósitos correlacionables de Argentina (ver más adelante en este capítulo). Esto podría indicar que la zona del actual Río de la Plata habría sido el límite más austral de distribución de la mayoría de estas especies, por lo que cualquier cambio en la configuración térmica habría causado que ellas dejaran de asentarse en la costa uruguaya.

Rojas (2007) analizó la posibilidad de que otros factores ecológicos pudieran inducir el cambio de distribución geográfica de los moluscos de aguas cálidas hallados hasta aquel momento. Numerosos estudios han demostrado que las interacciones ecológicas representan factores importantes en el establecimiento del rango de distribución de las especies, especialmente a escala local (*e.g*. Connell, 1961; Wilson, 1990; Brown & Lomolino, 1998). Incluso, algunos factores abióticos como la temperatura del agua pueden tener efectos inmediatos en las poblaciones locales al alterar la interacción entre especies, lo cual deriva en un impacto en la composición y diversidad de las comunidades involucradas. Por ejemplo, Sanford (1999, 2002) demostró esta incidencia para la interacción predador-presa. La predación es una de las interacciones ecológicas que puede ser detectada en moluscos fósiles. Una de las evidencias más comunes y fácilmente reconocibles de esta interacción, son los icnofósiles del icnogénero *Oichnus*.

El reconocimiento de estas evidencias ha sido utilizado para inferir entonces la intensidad de predación en el registro marino (e.g. Leighton, 2002). Como se mencionó anteriormente, es en la asociación de La Coronilla donde se registró el mayor número de individuos con *Oichnus*. Allí, la mayor cantidad de especímenes perforados no

corresponde a taxones extralimitales (*O. equestris*, *N. semiornata*, *A. candei*). Sin embargo, al considerar los especímenes perforados en relación al número total de especímenes de determinado taxón, se observa que algunas especies de aguas cálidas presentan altos porcentajes de perforación. Entre ellas se encuentran especialmente algunos microgasterópodos como *T. deboeri*, *T. abrupta P. agria*, *T. brasiliensis*, *T. penistoni*, *T. farroupilha* y *F. dubia* y el árcido *S. brasiliana*. Se detecta que estos porcentajes varían para cada muestra analizada, siendo que en algunas de ellas no se registraron ejemplares perforados. Por otro lado, en la asociación del Puerto de Nueva Palmira las únicas especies extralimitales con registro de *Oichnus* son *B. varium* y *A. brasiliana*, en una proporción muy baja; y en la asociación de Zagarzazú, ninguna de las especies de aguas cálidas tuvo perforaciones. Por ende, en principio podría descartarse la presión de predación (registrable a través del icnogénero *Oichnus*) como uno de los factores que podrían haber incidido en la estructura poblacional y que hubiera determinado una modificación en la distribución a gran escala de las especies de moluscos extralimitales.

Otro factor evaluado en Rojas (2007) tiene que ver con que algunos autores han considerado el tamaño de las especies en relación al cambio en sus límites de distribución (e.g. Roy et al., 2001). Estos autores, observaron que las especies de bivalvos que modificaron su rango de distribución, producto de las oscilaciones climáticas del Pleistoceno en la costa pacífica de Estados Unidos, fueron preferentemente aquellos de mayor tamaño, independientemente del clado al que pertenecieran o de su historia de vida. Los moluscos de aguas cálidas registrados en las asociaciones pleistocenas de Uruguay corresponden tanto a micro como a macromoluscos. En particular los bivalvos son de tamaños observables a ojo desnudo, aunque no pueden considerarse grandes. Las especies extralimitales de mayor tamaño registradas son *A. anatina*, *C. costata*, *C. tenuis*, *M. constricta*, *L. paphia*, *E. angulosa* y *P.* cf. *P. palmeri*. El resto de los bivalvos tienen tamaños más pequeños como *A. aequalis*, *S. chemnitzii*, *S. brasiliana*, *A. brasiliana*, *C. riosi*, *J. aequivalvis*, *E. concentrica*, *G. cerina*, *Limaria* sp., *C. subrostrata*, *P. bushiana* y *M. martinicensis*. Esta tendencia es aún menos evidente cuando se consideran las especies de gasterópodos, ya que la gran mayoría corresponde a micromoluscos. Los taxones de mayor tamaño serían *B. occidentalis* y *Nassarius* cf. *N. vibex*. Por lo tanto, no se

comprueba que el tamaño haya sido un factor determinante en la restricción del rango de distribución de los moluscos marinos de aguas cálidas del Pleistoceno de Uruguay.

Los moluscos extralimitales en las asociaciones pleistocenas

Como se mencionó anteriormente, de los 128 taxones de bivalvos y gasterópodos que componen las asociaciones pleistocenas, 44 de ellos corresponden a moluscos extralimitales, representando más del 34% del total de taxones.

Si se considera su representatividad por localidad, las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú contienen una proporción similar de moluscos de aguas cálidas (22%) mientras que en la asociación de La Coronilla el porcentaje alcanza como mínimo el 35% del total de taxones hallados. Los límites australes de distribución de los taxones hallados en Zagarzazú se ubican en las costas de Santa Catarina y Río Grande del Sur; la mayoría de los del Puerto de Nueva Palmira también, aunque un porcentaje bajo sólo alcanza hasta San Pablo y Paraná. En el caso de los moluscos extralimitales de La Coronilla, si bien la mayor parte ocurre hasta los dos estados del sur de Brasil, casi un 20% tiene su límite austral en Río de Janeiro y un 10% llega hasta otros estados brasileños al norte de Río de Janeiro.

En las tres asociaciones, aunque más esperable en La Coronilla, el porcentaje de especies de aguas cálidas podría incrementarse, dada las afinidades que muestran algunos de los taxones que no fueron al momento determinados a nivel de especie.

En el Puerto de Nueva Palmira, aquellos ejemplares clasificados como *Donax* sp., *Epitonium* sp., *Odostomia* sp. y *Turbonilla* sp. podrían eventualmente tratarse de taxones que actualmente no vivan en la costa uruguaya. En Zagarzazú la misma situación ocurre con los materiales de *Donax* sp. y *Turbonilla* sp. En La Coronilla, lo mismo podría ocurrir con *Acteon* sp., *Calliostoma* sp., *Epitonium* sp., *Teinostoma* sp., *Solariorbis* sp., *Melanella* sp., Turridae indet., *Lithophaga* sp., *Mysella* sp., *Solen* sp. y *Transennella* sp. En el caso de los ejemplares del género *Epitonium* hallados en el Puerto de Nueva Palmira y en La Coronilla, podrían corresponder a alguna de las especies que fueron registradas en Zagarzazú. En el caso de las *Turbonilla* indeterminadas del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú, podrían tratarse de alguna de las especies registradas en La Coronilla, siendo que la mayoría de ellas son

extralimitales. Respecto a *Odostomia*, si bien los ejemplares hallados podrían corresponder a la variable especie *Parodizia uruguayensis*, viviente en la costa uruguaya, bien podrían tratarse de algún taxón fuera de rango, correspondiente por ejemplo al género *Sayella*, con el cual los especímenes hallados muestran afinidades morfológicas. En el caso de *Donax* sp., todas las valvas halladas en esta tesis y en Rojas (2007) (en Zagarzazú ronda en los 3300 especímenes, mientras que en el Puerto de Nueva Palmira en 25 ejemplares) son de pequeño tamaño, no alcanzando a medir 1 cm. Si bien podría tratarse de juveniles de una especie de mayor tamaño registrada actualmente en la costa uruguaya como *Donax hanleyanus*, dado que el número total de especímenes es elevado, no puede descartarse que correspondan en realidad a alguna especie de *Donax* de pequeño tamaño. De hecho, *Donax gemmula* alcanza la costa uruguaya aunque sólo durante eventos puntuales de condiciones oceanográficas más cálidas que lo normal (Scarabino et al., 2006; 2015). Asimismo, de momento tampoco puede descartarse que se trate de otra especie de *Donax* viviente en la costa brasileña como *Donax denticulatus*.

En La Coronilla, se registran varios taxones a nivel de género que podrían corresponder a especies extralimitales no registradas hoy en día en la costa uruguaya.

Como se mencionó en el capítulo anterior, el ejemplar del género *Acteon* podría corresponder a una nueva especie o clasificarse como una especie conocida a comparar. En la costa uruguaya, Scarabino et al. (2006a) mencionan el hallazgo de algún ejemplar viviente de este género y sugieren la comparación con *A. pelecais*. El ejemplar reportado en esta tesis fue comparado con esta especie pero tiene diferencias en la disposición de la ornamentación espiral, por lo que tentativamente podría descartarse que el registro viviente aún no determinado pueda corresponderse con el ejemplar reportado en La Coronilla. Los ejemplares correspondientes a *Calliostoma*, *Melanella* y Turridae indet. deben ser estudiados en mayor profundidad y comparados con especies registradas tanto en la costa uruguaya como en la costa brasileña. Los tres taxones a nivel genérico han sido reportados en la costa uruguaya (ver Scarabino et al., 2006a).

En cuanto a los Tornidae clasificados dentro de los géneros *Teinostoma* y *Solariorbis*, bien podría tratarse de nuevas especies o corresponder a especies ya descritas de origen tropical-subtropical. Para Uruguay, Figueiras & Sicardi (1980) citaron dos especies de *Teinostoma*. Para una de ellas no realizan ninguna descripción ni la asimilan a ninguna especie en particular; a la otra la encuentran muy similar a la

especie *T. cryptospira* (Verrill, 1884), de la cual difiere notoriamente el ejemplar hallado en esta tesis. Los mismos autores citan una especie de *Solariorbis* pero no la describen ni la figuran. Scarabino et al. (2006a) recogen los datos de Figueiras & Sicardi (1980) y Layerle & Scarabino (1980) y mencionan la presencia de cuatro especies de Vitrinellidae a las que se podrían sumar otras. De los antecedentes mencionados es evidente que el conocimiento de este grupo en la costa uruguaya es precario al momento. Si bien esto no permite descartar totalmente la identidad de las especies halladas en esta tesis con los Tornidae que pudieran vivir en la costa uruguaya, su similitud morfológica con especies caribeñas indicaría como hipótesis más probable que no se trata de especies que vivan en la costa uruguaya actualmente.

Los ejemplares asignados a los géneros *Lithophaga* y *Solen* corresponden a juveniles, lo cual conlleva cierto grado de incertidumbre para su determinación. En el caso de *Lithophaga* su largo alcanza escasos milímetros y para los atribuidos a *Solen*, si bien pueden alcanzar 1 o 2 cm, se hallaron en todos los casos fragmentados. Esto ha dificultado la asignación a nivel de especie de los ejemplares hallados. Si bien ambos géneros están representados en la costa uruguaya por *Lithophaga patagonica* y *Solen tehuelchus* (ver Scarabino et al. 2006b, 2015), al momento no se puede descartar que los materiales hallados pertenezcan a especies no citadas para la costa uruguaya.

En el caso de los ejemplares asignados al género *Mysella*, como se comentara en el capítulo anterior, dadas las diferencias morfológicas halladas entre los especímenes registrados, es posible la presencia de al menos dos especies diferentes. Para la costa uruguaya Scarabino et al. (2015) menciona la presencia de *Kurtiella tumidula* (Jeffreys, 1886) y dos especies indeterminadas de *Mysella* mencionadas por Scarabino et al. (2006b). Con la información disponible al momento no es posible esbozar la distribución geográfica de los materiales hallados en La Coronilla. Especies de este género han sido estudiadas en altas latitudes tanto en el hemisferio norte como cercanas a la Antártida, pero también hay algunas especies reportadas en bajas latitudes (ver síntesis en Rosenberg, 2009).

Respecto a los especímenes asignados al género *Transennella*, no puede descartarse que se trate de la misma especie aún no identificada que mencionan Scarabino et al. (2015). Sin embargo, tampoco es posible afirmar que no se trate de alguna de las especies del género *Transennella* de distribución brasileña o caribeña. Del mismo modo, es necesario comparar los ejemplares fósiles uruguayos con la especie

Gouldia camachoi Farinati, 1985 (trasladada por Zaffaroni al género *Transennella* en Forcelli & Narosky, 2015), frecuente en los depósitos holocenos en las cercanías de Bahía Blanca. En principio, los ejemplares uruguayos de *Transennella* parecen ser diferentes a *T. camachoi*.

Diferencias en la representatividad de los taxones extralimitales

El muestreo exhaustivo aplicado en esta tesis reafirma las interpretaciones previas al aportar nuevas evidencias y además permite detectar ciertas diferencias entre las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú por un lado y la asociación de La Coronilla por otro. Porcentualmente, si se considera el total de taxones para cada asociación, La Coronilla contiene un 13% más de especies de aguas cálidas, entre un 5% y un 7% menos de especies que llegan hasta la costa uruguaya y entre un 5% y 8% menos de taxones que atraviesan la costa uruguaya respecto a las asociaciones del oeste. En caso de considerar únicamente los taxones cuyos rangos de distribución geográfica pudieron ser establecidos, La Coronilla posee un 15% más de taxones de aguas cálidas mientras que los otros valores se mantienen similares. Incluso a los bivalvos y gasterópodos extralimitales se suma en La Coronilla el quitón *Ischnochiton striolatus*, cuyo límite de distribución se encuentra en Santa Catarina y de varios taxones de briozoarios que hoy en día no alcanzan la costa uruguaya: *Watersipora subtorquata* y Tubuliporidae se encuentran hasta la costa del estado de San Pablo; las especies de *Schizoporella* alcanzan la costa de Paraná, *Biflustra denticulata* llega hasta Santa Catarina y *Lifuella gorgonensis* hasta Rio Grande do Sul (Vieira et al., 2008).

Por otro lado, además de poseer una mayor proporción de moluscos de aguas cálidas, la asociación de La Coronilla contiene casi un 28% de estos taxones que hoy en día viven en o al norte de Río de Janeiro, ausentes en las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú. Asimismo, el Puerto de Nueva Palmira incluye casi 17% de taxones al norte de Santa Catarina en las costas de Paraná y San Pablo, mientras que Zagarzazú sólo incluye taxones de Río Grande del Sur y Santa Catarina.

Estas diferencias podrían ser explicadas de diferentes maneras:

* que la fauna representada en La Coronilla haya vivido durante un lapso más cálido que las otras dos y por ende las asociaciones podrían no ser coetáneas. Esta posibilidad será discutida más adelante.

* que las asociaciones estuvieran sometidas a las mismas condiciones de temperatura, pero que la diferencia se explique por la incidencia de algún otro factor limitante como la salinidad o el sustrato. Como se mencionó anteriormente, existen ciertas diferencias en las condiciones de salinidad que pueden inferirse entre las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú por un lado y La Coronilla por otro. La influencia oceánica de La Coronilla se ve reflejada en su malacofauna, mientras que las otras asociaciones reflejan una salinidad si bien alta, probablemente no constante debido a la probable descarga de agua dulce desde el oeste. Quizá la presencia de *L. flava*, *M. constricta*, *Nassarius* aff. *N. vibex* y la mayor abundancia de *A. brasiliana* en las asociaciones del oeste reflejen en parte la tolerancia de estas especies a condiciones de salinidad más bajas que la normal marina.

Anteriormente fue establecido que es probable que el tipo de sustrato presente en el depósito de La Coronilla haya favorecido la importante diversidad de taxones en la asociación. De hecho buena parte de los taxones extralimitales presentes en este depósito son micromoluscos asociados a otros invertebrados (e.g. las especies de piramidélidos), los cuales deben haber encontrado un sustrato favorable para desarrollarse.

* diferencias tafonómicas y preservacionales entre los depósitos. Como se estableció anteriormente, existen diferencias tafonómicas importantes fundamentalmente entre los depósitos del Puerto de Nueva Palmira por un lado y Zagarzazú y La Coronilla por otro. En el depósito del Puerto de Nueva Palmira es notoria la incidencia de fragmentación, abrasión y transporte en las conchillas, mientras que en las otras dos asociaciones, estos agentes fueron menos importantes en la formación del depósito. Esto puede haber determinado que aunque las condiciones ambientales hayan sido favorables en el Puerto de Nueva Palmira, ciertos taxones habrían tenido baja probabilidad de preservarse. Particularmente, los micromoluscos hallados presentan una mala preservación y taxones con conchillas delgadas y frágiles que están presentes en Zagarzazú y/o La Coronilla o en alguna de estas asociaciones, no están presentes en el Puerto de Nueva Palmira (e.g. *Cooperella riosi*, *Kellia suborbicularis*, *Mysella*, *Abra* spp., *C. costata*, etc.). La escasa presencia de

microgasterópodos de aguas cálidas en la asociación de Zagarzazú puede deberse a la ausencia de sustratos biológicos adecuados en esta comunidad.

* la incidencia de todos estos factores. Es muy probable que varios de estos factores que diferencian a las tres asociaciones tengan algún grado de incidencia en la diferencia en la composición taxonómica y características de las asociaciones.

Moluscos extralimitales en asociaciones del Pleistoceno y del Holoceno

Como ha quedado establecido en esta tesis, las asociaciones del Pleistoceno contienen 45 taxones de moluscos de aguas cálidas que hoy en día no viven en la costa uruguaya. Estos corresponden a 20 bivalvos, 24 gasterópodos y 1 poliplacóforo. En las asociaciones holocenas analizadas por Martínez et al. (2006) y Rojas (2007) se registraron 7 taxones de aguas cálidas: *Marshallora nigrocincta*, *Cerithiopsis fusiformis* (re-identificado en esta tesis, originalmente como *C. greeni*), *Seila adamsii*, *Bulla occidentalis* (como *B. striata*), *Scapharca brasiliana*, *Chione subrostrata* (como *Nioche subrostrata*) y *Anomalocardia brasiliana*.

La cantidad de moluscos de aguas cálidas que vivieron en la costa uruguaya durante el Pleistoceno es muy superior a la que se ha hallado hasta el momento en el Holoceno. Como se mencionara anteriormente, los taxones pleistocenos se concentran en tres depósitos, mientras que los depósitos holocenos son bastante más abundantes y extendidos geográficamente. Probablemente el gran incremento en el número de taxones de aguas cálidas del Pleistoceno se deba al mayor esfuerzo de colecta y que mediante un esfuerzo de muestreo similar en los depósitos holocenos, se registre también un incremento similar. Pero aún teniendo en cuenta este factor, la diferencia es muy amplia, por lo que durante el Pleistoceno Tardío, la temperatura del agua en la costa uruguaya debió ser mayor que la registrada en el Holoceno, lo cual reafirma lo planteado por Rojas (2007).

c) *Asociaciones no análogas*

En las tres asociaciones pleistocenas se verifica que no todas las especies registradas solapan su rango de distribución hoy en día, lo cual implica la existencia de

migraciones o extinciones locales de los moluscos que las integran. Las migraciones de especies frecuentemente producen asociaciones fósiles sin análogos en la biota actual y por ello han sido llamadas *comunidades no análogas*. Aquellas en respuesta a cambios de temperatura han recibido el nombre de *asociaciones térmicamente anómalas* ("thermally anomalous assemblages") que son definidas como especies co-ocurrentes que habitan diferentes regímenes térmicos hoy en día (*e.g*. Valentine, 1955; Zinsmeister, 1974; Aguirre, 1993; Roy *et al*., 1995; Muhs et al., 2014a y b). En muchos estudios y para otras regiones se ha reconocido la presencia de taxones fósiles que no integran la fauna viviente del área costera estudiada, sino que se han desplazado en mayor o menor medida de ella (*e.g*. DeVries & Wells, 1990; Lutaenko, 1993; Roy *et al*., 1995). Estas son asociaciones geológicamente temporarias y pueden reflejar la tendencia de los ciclos climáticos (Valentine & Jablonski, 1993). Sin embargo, también es necesario tener en cuenta los efectos de la escala y velocidad del cambio climático y la posible existencia de mezcla temporal (*time averaging*), fenómeno tafonómico que puede producir asociaciones térmicamente anómalas artificiales por la incapacidad de resolver entre uno o varios eventos representados (Roy *et al*., 1996). Incluso, recientemente se ha postulado que para algunas faunas extensamente estudiadas, estas asociaciones han podido producirse por la mezcla de fósiles de diferentes terrazas (e.g. Muhs et al., 2014a para California). La existencia de comunidades no análogas también puede indicar la presencia de factores ambientales diferentes a los de hoy en día que de hecho permitieron la coexistencia de especies que actualmente no lo hacen.

Una diferencia importante entre las asociaciones de Uruguay y las tradicionalmente llamadas asociaciones térmicamente anómalas es que aquí no se verifica la coexistencia de especies extralimitales de aguas frías con las especies extralimitales de aguas cálidas. Por ende, esto implica que las asociaciones pleistocenas de Uruguay no se reflejan evidencias de eventos climáticos fríos, lo cual las diferencia de otras asociaciones mencionadas *supra* que sí contienen especies de regímenes térmicos opuestos.

Al momento de explicar la co-ocurrencia de taxones que hoy en día no solapan su rango de distribución en las asociaciones del Pleistoceno de Uruguay, sin duda el factor tafonómico debe ser tenido en cuenta. Es posible que exista una mezcla de taxones sometidos a levemente diferentes regímenes térmicos debido a que la tasa de sedimentación fuera más lenta que su reemplazo y sucesión. Por otro lado, debería

considerarse -especialmente en el depósito del Puerto de Nueva Palmira- la ocurrencia de erosión, retrabajamiento, redepositación y consecuentemente una mezcla de taxones que vivieran en diferentes momentos. Sin embargo, este fenómeno biogeográfico fue verificado en taxones obtenidos en muestras de un mismo nivel de acumulación e incluso dentro de una misma muestra en las tres asociaciones.

La importante presencia de moluscos extralimitales en las asociaciones apunta a que durante el Pleistoceno predominaban temperaturas más cálidas que la actual en la costa uruguaya. Aún con temperaturas más altas, especies de aguas templado-frías cuya distribución geográfica se desarrolla predominantemente hacia el sur de la costa uruguaya, estuvieron presentes y se preservaron junto a las anteriores. Esto podría indicar que estas especies, *Buccinanops globulosus*, *Barnea lamellosa*, *Bushia rushii* y *Siphonaria lessoni* son euritérmicas; tolerantes a cambios en la temperatura de las aguas, a diferencia de aquellas de aguas cálidas que cuando la temperatura del agua disminuyó, desaparecieron de la costa uruguaya. Cabe cuestionarse la razón por la cual los taxones templado-fríos no se encuentran hoy en día más al norte de la costa uruguaya siendo que en el Pleistoceno soportaron condiciones más cálidas que las actuales. Numerosos autores han establecido al Río de la Plata y Laguna de los Patos como importantes barreras biogeográficas actuales para varios taxones, pero especialmente en referencia a las condiciones de temperatura debidas a la zona de confluencia de las corrientes de Brasil y Malvinas (e.g., Dana, 1853; Ekman, 1953; Vannucci, 1964; Briggs, 1974; Palacio, 1982; Floeter & Soares-Gomes, 1999, entre otros). Sin embargo, escasos autores han mencionado explícitamente que sea la descarga de agua dulce y de sedimentos finos que proviene del sistema Río de La Plata-Laguna de los Patos sea el factor que representa una barrera biogeográfica. Entre ellos se encuentran Scarabino (1977), Martínez & Mooi, (2005) y Martínez (2008). Considerando que estos moluscos de aguas templadas y templado-frías pudieron vivir en condiciones de temperaturas más cálidas durante el Pleistoceno Tardío, el hecho de que actualmente no se encuentren más al norte de la costa uruguaya (o sur de Rio Grande do Sul) podría deberse a que no son capaces de sobrepasar la barrera que implica la menor salinidad en el entorno de la Laguna de los Patos. Asimismo, podría ocurrir que teniendo la potencialidad de vivir algo más al norte, sus larvas no puedan ser transportadas por la dinámica de las corrientes ya que es la Corriente cálida de Brasil

que se desplaza hacia el sur más cercana a la costa que la Corriente fría de Malvinas hacia el norte.

Un último aspecto a considerar relacionado con la temperatura es la tasa del cambio térmico y su posible efecto en la generación de asociaciones con especies que hoy no coexisten, o lo que Roy *et al*. (1996) denominaron *climatic time averaging* o promedio temporal climático. Si bien el nivel de resolución de los eventos climáticos durante el Cuaternario es mucho menor que algunos eventos climáticos rápidos actuales (como El Niño), se ha comprobado la ocurrencia en el pasado de oscilaciones rápidas del entorno de miles de años (*e.g*. Dansgaard *et al*., 1993; O'Brien *et al*., 1995). Estas pudieron haber dejado evidencias en la composición de las asociaciones malacológicas y podrían explicar la existencia de asociaciones fósiles anómalas. A diferencia de lo que ocurre en los depósitos pleistocenos del Pacífico, las especies de moluscos de aguas cálidas del Cuaternario de Uruguay no se desplazaron significativamente de sus provincias de origen ni incluyen formas de aguas termalmente opuestas. Esto podría indicar la preservación selectiva de las asociaciones en los períodos cálidos -esperable debido al aumento del nivel del mar-, una mayor duración o continuidad de estos períodos que aumentara su probabilidad de preservación, o la inexistencia de fluctuaciones extremas de temperaturas en estas latitudes. Incluso, al menos los depósitos de Zagarzazú y La Coronilla incluyen moluscos en posición de vida y sin evidencias de transporte, por lo que en estos casos se podría descartar una incidencia significativa de la mezcla temporal en la generación de las asociaciones termalmente anómalas.

El mecanismo que explica las mayores temperaturas en el Pleistoceno

La mayoría de los estudios que tratan de explicar cambios biogeográficos de especies en el ambiente marino invocan modificaciones más o menos intensas en los patrones de corrientes, fundamentalmente en áreas con interrelación de corrientes frías y cálidas (e.g., Muhs et al. 2002, entre otros). En el área de estudio, ubicada geográficamente en la zona de confluencia de las corrientes de Brasil y Malvinas (ver Capítulo II), los cambios que se pudieran haber producido en la intensidad de cualquiera de ellas o en su disposición latitudinal, debieron ser determinantes en la distribución geográfica de los organismos que aquí habitaban. La presencia de moluscos

extralimitales en los depósitos del Pleistoceno Tardío de Uruguay ha sido explicada por el alcance hasta latitudes mayores de una Corriente cálida de Brasil más intensa (Martínez et al., 2001; Rojas, 2007), lo cual parece plausible ya que las asociaciones de moluscos corresponden a los ambientes costeros donde esta corriente ejerce mayor influencia. Este mismo mecanismo ha sido propuesto para el hallazgo de especies que actualmente se han desplazado hacia el norte en asociaciones pleistocenas de Brasil (Lopes & Simone, 2012; Lopes et al., 2013) y recientemente de Argentina (Martínez et al., 2016); así como en asociaciones holocenas de Uruguay (Sprechmann, 1978; Martínez et al., 2006; Rojas, 2007) y Argentina en especial de la provincia de Buenos Aires (Aguirre, 1991, 1993; Aguirre & Farinati 2000; Aguirre et al., 2005). Estas evidencias indican entonces que en diferentes momentos del Cuaternario, el área de confluencia entre la Corriente de Brasil y la Corriente de Malvinas debió desplazarse hacia latitudes más altas, determinando la migración de fauna cálida hacia el sur en momentos cálidos y retracciones hacia el norte en intervalos más fríos.

13. EDAD DE LAS ASOCIACIONES PLEISTOCENAS

13.1. Dataciones numéricas

A continuación se presentan las edades obtenidas para las asociaciones pleistocenas mediante los diferentes métodos de datación utilizados.

Carbono 14 – AMS

En la tabla IV-34 se presentan las edades ^{14}C obtenidas por AMS para las 3 localidades pleistocenas. De acuerdo al laboratorio utilizado, las edades obtenidas son finitas, y todas ubican a las asociaciones en el Pleistoceno Tardío.

Tabla IV-34. Edades ^{14}C AMS obtenidas.

Localidad	Nº lab.	Muestra	Taxón	$d^{13}C$	F	^{14}C BP
Puerto Nueva Palmira	AA101333	PNP3A 6519	*Anomalocardia brasiliana*	-0.8	0,00043±0,0010	43800±1900
Zagarzazú	AA101334	ZS023953	*Anomalocardia brasiliana*	-0,1	0,0045±0,0010	43400±1800
La Coronilla	AA88349	LC3B	*Chione subrostrata*	1,3	0,0089±0,0013	38000±1200

Luminiscencia Ópticamente Estimulada (OSL)

En la tabla IV-35 se presentan los resultados de las dataciones por OSL obtenidas. Las muestras PNPLO3 y ZZZLO2 alcanzaron el límite de saturación, por lo que se obtuvieron edades mínimas. Todos los resultados ubican a las muestras en el Pleistoceno Tardío y son más antiguas que las edades obtenidas mediante el radiocarbono.

Tabla IV-35. Edades obtenidas por OSL.			
Localidad	**Nº lab.**	**Muestra**	**Edad OSL**
Puerto Nueva Palmira	UIC2632	PNPLO1	80,680 ± 5500
Puerto Nueva Palmira	UIC2827	PNPLO2	88650±5850
Puerto Nueva Palmira	UIC2824	PNPLO3	>69120
Zagarzazú	UIC2633	ZZZLO1	88,355 ± 7070
Zagarzazú	UIC2824	ZZZLO2	>75260

Uranio-Torio (U/Th)

La tabla IV-36 contiene los resultados de las dataciones por U/Th de especímenes de corales pertenecientes a la especie *Astrangia rathbuni* de La Coronilla y el Puerto de Nueva Palmira y sobre fragmentos de espículas de octocorales de Zagarzazú y La Coronilla.

Tabla IV-36. Edades obtenidas por U/Th.				
Localidad	**Nº lab.**	**Muestra**	**Taxón**	**Edad U/Th**
Puerto Nueva Palmira	PNP1A-U	PNP1A-U	*Astrangia rathbuni*	150,177±1694
Puerto Nueva Palmira	PNP4A-U	PNP4A-U	*Astrangia rathbuni*	150,840 ± 2711
Zagarzazú	Z7096	Z7096	Espícula octocoral	245,855 ±11568
Zagarzazú	Z7571	Z7571	Espícula octocoral	264,047 ± 8007
La Coronilla	LC01-1	LC01-1	*Astrangia rathbuni*	106,626 ± 1727
La Coronilla	LC01-2	LC01-2	*Astrangia rathbuni*	105,325 ± 959
La Coronilla	LC6199	LC6199	Espícula octocoral	Infinita
La Coronilla	LC6692	LC6692	Espícula octocoral	330,207 ± 8143
La Coronilla	LC7569	LC7569	Espícula octocoral	356,153 ± 17283
La Coronilla	LC7570	LC7570	Espícula octocoral	Infinita

Los ejemplares de *A. rathbuni* de La Coronilla muestran una muy buena preservación, mientras que los del Puerto de Nueva Palmira están algo fragmentados. Estas últimas muestras resultaron alteradas con un δ234U elevado, por lo que podrían ser más jóvenes. Todas las edades ubican a las muestras en el Pleistoceno Tardío y son más antiguas que las edades obtenidas por ^{14}C AMS y por OSL.

Las espículas de octocorales tanto de Zagarzazú como de La Coronilla estaban fragmentadas y en algunos casos, mostraban signos de alteración (disolución y pérdida de capa externa). De acuerdo a los comentarios del laboratorio, la alta cantidad de δ234U, 230Th y 232Th, las edades obtenidas no son confiables, siendo en general mucho más antiguas que las edades verdaderas. De hecho, dos de los resultados obtenidos para La Coronilla son edades infinitas.

13.2. Discusión

Varias líneas de evidencia deben tenerse en cuenta para asignar las asociaciones fosilíferas analizadas en esta tesis a un intervalo de tiempo particular dentro del Pleistoceno. Estas evidencias son: a) las edades numéricas obtenidas, b) el nivel del mar y la elevación de los depósitos con respecto al nivel de mar actual y c) las condiciones de temperatura inferidas a partir de los fósiles que integran estas asociaciones. Resultados parciales de esta tesis referidos a esta discusión sobre la edad de las asociaciones pleistocenas fueron publicadas en Rojas & Martínez (2016) (Anexo III).

a) *Edades numéricas obtenidas*

Todas las edades radiocarbónicas obtenidas previas a esta tesis se basaron en el método de datación estándar. Estas edades comentadas en el Capítulo I y reportadas por Martínez *et al*. (1997), Bracco & Ures (1998), Martínez et al. (2001) y Rojas (2007) quedan incluidas dentro del MIS 3, ya que se ubican entre los 29,500 y los 35,500 años AP. Sin embargo, dadas las afinidades de aguas cálidas de la fauna de moluscos hallada, Martínez et al. (2001) consideraron que los depósitos pleistocenos del Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla se depositaron durante el Último Interglacial (Subestadio Isotópico 5e), hace aproximadamente entre 130000 y 120000 años, debido a las mayores temperaturas reinantes en ese momento (Zubakov & Borzenkova, 1990; Murray-Wallace & Belperio, 1991). Rojas (2007), en base a los nuevos resultados en las localidades mencionadas y a los datos inferidos a partir de la asociación de Zagarzazú, reafirmó que las edades radiocarbónicas debían ser consideradas como edades mínimas y que las tres asociaciones pleistocenas eran más antiguas (MIS 5e). Refiriéndose a las

edades reportadas en Martínez et al. (2001) para el Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla, Tonni et al. (2010) sostuvieron que se trataba de edades finitas y estadísticamente distinguibles del límite de datación por ^{14}C. Por ello y basados únicamente en las edades (y sin tomar en cuenta la información paleoecológica brindada por las asociaciones de moluscos), consideraron que los depósitos del Pleistoceno marino uruguayo son representativos del intervalo final del MIS 3.

Las edades ^{14}C por AMS presentadas en esta tesis para las 3 asociaciones pleistocenas son algo más antiguas que las obtenidas previamente por el método estándar. Según el laboratorio de datación empleado (Arizona AMS Facility, University of Arizona) se trata de edades finitas. Por ende, al igual que con las dataciones por el método estándar, el rango de edades obtenido ubica a los depósitos en el MIS 3.

Si se incorporan las edades obtenidas por OSL para el Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú, se comprueba que estas son significativamente más antiguas que las obtenidas por radiocarbono, quedando incluidas dentro del intervalo del MIS 5a (entre 76 y 94 ka según Potter et al., 2004). Una muestra en cada depósito dio edades mínimas, siendo ambas más antiguas que aproximadamente 70.000 años AP. Para Zagarzazú se dispone entonces de una edad OSL de 88.355 ± 7070 y para el Puerto de Nueva Palmirauna de 88.650±5850 y otra de 80.680 ± 5500. El uso de OSL para la datación de depósitos costeros han demostrado ser un método de datación adecuado (e.g. Mallinson et al., 2008; Simms et al., 2009; Suguio et al., 2011; Lamothe, 2016) para indicar el tiempo ocurrido desde la última exposición de los granos de cuarzo a la luz del sol. Con una discrepancia similar entre los resultados obtenidos por radiocarbono, en base a OSL Simms et al. (2009) asignaron depósitos del noroeste del Golfo de México previamente datados radiocarbónicamente como MIS 3 al MIS 5a.

Las edades U/Th obtenidas son bastante más antiguas que las brindadas por el ^{14}C y a su vez por la datación mediante OSL. Las únicas edades U/Th de utilidad son las que se obtuvieron a partir del coral *A. rathbuni* en el Puerto de Nueva Palmira y especialmente en La Coronilla. Aquellas dataciones realizadas sobre espículas de octocorales provenientes de Zagarzazú y La Coronilla no resultan confiables ya que son mucho más antiguas que la edad verdadera del depósito. Las edades U/Th obtenidas en

el Puerto de Nueva Palmira representarían edades máximas ya que estarían alteradas con un δ234U elevado, por lo que deberían ser más jóvenes que aproximadamente 150.000 años AP. Aquellas obtenidas en La Coronilla y ubicadas en el entorno de 105.000 y 106.000 años AP se consideran más confiables y ubican al depósito en el MIS 5c (entre 100 y 114 ka, Potter et al., 2004). Lamentablemente, estas muestras no pueden ser ubicadas de manera precisa en el esquema de niveles utilizado en esta tesis, pero como se mencionó en el Capítulo III, presumiblemente estos corales provienen del equivalente al nivel C de esta tesis o incluso de un nivel superior. Teniendo estos comentarios en cuenta, es probable que los niveles analizados en este trabajo sean más antiguos que la edad obtenida por U/Th.

Como se comprueba de lo expuesto, las edades numéricas obtenidas en los depósitos mediante cuatro métodos de datación diferentes no son coincidentes.

b) *Nivel del mar y altura de los depósitos*

Para el Pleistoceno Tardío, un nivel del mar por encima de la posición actual ha sido ampliamente documentado para el MIS 5e. Globalmente, el nivel del mar ha sido ubicado entre 0 y +9 m en relación al nivel actual (e.g. Kopp et al., 2009; Thompson et al, 2011; O'Leary et al., 2013; Murray-Wallace & Woodroffe, 2014). Generalmente los estudios basados en corales identifican dos picos del nivel del mar (McCulloch & Essat, 2000; Kopp et al., 2009; Thompson et al., 2011), mientras que análisis de testigos en mar profundo y en hielo identifican uno solo (Shackleton, 1987; Masson-Delmotte et al., 2010). Los depósitos costeros de este subestadio isotópico generalmente se ubican a varios metros por encima del nivel del mar actual, dependiendo de la situación tectónica, representando un aumento de hasta 9 m sobre el nivel del mar actual (e.g. Stirling et al., 1998; McCulloch & Esat 2000; Shackleton, 2000; Murray-Wallace, 2002; Waelbroeck et al., 2002; Hearty et al., 2007; Schellmann & Radtke 2004; Siddall et al., 2007; Alley et al., 2010; Muhs et al. 2011; Dutton & Lambeck 2012; Lambeck et al., 2012; Carboni et al., 2014; Pappalardo et al., 2015). Otros, ubican (Muhs et al., 2014) la posición del nivel del mar a +12 m. En Patagonia, Rostami et al. (2000) refieren los depósitos del MIS 5e a unos 16-17 m de altura por lo que infieren la existencia de levantamiento tectónico.

Respecto a los subestadios isotópicos MIS 5a y MIS 5c, existe considerable controversia sobre la posición del nivel del mar relativo al actual. Los isótopos marinos de oxígeno indican que luego del Último Interglacial (a los aproximadamente 105.000 años AP) el nivel del mar eustático descendió durante el MIS 5d y se elevó en el MIS 5c a aproximadamente -10 m respecto al nivel actual. En el MIS 5b siguió un descenso y un nuevo ascenso durante el interestadial MIS 5a (a los 82.000 años AP) entre -15 a -20m (e.g. Murray-Wallace & Woodroffe, 2014). Sin embargo, tanto para el MIS 5c como MIS 5a en algunas regiones tectónicamente estables (Planicie Atlántica Costera de EEUU, Bermuda, Mediterráneo), las estimaciones de la altura del nivel del mar son similares a las del Último Interglacial (ver Murray-Wallace & Woodroffe, 2014).

Las estimaciones para la elevación del nivel del mar eustático para el MIS 5a varían en la literatura aproximadamente entre +3 (o incluso +6 y +10) a -30 m en relación al nivel del mar actual (Cronin et al., 1981; Hails et al., 1984b; Vacher & Hearty, 1989; Ludwig et al., 1996; Muhs et al., 2002; Potter & Lambeck 2003; Potter et al., 2004; Schellmann et al., 2004; Wehmiller et al., 2004; Dumas et al., 2006; Coyne et al., 2007; Simms et al., 2009; Dorale et al., 2010; Muhs et al., 2012; Abad et al., 2013; Medina-Elizalde, 2013; Murray-Wallace & Woodroffe, 2014; Lamothe, 2016). La elevación de los depósitos del MIS 5a es muy variable dependiendo de los sitios estudiados y de su contexto tectónico (ver Coyne et al., 2007). A pesar de que generalmente se trata de depósitos sumergidos, algunos autores reportan yacimientos del MIS 5a a alturas bajas sobre el nivel del mar (Ludwig et al., 1996; Muhs et al., 2002; Potter et al., 2004; Wehmiller et al., 2004).

Del mismo modo que para el MIS 5a, el nivel del mar durante el MIS 5c ha sido ubicado en diferentes regiones por encima del nivel actual (entre +2 hasta +10 a los 94,000 años AP por Cronin et al., 1981; entre +2 m y +6 m hacia los 100,000 años AP por Muhs et al., 2012) a -8 m (Hails et al., 1984a y b; Dumas et al., 2006) entre -13 y -25 m (Schellmann et al., 2004) a -20 m (Cann & Murray-Wallace, 2012) y a -14 m (Blackmore et al., 2014) en Australia. Los depósitos del MIS 5c pueden estar sumergidos o aflorando en superficie. Una hipótesis manejada para explicar un nivel del mar cercano o por encima del actual para los subestadios MIS 5c y MIS 5a en localidades como Bermuda, Planicie Costera Atlántica de EEUU, California, Japón y las Bahamas está relacionada con la ubicación geográfica de estas regiones en una posición intermedia (*intermediate-field*) con respecto a las capas de hielo de alta latitud

del hemisferio norte. Estas localidades están cercanas a los límites del manto de hielo Laurentino y pueden haber experimentado un ajuste isostático post-glacial que elevó los depósitos marinos de 105 ka y 80 ka a posiciones por encima del nivel del mar actual (ver Muhs et al., 2002).

Existe consenso en que el nivel del mar durante el interestadial MIS 3 se ubicaba bien por debajo de la posición actual, con estimaciones entre aproximadamente -80 a -20 m (Yokoyama et al., 2001; Murray-Wallace, 2002; Siddall et al., 2003, 2008; Murray-Wallace & Woodroffe, 2014). La elevación de los depósitos del MIS 3 en el mundo es variable; en su mayoría se encuentran por debajo del nivel del mar actual, aunque en algún caso han sido reportados hasta 8 m por encima del nivel del mar debido a fenómenos glacioisostáticos (e.g. Hodgson et al., 2009). Similarmente, depósitos estuarinos emergidos atribuidos al MIS 3 han sido reconocidos en Carolina del Norte pero han sido explicados mediante fenómenos de levantamiento y subsidencia de origen glacio-isostático (e.g. Parham et al., 2007; Scott et al., 2010; De Jong et al., 2015). Para la costa argentina Guilderson et al. (2000) descartaron que el nivel del mar estuviera próximo al nivel actual e Isla & Schnack (2016) indican que estos pueden ser encontrados en el centro de la plataforma continental argentina por debajo de los 50 m.

Considerando el escenario del nivel del mar a lo largo del Pleistoceno Tardío y tomando en cuenta que los yacimientos analizados en esta tesis se consideran en principio en un área tectónicamente estable (ver más adelante), es probable que las asociaciones pleistocenas de Uruguay se hayan depositado durante un estadío del nivel del mar más alto que el presente, como el inferido para el MIS 5 y no durante el MIS 3.

Considerando la elevación de los depósitos uruguayos, Zagarzazú y La Coronilla se ubican a 0,5-1 m por encima del nivel del mar, mientras que el Puerto de Nueva Palmira se ubica aproximadamente entre 12-13 m de elevación (Martínez et al., 2001; Rojas, 2007; esta tesis). Estas diferencias de altura son importantes, por lo que es necesario explicarlas, especialmente considerando que los depósitos del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú se encuentran solamente a unos 12 km de distancia.

- Profundidad de depositación. La tafonomía de los fósiles y los indicadores biológicos sugieren que la asociación de Zagarzazú fue depositada en aguas someras protegidas de las olas y probablemente cercana a la costa dada la presencia de la asociación de *Thalassinoides*-*Ophiomorpha* (Verde, 2003a). La asociación del Puerto

de Nueva Palmira refleja la depositación durante eventos de alta energía que podrían representar la acumulación en el *foreshore* más proximal. Por ende, la tabla de agua pudo haber sido más importante en el contexto depositacional de Zagarzazú y menor en el Puerto de Nueva Palmira, explicando en parte la diferencia de altura de los dos depósitos. Como en Zagarzazú, para la asociación de La Coronilla también se infiere una depositación en un ambiente somero protegido de olas, por lo que la línea de costa en ese momento debió situarse hacia el continente, posiblemente reduciendo la diferencia de elevación entre los depósitos. Aún considerando la profundidad de depositación, la asociación del Puerto de Nueva Palmira se ubica a una importante altura.

- Neotectónica. A pesar de que no existe ninguna publicación en la que se haga referencia a la existencia de neotectónica en la costa uruguaya (aunque sí para la región norte del país, de Santa Ana & Veroslavsky, 2002), Martínez et al. (2001) consideraron probable que este fenómeno hubiera resultado en un levantamiento local del depósito del Puerto de Nueva Palmira. Esta posibilidad fue considerada por Martínez et al. (2001) cuando los únicos depósitos pleistocenos conocidos eran los del Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla. Actualmente se agrega el depósito de Zagarzazú, mucho más próximo al primero y que implica una reconsideración de este proceso. La estratigrafía y topografía de la zona costera de los alrededores de Carmelo a Nueva Palmira incluyen a las formaciones Fray Bentos (Oligoceno), Camacho (Mioceno) y depósitos marinos pleistocenos (esta tesis) y holocenos. Las secciones estratigráficas de las localidades de Barranca de los Loros y Punta Gorda disponibles en Martínez (1994) tienen algunas implicancias para la consideración de la existencia de neotectónica en la zona. De sur a norte los afloramientos analizados son Zagarzazú (con la asociación pleistocena sobre la playa), Punta Gorda (con la Formación Fray Bentos aflorando hasta 1 m de altura y Formación Camacho hasta 18 m de altura), Barranca de los Loros (con la Formación Fray Bentos aflorando hasta los 10 m de altura y Formación Camacho hasta 18 m de altura) y Puerto de Nueva Palmira (con la Formación Fray Bentos visible 1 m a unos 11 m de altura y por encima el depósito pleistoceno analizado en esta tesis). Adicionalmente, Sprechmann (1978) analizó el pozo Carmelo Nº245/1 donde litologías de la Formación Fray Bentos se hallan entre 19 m y 37 m de profundidad. Los perfiles estratigráficos en Martínez (1994) muestran que el contacto entre la Fm. Fray Bentos y la Formación Camacho se ubica a una cota de 1 m en Punta Gorda y a 10 m en Barranca

de los Loros, separadas ambas localidades por una distancia de unos 4 km por la costa. Es importante notar que la sucesión litológica y el arreglo de facies de los estratos de la Formación Camacho se mantiene, lo que cambiaría si las diferentes alturas respondieran a una diferente profundidad del agua. Hacia el norte, en el Puerto de Nueva Palmira, el contacto de la Formación Fray Bentos es con el depósito pleistoceno aquí estudiado. Si bien la diferencia de alturas -que no sólo involucra a los depósitos pleistocenos aquí analizados sino también a unidades más antiguas- podría explicarse por la topografía del paleorelieve o por procesos erosivos, debería en el futuro ser analizada en profundidad la existencia de neotectónica en la zona.

- Depositación en diferentes escenarios de nivel del mar. Otra posibilidad para contemplar es que los depósitos pleistocenos de Uruguay tengan edades diferentes, como lo sugerido por algunas de las edades numéricas obtenidas. Esto tendría como consecuencia que se hubieran depositado en diferentes posiciones del nivel del mar tal como ha sido planteado para los diferentes subestadios del MIS 5. En este sentido, la asociación del Puerto de Nueva Palmira pudo haberse depositado durante el MIS 5e, con una altura del nivel del mar más elevada, mientras que Zagarzazú y La Coronilla pudieron ser originadas en un intervalo con el nivel del mar algo más bajo. Teniendo en cuenta las edades numéricas obtenidas para ambas, Zagarzazú pudo depositarse durante el MIS 5a y La Coronilla durante el MIS 5c.

c) *Paleotemperaturas inferidas a partir de las asociaciones de moluscos*

Otra línea de evidencias que debe ser considerada a la hora de inferir la edad más probable de las asociaciones fosilíferas del Pleistoceno Tardío de Uruguay es la información paleoambiental (paleotemperaturas) inferida a partir de la fauna. Como se discutiera antes, las asociaciones pleistocenas incluyen 45 especies de aguas cálidas que hoy en día no viven en la costa uruguaya. Estos moluscos representan más del 34% de los taxones registrados, transformándose en una señal ambiental muy fuerte. La presencia de estas especies así como las inferencias térmicas globales para cada asociación apuntan a la existencia de temperaturas más altas que la actual en la costa uruguaya. Un tercio de estos moluscos de aguas cálidas tiene su límite austral de distribución en Santa Catarina, otro en Rio Grande do Sul y el restante al norte de Santa Catarina, con la mayoría ubicado en Río de Janeiro. Esto permite inferir que el régimen

de temperatura de la costa uruguaya, cuando estas asociaciones vivían, pudo ser similar a las condiciones actuales de la costa brasileña en el entorno de Santa Catarina o aún algo más al norte.

Considerando el intervalo del Pleistoceno Tardío, el único momento durante el cual se infieren temperaturas similares o más altas que las del presente a nivel global es el MIS 5e. Otto-Bliesner et al. (2006) modelan temperaturas de entre 2 ºC y 4 ºC más para gran parte del Ártico. Masson-Delmotte et al. (2006) sugieren hasta 5 ºC más que en la actualidad para Groenlandia. Kopp et al. (2009) estiman un calentamiento de 2 ºC para ambos polos y con menor cantidad de hielo que en la actualidad. Para la Cuenca Santa Barbara, Herbert et al. (1995) obtienen 4 ºC más de temperatura en base al estudio de alquenonas. Miller et al. (2013) estiman para la región del Ártico, una temperatura 5 ºC mayor que en la actualidad en base a la recopilación de diferentes fuentes de información.

Tomando en cuenta datos del hemisferio sur, se reconstruyen temperaturas de aproximadamente entre +2, +3, +4 y +5ºC por encima de la actual en base a perforaciones en hielo de la Antártida (Petit et al. 1999; EPICA 2006, Masson-Delmotte, 2006; Jouzel et al. 2007; Sime et al., 2008, 2009). Bianchi & Gersonde (2002) así como Cortese & Abelmann (2002) infirieron temperaturas de +2 a +3ºC por encima de la actual basándose en diatomeas y radiolarios de sedimentos marinos del sector Atlántico del Océano Austral. Pahnke & Sachs (2006) registran temperaturas 3,5ºC más altas que para el Holoceno temprano en base a alquenonas de pozos marinos del este del Océano Atlántico Sur y de 2,4ºC más en testigos al este de Nueva Zelanda. Incluso, una base de datos global de hielo y secuencias marinas y terrestres sugieren que las temperaturas globales estaban un promedio de 1,5ºC por encima de hoy en día, mostrando un fuerte gradiente de temperaturas, con el mayor calentamiento en latitudes más altas (Turney & Jones 2010).

Las asociaciones fosilíferas consideradas dentro del MIS 5e a nivel mundial registran comúnmente especies de aguas cálidas extralimitales por fuera de su rango de distribución actual. Este es el caso para islas del Pacífico y Atlántico occidental y oriental como Hawai, Bermuda, Azores, Canarias, así como también alrededor de Norteamérica y Groenlandia (ver Meco et al., 2002; Muhs et al. 2002, 2014a, b; Ávila et al., 2009, 2015), para asociaciones en islas y costas del Mediterráneo e islas del Atlántico oriental (e.g. Hillaire-Marcel et al., 1986; Zazo et al., 2003; Garilli, 2011;

Zazo et al., 2013; Montesinos et al., 2014) y Australasia (McCulloch & Essat, 2000; Murray-Wallace et al., 2000). La mayoría de las publicaciones que consideran cambios de rangos geográficos de especies marinas, invocan corrientes frías más débiles y corrientes cálidas más potentes para explicar los cambios biogeográficos de taxones de aguas cálidas durante el MIS 5e (e.g. Muhs et al., 2002, 2012; Ávila et al., 2015) o el establecimiento de corrientes temporarias en ciertas regiones luego de los eventos glaciales (Ávila et al., 2009). Como se mencionó anteriormente, una Corriente cálida de Brasil desplazada hacia el sur, ha sido considerada para explicar la presencia de los moluscos extralimitales de los depósitos del Pleistoceno Tardío de Uruguay (Martínez et al., 2001; Rojas, 2007; esta tesis). Asimismo, igual mecanismo ha sido propuesto para explicar la presencia de especies extralimitales en asociaciones holocenas argentinas, especialmente de la Provincia de Buenos Aires (Aguirre, 1991, 1993; Aguirre & Farinati, 2000; Aguirre et al., 2005).

En conclusión, la información paleoambiental y paleobiogeográfica derivada de las asociaciones malacológicas del Pleistoceno Tardío de Uruguay es coherente con el escenario ambiental reconstruido para el MIS 5e. La composición global de las tres asociaciones indicaría temperaturas más cálidas que la actual debido a la alta proporción de taxones de origen tropical-subtropical y la casi ausencia de taxones de aguas frías. Asimismo, la importante representación de taxones extralimitales de distribución en aguas más cálidas, asemeja las asociaciones de Uruguay con aquellas reportadas en otros lugares del mundo y que contienen especies que presentan el mismo fenómeno biogeográfico.

Sin embargo, como se mencionó anteriormente, existe una diferencia en la proporción de especies de aguas cálidas halladas en La Coronilla y en las otras dos asociaciones. Mientras que en La Coronilla se registran 41 especies de aguas cálidas (35%), en el Puerto de Nueva Palmira se registran 12 y en Zagarzazú 8, representando un 22% del total. Asimismo, la asociación de La Coronilla es la única que contiene especies de aguas cálidas cuyo límite de distribución actual se encuentra en Rio de Janeiro e incluso más al norte (casi 30%). Si bien esta diferencia podría ser explicada (al menos en parte) por procesos tafonómicos que afectaran el potencial de preservación de la fauna, por las levemente diferentes condiciones de salinidad a la que pueden haber estado sometidas las asociaciones del este (condiciones marinas) y el oeste (condiciones marinas con momentos de menor salinidad), es necesario considerar que las

asociaciones pueden no haber sido coetáneas. Esta hipótesis también tendría un grado de sustento en las edades numéricas disponibles a través de OSL y U/Th, las cuales implican condiciones ambientales diferentes.

Globalmente se han reportado muchos menos depósitos costeros equivalentes del MIS 5c y MIS 5a, además de que como se mencionó en la sección anterior, referente al nivel del mar, existen evidencias contradictorias respecto a la posición del nivel del mar, pero también respecto a los regímenes de temperaturas durante estos subestadios en relación a las condiciones actuales. Por ejemplo, Muhs et al. (2012) analizaron la fauna de moluscos de diferentes terrazas pleistocenas de la Isla de San Nicolás, California. Aquellas correspondientes al MIS 5c (100 ka) y MIS 5a (80 ka) correspondieron a malacofaunas más frías que la actual por la presencia de especies que actualmente viven hacia el norte de la posición geográfica estudiada. Resultados similares se obtienen en base a foraminíferos y análisis polínico de la misma región (Kennet & Venz, 1995; Heusser, 2000). Sin embargo, la reconstrucción de temperaturas analizando alquenonas, determina que estos subestadios representan períodos relativamente cálidos (Herbert et al., 1995, 2001). Además, omo se mencionó anteriormente, en otras regiones tectónicamente estables del Hemisferio Norte, estudios sugieren que el nivel del mar durante el MIS 5a se ubicaba por encima del nivel del mar actual y que los regímenes térmicos eran similares a las condiciones actuales debido al deshielo (e.g., Ludwig et al., 1996; Muhs et al., 2002; Dorale et al., 2010). Algunos trabajos sobre polen y diatomeas de Baffin Island en Canadá muestran que el clima era más cálido hace 80 ka que en el Holoceno, implicando la casi completa deglaciación del manto de hielo Laurentino (Miller et al., 1999). De manera similar, Nørgaard-Pedersen et al. (2007) y Polyak et al. (2010), en base a la presencia de foraminíferos sub-polares en el Océano Ártico central, infieren condiciones relativamente cálidas y libres de hielo para el MIS 5a (aproximadamente a los 75 ka). Zazo et al. (2003) reconocen niveles posiblemente asignables al MIS 5c y MIS 5a en la costa mediterránea de España y Mallorca (también en Zazo et al., 2013) en las cuales la fauna cálida Senegalesa hallada en los niveles MIS 5e desaparecen. Sin embargo, Garilli (2011) reporta especies de aguas cálidas en el este del Mediterráneo durante el MIS 5a a los 80,5 ka y que condiciones más cálidas que la actual persistieron en esta área desde el MIS 5e. Por su parte, Zhao et al. (2006) en base al análisis de alquenonas en un testigo del sur del Mar de China determinaron que la temperatura durante el MIS 5c y MIS 5a se hallaba levemente por debajo de la actual.

Las referencias del Hemisferio Sur son muy escasas (e.g. Lang & Wolff, 2011), en especial considerando estos interestadiales. Tomando en cuenta datos de temperatura provenientes de Tasmania y Nueva Zelanda basados en polen e insectos, los resultados son contradictorios (Burge & Shulmeister, 2007; Fletcher & Thomas, 2010). Por otra parte, Cortese & Abelmann (2002) infirieron temperaturas de casi +2ºC por encima de la actual en base al estudio de diatomeas y radiolarios de sedimentos marinos del sector Atlántico del Océano Austral.

Existen entonces muy escasos registros de asociaciones fosilíferas similares a las reportadas en esta tesis que hayan sido asignadas a los subestadios isotópicos MIS 5c y/o MIS 5a (Garilli, 2011; Muhs et al., 2012) y ambos análisis obtienen resultados diferentes en cuanto a las inferencias de temperatura. Aquellas de la costa de California (Muhs et al., 2012) indican temperaturas más frías mientras que las del este del Mediterráneo (Garilli, 2011) muestran temperaturas más cálidas para el MIS 5a. Tal como ocurre con estos indicadores, otros (como polen, insectos, alquenonas) y de diferentes regiones, especialmente del Hemisferio Norte, también proveen resultados contradictorios.

13.3. La edad de las asociaciones pleistocenas de Uruguay: escenarios posibles

De acuerdo a las diferentes líneas de evidencia discutidas, se pueden considerar diferentes hipótesis respecto a la edad de las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira, Zagarzazú y La Coronilla.

a) *Las tres asociaciones se depositaron durante el MIS 5e.*

* El argumento más fuerte a favor de esta hipótesis es que la alta proporción de taxones tropicales-subtropicales y en particular la presencia en las tres asociaciones, de moluscos extralimitales, indican temperaturas más cálidas que la actual, tal como ha sido reconstruido para el MIS 5e a partir de numerosos indicadores y modelos climáticos provenientes de diferentes regiones del mundo.

* La elevación sobre el nivel del mar de los depósitos de Uruguay está comprendida dentro del rango de elevación de este tipo de depósitos en otras partes del mundo, particularmente en márgenes tectónicamente pasivos. Sin embargo, es posible que el depósito del Puerto de Nueva Palmira (y el área circundante) evidencie algún grado de levantamiento debido a neotectónica.

* Las diferencias entre las asociaciones del oeste y La Coronilla en la proporción de moluscos de aguas cálidas y de sus límites biogeográficos se explican por alguno de los factores tafonómicos o ecológicos (sustrato, salinidad) y no porque las asociaciones se hayan depositado bajo diferentes regímenes de temperatura.

* Ninguna de las edades numéricas obtenidas (^{14}C estándar y AMS, OSL, U/Th) reflejan la verdadera edad de las asociaciones. Las edades U/Th de 105-106 ka obtenidas en La Coronilla podrían provenir de algún nivel superior respecto a los analizados en esta tesis.

b) *La asociación de La Coronilla se depositó en el MIS 5e y el Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú durante el MIS 5a.*

* Como en el caso anterior se considera el carácter cálido de la fauna y las diferencias en la representatividad de los moluscos extralimitales así como en sus límites biogeográficos entre la asociación de La Coronilla y las del oeste del país. En este caso, la asociación de La Coronilla refleja un momento indudablemente más cálido que el actual del Pleistoceno Tardío, mientras que las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú se depositaron en un momento más cálido que el actual pero menos cálido que el MIS 5e.

* Esta hipótesis obliga a asumir que las edades U/Th no reflejan la verdadera edad de la asociación de La Coronilla, que sería en realidad más antigua, y que las edades OSL del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú son correctas.

* Del mismo modo, de aceptarse esta hipótesis, las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y de Zagarzazú se adicionarían a aquellos antecedentes que indican que el interestadial MIS 5a fue un período más cálido que el actual.

* Respecto a la elevación de los depósitos por encima del nivel del mar actual, Zagarzazú estaría dentro de los márgenes de elevación considerados para márgenes pasivos y alejados de la influencia de los glaciares. Sin embargo, la elevación del Puerto de Nueva Palmira podría tratarse como anormalmente alta y explicarse como resultado de actividad neotectónica.

c) *La asociación de La Coronilla se depositó en el MIS 5c y el Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú en el MIS 5a.*

* Esta hipótesis es similar a la anterior, pero en este caso se considerarían válidas también las edades numéricas obtenidas por U/Th para La Coronilla.

* También implicaría que MIS 5c representado por la asociación de La Coronilla fue un período más cálido que el actual y que el MIS 5a, dada la diferencia de representatividad de moluscos de aguas cálidas entre las asociaciones.

Considerando las tres hipótesis y las evidencias disponibles, la señal climática brindada por las asociaciones es fuerte e inequívoca en tanto refleja temperaturas más cálidas que la actual. Este carácter cálido de la malacofauna y de otros componentes de las asociaciones (briozoarios) es completamente compatible con el escenario climático reconstruido para el MIS 5e, por tanto esta sería la hipótesis más probable. Esto prácticamente obliga a relativizar las edades numéricas obtenidas, aunque las de 105-106 ka obtenidas por U/Th sobre *A. ratbhuni* en La Coronilla, podrían representar la edad mínima del tope del depósito y por ende, los niveles analizados en esta tesis ser algo más antiguos. Sin embargo, si se tuvieran en consideración las diferencias halladas respecto a la proporción y distribución geográfica actual de los moluscos extralimitales, representados en las asociaciones del oeste y La Coronilla, así como las edades OSL obtenidas, debiera considerarse la posibilidad de que las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú representen depósitos formados luego del pico más cálido del MIS 5e, durante el interestadial MIS 5a. De aceptarse esta alternativa, debería considerarse un nuevo escenario para este interestadial en la costa atlántica de América del Sur, con un nivel del mar al mismo nivel o por encima del nivel actual y temperatura más cálida que la actual tal como se ha propuesto en otras partes del mundo.

14. CORRELACIONES

14.1. Con depósitos continentales de Uruguay

La asociación fosilífera de faunas continentales que mayor cercanía en el tiempo presenta con las asociaciones objeto de estudio de esta tesis es la contenida en la Formación Sopas (Pleistoceno Tardío), unidad que aflora en el norte de Uruguay, en los departamentos de Artigas, Salto, Tacuarembó y Paysandú (e.g. Ubilla, 2004; Ubilla et al., 2004; Martínez & Ubilla, 2004; Ubilla & Martínez, 2016; Ubilla et al., 2016). En esta unidad continental se han hallado taxones de mamíferos que hoy en día viven en la región Neotropical y estarían indicando condiciones más cálidas y húmedas, lo cual asociado a los resultados de dataciones radiocarbónicas y por TL/OSL disponibles en ese momento, según Ubilla (2004) sustentarían una correlación de estos depósitos con el Estadio Isotópico 3 y/o 5e. Recientemente, numerosas edades radiocarbónicas (AMS) y por OSL tienden a ubicar a los depósitos de la Formación Sopas en el MIS 3 (ver Ubilla & Martínez, 2016; Ubilla et al., 2016). La ocurrencia de taxones que sugieren temperaturas tropicales a templadas (tapires, coendúes, nutria, carpincho, lobitos de río, algunos pecaríes, ocelotes y rata de agua), algunos de ellos ausentes de las comunidades actuales de mamíferos del territorio uruguayo es explicada por Ubilla et al. (2016) según dos hipótesis. Una de ellas implica el reemplazo faunístico de taxones característicos de diferentes ambientes y regímenes climáticos debido a las oscilaciones mileniales características del MIS 3, aunque como se mencionó anteriormente, para este interestadial se han postulado condiciones climáticas globales más frías que las actuales y que las del último interglacial. La otra hipótesis sugiere que los mamíferos asociados a condiciones más cálidas pueden haberse establecido antes, durante el MIS 5 y haber sobrevivido hasta el MIS 3 en contextos ambientales favorables.

Rojas (2007) planteó que si bien hasta ese momento no se había intentado una correlación entre los depósitos del Pleistoceno marino y continental, la inferencia de mayores temperaturas y los resultados geocronológicos de ambos, podían indicar que al menos parte de estos depósitos podían enmarcarse en un mismo evento climático. Sin embargo, como se ha visto en párrafos anteriores, los avances obtenidos en unos y otros depósitos respecto a la geocronología y composición faunística hacen menos plausible que sean contemporáneos.

14.2. Con asociaciones marinas de la región

14.2.1. Brasil

Las referencias al estudio de moluscos contenidos en sedimentos cuaternarios brasileños ubicados cercanos a nuestra costa (en los estados de Santa Catarina y Rio Grande do Sul), datan de la década de 1960 y fundamentalmente de 1970 (*e.g.* Forti, 1969, 1974; Bombín, 1971; Closs & Forti, 1971). Las asociaciones halladas fueron correlacionadas con los depósitos de Uruguay y en menor grado con Argentina, atendiendo a la similitud de los taxones presentes, aunque no se disponía de edades numéricas. De acuerdo a la clasificación de las especies según las provincias malacológicas del Atlántico, estos autores infirieron mayores temperaturas para el Cuaternario del sur de Brasil por la dominancia en los depósitos de moluscos de afinidades tropicales y subtropicales. Los moluscos de aguas cálidas que fueron hallados en los depósitos uruguayos y reportados por los mencionados investigadores brasileños son *A. brasiliana* y *B. striata*. Más recientemente, Lopes & Simone (2012) y Lopes et al. (2013, 2014a, 2014b) analizaron el contenido malacológico de varios depósitos del Arroyo Chuy en la planicie costera de Rio Grande do Sul, correspondiendo algunos de ellos con los analizados por Closs & Forti (1971). Uno de estos depósitos fue datado mediante ESR en moluscos, brindando una edad entre los 235 – 238 mil años, por lo que los autores asignan este depósito al MIS 7e del Pleistoceno Medio. La fauna de moluscos comparte numerosos taxones con las asociaciones pleistocenas y holocenas de Uruguay. También incluye al igual que esta, varias especies que viven al norte de Rio Grande do Sul, como *Chione cancellata*, *Arcinella brasiliana*, *Anomalocardia brasiliana*, *Lirophora paphia* (como *Chione paphia*) y *Scapharca brasiliana* (como *Anadara brasiliana*), por lo que estos autores consideran la existencia de mayores temperaturas para el intervalo considerado. Las tres últimas especies de aguas cálidas mencionadas por Lopes et al. (2013, 2014 a y b) son compartidas con la asociación de La Coronilla. Incluso, el ejemplar asignado a *C. cancellata* en Lopes et al. (2013) es similar a los materiales que en esta tesis son determinados como *C. subrostrata*.

En resumen, los depósitos pleistocenos brasileños con malacofauna más cercanos a los de Uruguay han sido recientemente considerados como originados durante el MIS 7e. Para dilucidar estas cuestiones, resultaría fundamental contar con dataciones radiocarbónicas sobre estos moluscos para descartar una edad holocena o pleistocena

tardía de estos depósitos, particularmente teniendo en cuenta la metodolgía (ESR) aplicada sobre moluscos, que es actualmente muy cuestionada.

De acuerdo a lo anterior, sería esperable la existencia de depósitos equivalentes a los analizados en esta tesis en territorio brasileño y que éstos al menos contuvieran las mismas especies de moluscos de afinidades cálidas hallados en las asociaciones de Uruguay.

14.2.2. Argentina

Los depósitos del Pleistoceno argentino se extienden desde Entre Ríos y Provincia de Buenos Aires hasta Tierra del Fuego, mostrando una mayor expresión en Patagonia (Aguirre & Farinati 2000). Las asociaciones del norte, contienen en general menos fósiles, con un mayor grado de abrasión, fragmentación y disolución y presentan menor diversidad faunística que las asociaciones holocenas de la misma región (Aguirre & Farinati, 2000; Aguirre & Fucks, 2004; Fucks et al., 2005). Por ello, autores como Aguirre & Whatley (1995) sostuvieron que dichos depósitos fueron poco estudiados debido a la frecuente cementación que presentan las conchillas.

La riqueza de especies reportada en diferentes depósitos pleistocenos es en general inferior a la de los depósitos de Uruguay y va desde escasas especies a aproximadamente una treintena (e.g. Aguirre 2003; Aguirre et al 2006; Gordillo et al., 2013; Charó et al., 2015; Martínez et al., 2016).

Para los depósitos pleistocenos del litoral bonaerense se ha asumido una depositación durante el Último Interglacial, en condiciones cálidas y húmedas (Aguirre, 1992). De hecho, en algunas de las asociaciones pleistocenas del sur de Entre Ríos y costa bonaerense (e.g. Magdalena y alrededores de Bahía Blanca) se registraron especies de aguas más cálidas que las que viven en la costa adyacente, por ejemplo *Urosalpinx rushii*, *Stramonita haemastoma*, *Anomalocardia brasiliana* y *Crassostrea rhizophorae* (Aguirre & Fucks, 2004). Sin embargo, el resto de las asociaciones de moluscos indicarían temperaturas algo menores a la actual (Aguirre & Whatley, 1995; Fucks et al., 2005), por lo que la tradicional correlación de estos depósitos con el Subestadio Isotópico 5e no es clara. Aguirre & Whatley (1995) no descartaron a este respecto la posibilidad del registro de un interestadial entre los 34-27 mil años, hipótesis

posteriormente rechazada (e.g. Schellmann & Radtke, 1997; Isla et al., 2000; Grün, 2007).

Recientemente, Martínez et al. (2016) reportaron una asociación de moluscos en Ezeiza (Provincia de Buenos Aires, Argentina), que por la presencia de *Gouldia cerina*, *Chione subrostrata*, *Anomalocardia brasiliana*, *Cyclinella tenuis*, *Crassinella lunulata*, *Laevicardium* sp. y *Bittiolum varium* –cuyos límites de distribución se hallan hacia el norte- y la ausencia de elementos típicos de aguas frías, se correlacionaría con el típico MIS 5e. Los taxones de aguas cálidas mencionados así como prácticamente el resto de las especies registradas, han sido hallados en las asociaciones pleistocenas de Uruguay (a excepción de *Carditamera plata*), mostrando una clara afinidad.

Hacia el sur de la Provincia de Buenos Aires, Charó et al. (2015) identifican depósitos del MIS 5e, pero no se detectan variaciones en la composición taxonómica entre los diferentes interestadiales allí estudiados (desde el MIS 9 al MIS1).

En el área de Bahía San Blás, Charó et al. (2013a) hallaron *Crassostrea rhizophorae*, indicadora de condiciones cálidas para depósitos interpretados como MIS 5e, especie que fuera reportada por Chaar & Farinati (1988) para depósitos pleistocenos de Bahía Blanca (junto con *Anomalocardia brasiliana*). En Bahía Anegada, Charó et al. (2013b) además de *C. rhizophorae* indican la presencia de *Abra aequalis*, cuyo límite austral actual se ubica en Río de Janeiro. Sin embargo, el material fotografiado (Charó et al., 2013b, Figura 6) parece corresponder a otra especie del género *Abra*, probablemente *A. uruguayensis*, la cual de todos modos no se halla viviente en el área estudiada sino más al norte, en la costa uruguaya (Scarabino et al., 2006b; Rosenberg, 2009).

En la costa de Patagonia únicamente en la localidad de Puerto Lobos la fauna sustentaría el típico MIS 5e más cálido, por la presencia de *Chama*, *Pododesmus*, *Glycymeris* y *Plicatula* (Pastorino, 1991, 2000; Aguirre et al., 2008). Charó et al. (2014) analizaron los moluscos del área, no reportando los dos primeros géneros, aunque sumaron la presencia de *Anomalocardia brasiliana*. Por otro lado, en los mismos depósitos se registra al gasterópodo *Tegula atra*, indicador de aguas más frías que la actual, ya que hoy en día se halla en Provincias Magallánica y Peruviana de la costa pacífica de América del Sur. Sin embargo, Boretto et al. (2013) contemplaron la posibilidad de que esos ejemplares no correspondan a *T. atra* sino que se trate de dos especies o subespecies diferentes.

Más al sur, en el área de Bahía Camarones y del Golfo de San Jorge no se registran especies de afinidades cálidas como en el área bonaerense (salvo en una de las terrazas analizadas por Aguirre et al., 2005 en Bahía Bustamante), sino todo lo contrario; aportan especies de aguas frías en asociaciones similares a las que viven en la zona hoy en día. Por lo tanto, no se verifica la existencia de cambios climáticos claros o significativos en la costa patagónica durante el Pleistoceno Tardío (Aguirre 2003; Aguirre et al., 2006, 2009, 2011). De hecho, Aguirre et al. (2005, 2006) consideran la posibilidad de que los depósitos del MIS 5 de Bahía Bustamante y otros de Bahía Camarones puedan corresponder al MIS 5c o MIS 5a. Según Aguirre et al. (2013), la presencia de *T. atra* en depósitos del MIS 5, MIS 7 y MIS 9 entre las provincias de Río Negro y el sur de Santa Cruz indicarían condiciones más frías que la actual, pero como se expresó con anterioridad, la identidad de ese material está en cuestión.

En Tierra del Fuego, los depósitos fosilíferos pleistocenos son menos frecuentes que los holocenos por la acción erosiva derivada del Último Máximo Glacial (e.g. Rabassa et al., 2000; Gordillo et al., 2013). Aún así se ha determinado que las asociaciones pleistocenas son menos diversas que las holocenas y que las actuales (Gordillo & Isla, 2011) y prácticamente no existen variaciones significativas en la distribución geográfica de los taxones. Las escasas variaciones se explicarían por modificaciones en el tipo de sustrato y por cambios ambientales locales. Asimismo, Gordillo et al. (2010) hallaron que los macro y microinvertebrados de la Isla Navarino (Chile) en el Canal de Beagle poseen una composición taxonómica muy similar a la actual en el área.

En resumen, el escenario paleoambiental inferido a partir de las asociaciones pleistocenas de Argentina muestra en general un gradiente térmico que disminuye hacia el sur. Las asociaciones que muestran condiciones más cálidas que la actual tienden a ubicarse en el sur de Entre Ríos y en la provincia de Buenos Aires. Hacia el sur, dejan de registrarse típicos taxones de aguas cálidas y que la fauna se mantiene similar a la actual en la costa vecina.

Rojas (2007) comentó que las asociaciones de moluscos argentinos del norte de la provincia de Buenos Aires, no reflejaban una situación equivalente a lo indicado por los moluscos del Pleistoceno uruguayo, esperando que nuevos relevamientos pudieran dar como resultado el hallazgo de faunas con más claras afinidades tropicales-subtropicales,

similares a las de Uruguay. De hecho, la asociación reportada por Martínez et al. (2016) se enmarca en lo esperado, en tanto la asociación hallada en Ezeiza es más similar a las halladas en los depósitos de Uruguay que a las reportadas anteriormente en la provincia de Buenos Aires.

Las publicaciones recientes concernientes a los depósitos pleistocenos argentinos reseñadas introducen nuevos elementos a considerar, como por ejemplo la coexistencia de moluscos de afinidades tropicales con otros de aguas frías ausentes hoy de la costa argentina y la posibilidad que varios de los depósitos de la provincia de Buenos Aires y norte de Patagonia puedan corresponder a eventos diferentes del MIS 5e. Al respecto, se debe tener en cuenta la incertidumbre que genera no contar con datos geocronológicos más precisos de los depósitos (e.g., dataciones de ESR y U/Th sobre moluscos, cuya validez ha sido puesta en duda, la abundancia de dataciones radiocarbónicas consideradas como edades mínimas) que permitan establecer correlaciones más firmes entre los depósitos de Argentina y de Uruguay.

Dado el estado actual del conocimiento de estas asociaciones, las diferencias entre ellas son esperables en el contexto de un gradiente de temperaturas descendente desde la costa de Uruguay hacia el sur de Argentina. Es probable que la zona de confluencia entre las corrientes de Brasil y Malvinas se hallara algo más al sur, pero que la influencia de la Corriente de Malvinas fuera importante al menos hasta el litoral patagónico. En este escenario, y dada la importante representación de moluscos tropicales y subtropicales registrada en esta tesis para las asociaciones pleistocenas de Uruguay, sigue siendo esperable el hallazgo de asociaciones análogas sobre todo al norte de la costa de Argentina.

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES

* Las asociaciones del Pleistoceno marino de Uruguay contienen 132 taxones de moluscos, correspondientes a cuatro especies de poliplacóforos, 65 taxones de bivalvos y 63 taxones de gasterópodos.

* El depósito del Puerto de Nueva Palmira incluye 54 especies, Zagarzazú 36 y La Coronilla 119. Para el Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla se duplicó la riqueza de especies conocida hasta el momento y para Zagarzazú el incremento fue aproximadamente del 30%.

* Para 23 taxones reportados en las asociaciones se extiende su distribución temporal al Pleistoceno, dado que hasta el momento se habían registrado solo en depósitos holocenos. Estos son *Chaetopleura angulata*, *Chaetopleura isabellei*, *Buccinanops cochlidium*, *Boonea seminuda*, *Cerithiopsis fusiformis*, *Notocochlis isabelleana*, *Olivella tehuelcha*, *Seila adamsii*, *Triphora* cf. *T. medinae*, *Zidona dufresnei*, *Amiantis purpurata*, *Barnea lamellosa*, *Brachidontes rodriguezii*, *Corbula patagonica*, *Crassinella lunulata*, *Felaniella* v*ilardeboana*, *Mactra guidoi*, *Mytilus edulis*, *Ostrea puelchana*, *Petricola lapicida* y los géneros *Calliostoma*, *Lithophaga* y *Solen*.

* Los nuevos relevamientos permitieron registrar la presencia de 47 nuevos taxones de moluscos para el Cuaternario marino de Uruguay. Se trata de dos especies de poliplacóforos (*Chaetopleura asperrima* e *Ischnochiton striolatus*), 29 de gasterópodos (*Acteon* sp., *Bacteridium resticulum*, *Bittiolum varium*, *Caecum* cf. *C. imbricatum*, *Cerithiopsis fusiformis*, *Epitonium candeanum*, *Eulimastoma engonium*, *Fargoa bushiana*, *Lucapinella henseli*, *Nassarius* cf. *N. vibex*, *Odostomella carceralis*, *Odostomia* sp., *Olivella defiorei*, *Peristichia agria*, *Philine* aff. *P. sagra*, *Solariorbis infracarinatus*, *Teinostoma* sp., *Turbonilla abrupta*, *T. arnoldoi*, *Turbonilla atypha*, *T. brasiliensis*, *T. deboeri*, *T. farroupilha*, *T. multicostata*, *T. penistoni*, *T. rhabdota*, *T.*

turris, *Solariorbis* sp. y *Volvulella persimilis*) y 16 de bivalvos (*Abra aequalis*, *Cardiomya cleryana*, *Juliacorbula aequivalvis*, *Cooperella riosi*, *Ctena pectinella*, *Cyrtopleura costata*, *Ennucula uruguayensis*, *Kellia suborbicularis*, *Paraleptopecten bavayi*, *Lirophora paphia*, *Mactra guidoi*, *Mysella* sp., *Pandora bushiana*, *Pitar* cf. *P. palmeri*, *Merisca martinicensis* y *Eurytellina angulosa*).

* Se registraron además, 12 nuevos taxones de briozoarios (identificados por la Dra. Laís Viera Ramalho), todos en la asociación de La Coronilla: *Biflustra denticulata*, *Biflustra* sp., *Conopeum reticulum*, *Exochella longirostris*, *Lifuella gorgonensis*, *Schizoporella* sp. 1, *Schizoporella* sp. 2, *Watersipora subtorquata*, *Turbicellepora pourtalesi*, *Terebripora* sp., *Immergentia* sp. y Tubuliporidae indet.

* Las asociaciones pleistocenas se destacan por su riqueza de especies, y muy especialmente la asociación de La Coronilla. Sin embargo, si se considera su diversidad global, esta es relativamente baja, con acusada dominancia de pocas especies.

* En las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla, *Ostrea equestris* es la especie más abundante, mientras que en Zagarzazú, lo son *Heleobia* cf. *australis* y *Mactra isabelleana*. En el Puerto de Nueva Palmira, *M. isabelleana* y *Anomalocardia brasiliana* se encuentran también altamente representadas. En La Coronilla, los taxones que siguen en abundancia a *O. equestris* varían en diferentes muestras. En el nivel A se destaca *Bostrycapulus odites*, en el nivel B *Tellina gibber* y *Cylichna bidentata*, mientras que en el nivel C, el resto de las especies se halla en proporciones muy bajas.

* El esfuerzo de muestreo realizado en esta tesis fue satisfactorio para incrementar significativamente la riqueza de taxones de las asociaciones pleistocenas. Sin embargo, los análisis estadísticos aplicados para evaluar este aspecto permiten concluir que es esperable que el depósito de La Coronilla continúe aportando nuevos taxones, en menor medida el Puerto de Nueva Palmira y en forma más escasa Zagarzazú.

* Respecto a la distribución de los taxones en cada depósito, en el Puerto de Nueva Palmira se verificaron cambios en la proporción de algunas de las especies más abundantes y variaciones en la presencia de otras poco abundantes. Estas variaciones pueden ser explicadas por las características tafonómicas e hidrodinámicas del depósito

más que por cambios ecológicos en la composición de las comunidades originales, aunque se observó que en el nivel C están mejor representadas especies asociadas a sustratos duros. En Zagarzazú, se verificó una variación interna marcada en la composición taxonómica y abundancia de especies en dos de las muestras, lo que podría reflejar que una diferente fisiografía determinara condiciones de energía ligeramente distintas y variaciones en el tipo de sustrato. En La Coronilla, cada nivel analizado resultó bastante homogéneo; las diferencias son más marcadas entre los niveles, especialmente en la abundancia de los taxones mejor representados. Los niveles A y C presentan mejor representación de especies de sustrato duro, mientras que el nivel B es donde más se registran aquellas de sustrato blando. Asimismo, el nivel C es menos rico que los niveles A y B.

* El agrupamiento y ordenamiento de las muestras indica que las asociaciones pleistocenas poseen un alto grado de identidad al considerar la presencia-ausencia de taxones. El ensamble de La Coronilla es el que más difiere del resto por la gran cantidad de especies exclusivas, siendo las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú más similares entre sí. Al tomar en cuenta la abundancia de las especies, existe mayor similitud entre muestras provenientes de diferentes depósitos.

* Esta tesis permitió incrementar significativamente el registro de los taxones con evidencias de predación (representados por el icnogénero *Oichnus*) en la asociación del Puerto de Nueva Palmira y sobre todo en la de La Coronilla. Las icnoespecies registradas fueron *O. paraboloides* y por primera vez, *O. simplex*. Los taxones con perforaciones en el Puerto de Nueva Palmira fueron nueve (bivalvos y gasterópodos), y en La Coronilla 41 (correspondientes a bivalvos, gasterópodos, un poliplacóforo y balanos). Respecto a los posibles productores, en el Puerto de Nueva Palmira, las perforaciones podrían haber sido producidas por *Stramonita haemastoma* y juveniles de *Nassarius* cf. *N. vibex*, mientras que en La Coronilla serían atribuibles a *Urosalpinx haneti* y *Notocochlis isabelleana*.

* El hallazgo de *Oichnus simplex* en una única placa de *Chaetopleura angulata* en la asociación de La Coronilla constituye el primer registro de esta interacción para el registro fósil a nivel mundial. Es muy probable que el productor de la traza haya sido *U.*

haneti, con la finalidad de predar sobre el quitón, aunque podría tratarse de un comportamiento anómalo.

* Las conchillas constituyeron el sustrato para la actividad de organismos, evidenciada por el registro de sus icnofósiles. La presencia de *Radulichnus inopinatus* indica que las conchillas fueron colonizadas por algas u otros microorganismos en condiciones de baja energía pero también una cierta movilidad del sustrato al hallarse en ambas superficies de las conchillas de taxones infaunales (que fueron exhumados). Otros icnofósiles hallados, como *Caulostrepsis*, *Meandropolydora* y *Entobia*, registran la presencia de poliquetos y esponjas respectivamente y en el caso de *Entobia*, condiciones libres de sedimento en suspensión. Por primera vez se reportan conchillas con *Gastrochaenolites* en el Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla, implicando la presencia de bivalvos perforadores ausentes como fósiles de cuerpo en la primera asociación y representados por el género *Litophaga* en la segunda. Por último, se documenta por primera vez para el Cuaternario de Uruguay, la presencia de *Pinaceocladichnus* en conchillas de La Coronilla.

* Las tres asociaciones se depositaron en un ambiente somero; aquella del Puerto de Nueva Palmira, estaba muy cercano a la línea de costa bajo la influencia de olas, mientras que Zagarzazú y La Coronilla se depositaron en condiciones subtidales y en general calmas. Es probable que el depósito de La Coronilla represente condiciones más profundas por la presencia de taxones provenientes de diferentes subambientes.

* En las tres asociaciones se verifican condiciones de salinidad marina normal, debido a la mayoritaria representación de taxones marinos. La asociación de La Coronilla es la que indica condiciones de salinidad mayor dado que salvo por la presencia de *Tagelus plebeius* (taxón estuarino, únicamente registrado en el nivel C), el resto de los taxones son marinos. Las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú son las únicas que registran la presencia de *Erodona mactroides* además de *T. plebeius*, aunque en muy baja proporción. Asimismo, en estas asociaciones son abundantes típicas especies eurihalinas como *Mactra isabelleana*, *Anomalocardia brasiliana* y *Heleobia* cf. *H. australis*. Es probable entonces que las asociaciones del oeste de la costa uruguaya representen condiciones de salinidad alta pero no continua a través del tiempo o el establecimiento por períodos más o menos prolongados de condiciones de menor

salinidad causadas por la incipiente descarga de agua dulce proveniente de los ríos Paraná y Uruguay.

* En todas las asociaciones predominan especies que viven en sustratos blandos, y es en el Puerto de Nueva Palmira donde se registra la mayor proporción de especies epifaunales de sustratos duros. Estas suelen estar más asociadas a ambientes de alta energía y cercanas a la línea de costa, lo cual se refleja también en los atributos tafonómicos de las conchillas y en la litología del depósito. En las asociaciones de Zagarzazú y La Coronilla predominan ampliamente las especies asociadas a sustratos blandos, también reflejados en la litología de las muestras colectadas. En la asociación de La Coronilla ocurre el mayor registro de taxones que viven asociados a otros invertebrados (especialmente microgasterópodos), por lo que su presencia indica indirectamente que estos sustratos biológicos pudieron desarrollarse en esta asociación. En el depósito de Zagarzazú, el sustrato duro estuvo representado por el nivel de pelita consolidado evidenciado por el hallazgo de ejemplares de *Cyrtopleura costata* en posición de vida. En esta y en las otras asociaciones, las propias conchillas constituyeron el sustrato duro donde otras especies pudieron establecerse.

* Las asociaciones pleistocenas analizadas en esta tesis se caracterizan por contener una mayoritaria proporción de taxones de origen tropical-subtropical, dentro de los que se destaca una importante representación de taxones de moluscos de aguas cálidas extralimitales, y la casi ausencia de taxones de aguas frías. Por ende, la temperatura para el intervalo representado era mayor a la actual y derivado de la influencia más al sur de la Corriente cálida de Brasil.

* Los 45 moluscos extralimitales registrados en las asociaciones pleistocenas están representados por un poliplacóforo (*I. striolatus*), 20 bivalvos (*Abra aequalis*, *Scapharca chemnitzii*, *Scapharca brasiliana*, *Anatina anatina*, *Anomalocardia brasiliana*, *Juliacorbula aequivalvis*, *Cooperella riosi*, *Cyclinella tenuis*, *Cyrtopleura costata*, *Ervilia concentrica*, *Gouldia cerina*, *Laevicardium* sp., *Limaria* sp., *Lirophora paphia*, *Macoma constricta*, *Chione subrostrata*, *Pandora bushiana*, *Pitar* cf. *P. palmeri*, *Merisca martinicensis* y *Eurytellina angulosa*) y 24 gasterópodos (*Bacteridium resticulum*, *Bittiolum varium*, *Bulla occidentalis*, *Caecum* cf. *C. imbricatum*, *Cerithiopsis fusiformis*, *Eulimastoma engonium*, *Fargoa bushiana*, *Finella dubia*,

Littoraria flava, *Nassarius* cf. *N. vibex*, *Odostomella carceralis*, *Olivella defiorei*, *Peristichia agria*, *Philine* aff. *P. sagra*, *Seila adamsii*, *Solariorbis infracarinatus*, *Turbonilla abrupta*, *T. arnoldoi*, *T. brasiliensis*, *T. deboeri*, *T. farroupilha*, *T. penistoni*, *T. rhabdota* y *T. turris*). El Puerto de Nueva Palmira contiene 12 moluscos extralimitales, de los que el 50% solo alcanza la costa de Santa Catarina, un tercio llega hasta Rio Grande del Sur y el 17% llega hasta Paraná o San Pablo. En Zagarzazú se hallaron ocho moluscos extralimitales, de los que la mitad solo alcanza la costa de Santa Catarina y la otra mitad llega hasta Rio Grande del Sur. La Coronilla es la asociación donde estos moluscos están mejor representados, con 41 especies, de las que aproximadamente un tercio sólo alcanzan la costa de Rio Grande del Sur, casi un tercio llegan hasta Santa Catarina y algo menos de un tercio solo llegan hasta Rio de Janeiro o incluso más al norte. Además, 6 de los taxones de briozoarios hallados en La Coronilla son también extralimitales: *Watersipora subtorquata* y Tubuliporidae se encuentran hasta la costa del estado de San Pablo; las especies de *Schizoporella* alcanzan la costa de Paraná, *Biflustra denticulata* llega hasta Santa Catarina y *Lifuella gorgonensis* hasta Rio Grande do Sul.

* Respecto a la edad de los depósitos, las edades radiocarbónicas obtenidas ubican a las asociaciones hacia fines del MIS 3, mientras que las edades por OSL para el Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú corresponden al MIS 5a y las de U/Th para La Coronilla al MIS 5c. Por otro lado, la composición malacológica global y especialmente la importante representación de taxones extralimitales indica que más probablemente las asociaciones se ubiquen en el MIS 5e, mundialmente reconocido como un intervalo de nivel del mar por encima del actual y con temperaturas mayores a las del presente. Sin embargo, dado que las asociaciones del Puerto de Nueva Palmira y Zagarzazú contienen una menor proporción de especies extralimitales (13%) que la de La Coronilla, las que a su vez tienen hoy en día su límite austral de distribución cerca de la costa uruguaya, no debería descartarse su depositación durante el MIS 5a.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abad, M., Rodríguez-Vidal, J., Aboumaria, K., Zaghloul, M. N., Cáceres, L. M., Ruiz, F., Martínez-Aguirre, A., Izquierdo, T. & Chamorro, S. 2013. Evidence of MIS 5 sea-level highstands in Gebel Mousa coast (Strait of Gibraltar, North of Africa). Geomorphology, 182:133–146.

Absalão, R. S. & Pimenta, A. D. 1999. *Turbonilla* (Gastropoda: Pyramidellidae) Species described by Katharine Jeannette Bush: Scanning Electron Microscope studies of the type material in the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 149: 77-91.

Acha, E. M., Mianzan, H., Guerrero, R., Carreto, J., Giberto, D., Montoya, N. & Carignan, M. 2008. An overview of physical and ecological processes in the Rio de la Plata. Estuarine and Continental Shelf Research, 28: 1579–1588.

Aguirre, M. L. 1991. Holocene macrobenthic molluscan associations from northeastern Buenos Aires Province, Argentina. Quaternary of South America and Antartic Peninsula, 7: 161–195.

Aguirre, M. L. 1993. Palaeobiogeography of the Holocene molluscan fauna from northeastern Buenos Aires Province, Argentina: its relation to coastal evolution and sea level changes. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 102: 1-26.

Aguirre, M. L. 2003. Late Pleistocene and Holocene palaeoenvironments in Golfo San Jorge, Patagonia: molluscan evidence. Marine Geology, 194: 3-30.

Aguirre, M. L. & Farinati, E. A. 2000. Moluscos del Cuaternario marino de la Argentina. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, 64: 235–333.

Aguirre, M. L. & Fucks, E. 2004. Moluscos y paleoambientes del Cuaternario marino en el sur de Entre Ríos y litoral bonaerense. En Aceñolaza, F. G. (ed.), Temas de la Biodiversidad del litoral fluvial argentino, INSUGEO, Miscelánea 12: 55-70.

Aguirre, M. & Whatley, R. C. 1995. Late Quaternary marginal marine deposits and palaeoenvironments from northeastern Buenos Aires Province, Argentina: a review. Quaternary Sciencie Reviews, 14: 223–254.

Aguirre, M. L., Donato, M., Richiano, S. & Farinati, E. A. 2011. Pleistocene and Holocene interglacial molluscan assemblages from Patagonia and Bonaerensian littoral (Argentina, SW Atlantic): Palaeobiodiversity and palaeobiogeography. Palaeogeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 308: 277–292.

Aguirre, M. L., Hlebzsebitch, J. & Dellatorre, F. 2008. Late Cenozoic Invertebrate Paleontology, with emphasis on Mollusks. En: Rabassa, J. (ed.): The Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. Developments in Quaternary Sciences, 11: 285–325.

Aguirre, M. L., Negro Sirch, Y. & Richiano, S. 2005. Late Quaternary molluscan assemblages from the coastal area of Bahía Bustamante (Patagonia, Argentina): Paleoecology and paleoenvironments. Journal of South American Earth Sciences, 20: 13–32.

Aguirre, M. L., Richiano, S., Álvarez, M. F. & Eastoe, C. 2009. Malacofauna Cuaternaria del litoral norte de Santa Cruz (Patagonia, Argentina). Geobios, 42: 411–434.

Aguirre, M. L., Richiano, S., Donato, M. & Farinati, E. A. 2013. *Tegula atra* (Lesson, 1830) (Mollusca, Gastropoda) in the marine Quaternary of Patagonia (Argentina, SW Atlantic): Biostratigraphical tool and palaeoclimate-palaeoceanographical signal. Quaternary International, 305: 163-187.

Aguirre, M. L., Richiano, S., & Negro Sirch, Y. 2006. Palaeoenvironments and palaeoclimates of the Quaternary molluscan faunas from the coastal area of Bahía Vera-Camarones (Chubut, Patagonia). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 229: 251– 286.

Alley, R. B., Andrews, J. T., Brigham-Grette, J., Clarke, G. K. C., Cuffey, K. M., Fitzpatrick, J. J., Funder, S., Marshall, S. J., Miller, G. H., Mitrovica, J. X., Muhs, D. R., Otto-Bliesner, B. L., Polyak, L. & White, J. W. C. 2010. History of the Greenland Ice Sheet: paleoclimatic insights. Quaternary Science Reviews, 29: 1728–1756.

Alonso, C. 1978. La fauna de moluscos del yacimiento de Playa Pascual con referencia a otros yacimientos estuáricos y marinos del Cuaternario de Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 4 (34): 365-380.

Amano, K. 1994. An attempt to estimate the surface temperature of the Japan Sea in the Early Pleistocene by using a molluscan assemblage. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 108: 369–378.

Anderson, D. E., Goudie, A. S. & Parker, A. G. 2007. Global environments through the Quaternary. Exploring environmental change. Oxford University Press, 359 pp.

Andrade, S. C. S., Magalhães, C. A. & Solferini, V. N. 2003. Patterns of genetic variability in Brazilian Littorinids (Mollusca): a macrogeographic approach. Journal of Zoology Systematic Evolution Research, 41: 249-255.

Arruda, E. P., Domaneschi, O. & Amaral, A. C. Z. 2003. Mollusc feeding guilds on sandy beaches in Sao Paulo State, Brazil. Marine Biology, 143: 691-701.

Ávila, S. P., Marques da Silva, C., Schiebel, R., Cecca, F., Backeljau, T., Martins, A. M. de F. 2009. How did they get here? Palaeobiogeography of the Pleistocene marine molluscs of the Azores. Bulletin of the Geological Society of France, 180 (4): 295-307.

Ávila S. P., Madeira, P., Zazo, C., Kroh, A., Kirby, M., Marques da Silva, C., Cachão, M., de Frias Martins, A. M. 2009. Palaeoecology of the Pleistocene (MIS 5.5) outcrops of Santa Maria Island (Azores) in a complex oceanic tectonic setting. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 274: 18–31.

Ávila, S. P., Melo, C., Silva, L., Ramalho, R. S., Quartau, R., Hipólito, A., Cordeiro, R., Rebelo, A. C., Madeira, P., Rovere, A., Hearty, P. J., Henriques, D., Marques da Silva, C., de Frias Martins, A. M. & Zazo, C. 2015. A review of the MIS 5e highstand deposits from Santa Maria Island (Azores, NE Atlantic): palaeobiodiversity, palaeoecology and palaeobiogeography. Quaternary Science Reviews, 114: 126-148.

Barattini, L. P. 1951. Malacología uruguaya. Enumeración sistemática y sinonímica de los moluscos del Uruguay. Publicaciones Científicas del S.O.Y.P. (Servicio Oceanográfico y de Pesca), 6: 179-293.

Barattini, L. P. & Ureta, E. H. 1961. La fauna de las costas uruguayas del este (invertebrados). Publicaciones del Museo Dámaso Antonio Larrañaga, Montevideo.

Barker, S., Diz, P., Vautravers, M. J., Pike, J., Knorr, G., Hall, I. R. & Broecker, W. S. 2009. Interhemispheric Atlantic seesaw response during the last deglaciation. Nature, 457: 1097–1102.

Bedani, E. DE F., García, M. J., Veroslavsky, G. & Martínez, S. 2000. Resultados palinológicos preliminares da Formaçao Villa Soriano, Quaternário do Uruguai. Revista Universidade Guarulhos (Geociencias), V (nº especial): 273.

Belanger, C. L., Jablonski, D., Roy, K., Berke, S. K., Krug, A. Z. & Valentine, J. W. 2012. Global environmental predictors of benthic marine biogeographic structure. Proceedings of the Natural Academy of Science, 109: 14046–14051.

Berkman, P. A., Andrews, J. T., Bjorck, S., Colhoun, E. A., Emslie, S. D., Goodwin, I. D., Hall, B. L., Hart, C. P., Hirakawa, K., Igarashi, A., Ingolfsson, O., Lopez-Martinez, J., Lyons, W. B., Mabin, M. C. G., Quilty, P. G., Taviani, M. & Yoshida, Y. 1998. Circum-Antarctic coastal environmental shifts during the Late Quaternary reflected by emerged marine deposits. Antarctic Science, 10 (3): 345–362.

Bianchi, C. & Gersonde, R. 2002. The Southern Ocean surface between Marine Isotope Stages 6 and 5d: Shape and timing of climate changes. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 187: 151–177.

Blakemore, A. G., Murray-Wallace, C. V. & Lachlan, T. J. 2014. First recorded evidence of subaqueously-deposited late Pleistocene interstadial (MIS 5c) coastal strata above present sea level in Australia. Marine Geology, 355: 377–383.

Boebel, O., Schmid, C., Podestá, G. & Zenk, W. 1999. Intermediate water in the Brazil-Malvinas Confluence Zone: A Lagrangian view. Journal of Geophysical Research, 104 (C9): 21063-21082.

Bombín, M. 1971. Interpretaçao da ocorrencia de moluscos subfósseis holocénicos na planicie costeira sul de Santa Catarina, Brasil. Veritas, 62, 10 pp.

Bordas, A. 1957. Argumentos paleontológicos y climáticos para establecer relaciones estratigráficas del Pleistoceno-Holoceno de Argentina. Ameghiniana, 1 (1-2): 51-79.

Boretto, G. M., Gordillo, S., Cioccale, M., Colombo, F. & Fucks. E. 2013. Multi-proxy evidence of Late Quaternary environmental changes in the coastal area of Puerto Lobos (northern Patagonia, Argentina). Quaternary International, 305: 188-205.

Bossi, J. 1966. Geología del Uruguay. Departamento de publicaciones de la Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.

Bossi, J., Ferrando, L. A., Fernández, N., Elizalde, G., Morales, H., Ledesma, J. J., Carballo, E., Medina, E., Ford, I. & Montaña, J. R., 1975. Carta Geológica del Uruguay. Escala 1:1.000.000. Dirección de Suelos y Fertilizantes, MAP, Montevideo, 32 pp.

Bracco, R. & Ures, C., 1998. Las variaciones del nivel del mar y el desarrollo de las culturas prehistóricas en el Uruguay. Actas II Congreso uruguayo de Geología, 16-20.

Bracco, R., Navarro, R. & Ures, C., 1994. Primer intento cronológico de una ingresión holocénica en Carrasco (Montevideo, Uruguay). Resúmenes ampliados I Jornada de Paleontología del Uruguay, 33-35.

Bracco, R., Del Puerto, L., Inda, H. & Castiñeira, C. 2005. Mid–late Holocene cultural and environmental dynamics in Eastern Uruguay. Quaternary International, 132 (1): 37-45.

Bradley, R. S. 2015. Paleoclimatology. Reconstructing Climates of the Quaternary. 3era Edición, Academic Press, Elsevier, 675 pp.

Brazeiro, A., Borthagaray, A. I. & Giménez, L. 2006. Patrones geográficos de diversidad bentónica en el litoral rocoso de Uruguay. En: Menafra, R., Rodríguez, L., Scarabino, F. & Conde, D. (eds.): Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre, 171-178. Montevideo.

Briggs, J. C. 1995. Global Biogeography. Developments in Palaeontology and Stratigraphy 14. Elsevier, Amsterdam.

Britton, J. C., & Morton, B. 1989. Shore Ecology of the Gulf of Mexico. University of Texas Press, Austin, 387pp.

Broggi, J. 1967. Primera cita de *Pholas* (*Thovana*) *campechiensis* Gmelin para el Querandino uruguayo. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 2 (12): 47-48.

Broggi, J. 1970. Sobre el hallazgo de cinco nuevas especies para el Querandino uruguayo. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 2 (18): 427-431.

Bromley, R. G. 1981. Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells: Acta Geologica Hispanica, 16: 55–64.

Bromley, R. G. 1993. Predation habits of octopus past and present and a new ichnospecies, *Oichnus ovalis*. Bulletin of the Geological Society of Denmark, 40: 167–173.

Bromley, R. G. 2004. A stratigraphy of marine bioerosion. Geological Society, London, Special Publications, 228: 455-479.

Bromley, R. G. & D'Alessandro, A. 1984. The ichnogenus *Entobia* from the Miocene, Pliocene and Pleistocene of southern Italy. Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, 90 (2): 227-296.

Brown, J. H. & Lomolino, M. V. 1998. Biogeography. Sinauer Associates, 692 pp.

Buiron, D., Stenni, B., Chappellaz, J., Landais, A., Baumgartner, M., Bonazza, M.,

Capron, E., Frezzotti, M., Kageyama, M., Lemieux-Dudon, B., Masson-Delmotte, V., Parrenin, F., Schilt, A., Selmo, E., Severi, M., Swingedouw, D. & Udisti, R. 2012. Regional imprints of millennial variability during the MIS 3 period around Antarctica. Quaternary Science Reviews, 48: 99–112.

Bullock, R. C. & Boss, K. J. 1971. *Lithophaga aristata* in the shell plates of chitons (Mollusca): Breviora, 369: 1–10.

Burge, P I. & Shulmeister, J. 2007. A MIS 5a to MIS 4 (or early MIS 3) environmental and climatic reconstruction from the northwest South Island, New Zealand, using beetle fossils. Journal of Quaternary Sciences, 22: 501–516.

Cabrini, T. M. B. & Cardoso, R. S. 2012. Population biology of *Nassarius vibex* (Say, 1822) on a sheltered beach in southeastern Brazil. Journal of Shellfish Research, 31(3): 809–815.

Cachés, M. A. 1973. *Volvulella persimilis* (Morch, 1875), *Eulima bifasciata* d'Orbigny, 1842 y *Stylocheilus citrinus* (Rang, 1828), tres nuevas especies para aguas uruguayas. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 3 (25): 295-298.

Calcaterra, A. 1971. Algunas observaciones sobre la fauna de moluscos de la Formación Querandina (Deptos de Colonia y Soriano, Uruguay). Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 3 (20): 79-82.

Cann, J. H. & Murray-Wallace, C. V. 2012. Interstadial age (MIS 5c) beach-dune barrier deposits in the Coorong Lagoon, South Australia. Australian Journal of Earth Sciences, 59: 1127–1134.

Caorsi, J. & Goñi, J. 1958. Geología Uruguaya. Instituto Geológico Uruguayo. Boletín Nº 37.

Carboni, S., Lecca, L., Hillaire-Marcel, C. & Ghaleb, B. 2014. MIS 5e at San Giovanni di Sinis (Sardinia, Italy): Stratigraphy, U/Th dating and "eustatic" inferences. Quaternary International, 328-329: 21-30.

Carriker, M. R. 1969. The shell penetrating mechanism of the oyster drill *Urosalpinx*, a review: Proceedings of the Conference on Shellfish Culture 1968: 61–68.

Carriker, M. R. & Yochelson, E. L. 1968. Recent gastropod boreholes and Ordovician cylindrical borings: Professional Papers of the United States Geological Survey, 593B: B1–B23.

Casey, M. M., Farrell, U. C., Dietl, G. P. &Veilleux, D. J. 2015. Mixed assemblages of drilling predators and the problem of identity in the fossil record: A case study using the muricid gastropod *Ecphora*. Paleobiology, 1:17.

Castellanos, Z. A. de, 1951. Poliplacóforos del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Comunicaciones del Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales anexo al Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Ciencias Zoológicas), 1 (16): 1-31.

Chaar, E. & Farinati, E. 1988. Evidencias paleontológicas y sedimentológicas de un nivel marino pleistocénico en Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires, Argentina. II Jornadas de Geología Bonaerense, Bahía Blanca: 47-54.

Chaban E. M., Nekhaev I. O. & Lubin P. A. 2015. *Hermania indistincta* comb. nov. (Gastropoda: Opisthobranchia: Cephalaspidea) from the Barents Sea – new species and genus for the fauna of the Russian Seas. Zoosystematica Rossica, 24(2): 148-154.

Charó, M. P., Fucks, E. E. & Gordillo, S. 2013a. Moluscos marinos bentónicos del Cuaternario de Bahía Anegada (sur de Buenos Aires, Argentina): variaciones faunísticas en el Pleistoceno tardío y Holoceno. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 30 (2): 404-416.

Charó, M. P., Fucks, E. E. & Gordillo, S. 2015. Late Pleistocenee-Recent marine malacological assemblages of the Colorado River delta (south of Buenos Aires Province): Paleoecology and paleoclimatology. Quaternary International, 1-19.

Charó, M. P., Gordillo, S. & Fucks, E. E. 2013b. Paleoecological significance of Late Quaternary molluscan faunas of the Bahia San Blas area, Argentina. Quaternary International, 301: 135-149.

Charó, M. P., Gordillo, S., Fucks, E. E. & Giaconi, L. M. 2014. Late Quaternary molluscs from the northern San Matías Gulf (Northern Patagonia, Argentina), southwestern Atlantic: Faunistic changes and paleoenvironmental interpretation. Quaternary International, 352: 26–47.

Chen, M. T., Chang, Y. P, Chang, CH. CH., Wang, L. W., Wang, CH. H. & Yu, E. F. 2002. Late Quaternary sea-surface temperature variations in the southeast Atlantic: a planktic foraminifer faunal record of the past 600000 yr (IMAGES II MD962085). Marine Geology, 180: 163- 181.

Cheung, W. W. L., Lam, V. W. Y., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R. & Pauly, D. 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. Fish and Fisheries, 10: 235–251.

Clarke, A. 2003. Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation. Trends in Ecology and Evolution, 18 (11): 573-581.

Clavijo, C., Scarabino, F., Rojas, A. & Martínez, S. 2005. Lista sistemática de los moluscos marinos y estuarinos del Cuaternario del Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 9 (88): 381-411.

Clench, W. J. & Turner, R. D. 1952. The genera *Epitonium* (Part II), *Depressiscala*, *Cylindriscala*, *Nystiella* and *Solutiscala* in the Western Atlantic. Johnsonia, 2 (31): 289-356.

Closs, D. & Forti Esteves, I. R. 1971. Quaternary mollusks from the Santa Vitória do Palmar County. Iheringia, 4: 19-58.

Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L. & Fan, J.-X. 2013. The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes, 36: 199-204.

Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology, 42 (4): 710–723.

Cooper, M. R. 1990. Quaternary Mollusca from the Port Durnford Formation. South African Journal of Geology, 93 (3): 538-546.

Cortese, G., Abelmann, A. 2002. Radiolarian-based paleotemperatures during the last 160 kyr at ODP Site 1089 (Southern Ocean, Atlantic Sector). Palaeogeogeography Palaeoclimaology Palaeoecology, 182: 259–286.

Coyne, M. K., Jones, B. & Ford, D. 2007. Highstands during Marine Isotope Stage 5: evidence from the Ironshore Formation of Grand Cayman, British West Indies Quaternary Science Reviews, 26: 536–559.

Crame, J. A. 1986. Late Pleistocene molluscan assemblages from the coral reefs of the Kenya coast. Coral Reefs, 4:183-196.

Cronin, T. M., Szabo, B. J., Ager, T. A., Hazel, J. E. & Owens, J. P. 1981. Quaternary climates and sea levels of the US Atlantic coastal plain. Science, 211: 233–240.

Crowley, T. J. & North, G. R. 1991. Paleoclimatology. Oxford University Press, Inc, New York.

Dall, W. H. 1881. Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico, and in the Caribbean Sea, 1877-78, by the United States Coast Survey Steamer "Blake," Lieutenant-Commander C. D.

Sigsbee, U.S.N. and Commander J.R. Bartlett, U.S.N., Commanding. XV. Preliminary report on the Mollusca. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 9 (2): 33-144.

Dansgaard, W., Johnsen, S. J., Clausen, H. B., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N. S., Hammer, C. U., Hvidberg, C. S., Steffensen, J. P., Sveinbjörnsdottir, A. E., Jouzel, J. & Bond, G. 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250 kyr ice-core record. Nature, 364: 218-220.

Darwin, C. 1846. Geological observations on South America, being the third part of the geology of the voyage of the Beagle, under the command of capt. Fitzroy RN during the years 1832-1836. Smith, Elder & Co., London.

Da Silva, M. C. P. & Veiterheimer-Mendes, I. L. 2004. Transferência do gênero monotípico *Parodizia* Medina de Bithyniidae (Gastropoda, Prosobranchia) para Pyramidellidae (Gastropoda, Heterobranchia). Revista Brasileira de Zoologia, 21 (2): 277-280.

Davis, A. J., Jenkinson, L. S., Lawton, J. H., Shorrocks, B. & Wood, S. 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. Nature, 391: 783- 786.

De Diego-Forbis, T., Douglas, R., Gorsline, D., Nava-Sanchez, E., Mack, L. & Banner, J. 2004. Late Pleistocene (Last Interglacial) terrace deposits, Bahia Coyote, Baja California Sur, Mexico. Quaternary International, 120: 29–40.

DeJong, B. D., Bierman, P. R., Newell, W. L., Rittenour, T. M., Mahan, S. A. Balco, G. & Rood, D. H. 2015. Pleistocene relative sea levels in the Chesapeake Bay region and their implications for the next century. GSA Today, 25 (8): 4-20.

Delaney, P. J. C. 1963. Fisiografia e geología de superficie da Planicie Costeira do Rio Grande do Sul. Tese, Facultad de Filosofía, Ciencias, Letras, Universidade de Sao Paulo, SP, Brasil.

De Mata, O. 1947. La formación holocena en el Departamento de Montevideo (República Oriental del Uruguay). Imprenta Nacional, Montevideo, 37 pp.

Demicheli, M. 2015. Moluscos fósiles del Puerto de Nueva Palmira, Pleistoceno Tardío de Uruguay. Trabajo final de grado de la Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, 63pp.

Denadai, M. R., Arruda, E. P, Domaneschi, O. & Amaral, A. C. Z. 2006. Veneridae (Mollusca, Bivalvia) da costa norte do Estado de Sao Paulo, Brasil. Biota Neotropica, 6 (3): 1-34.

de Santa Ana, H. & Veroslavsky, G. 2002. Evidencias de tectónica cenozoica en la región norte de Uruguay. Actas de las II Jornadas Uruguayas del Cenozoico: 1-3.

Dorale, J. A., Onac, B. P., Fornos, J. J., Gines, J., Gines, A., Tuccimei, P. & Peate, D. W. 2010. Sea-level highstand 81,000 years ago in Mallorca. Science, 327: 860–863.

d´Orbigny, A. 1836-1843. Paléontologie. En: 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 1826-1833, t.3 (4). París/Estrasburgo.

Dumas, B., Hoang, C. T. & Raffy, J. 2006. Record of MIS 5 sea-level highstands based on U/Th dated coral terraces of Haiti. Quaternary International, 145–146: 106–118.

Dutton, A. & Lambeck, K. 2012. Ice Volume and Sea Level During the Last Interglacial. Science, 337: 216–219.

Emiliani, C. 1955. Pleistocene temperatures. Journal of Geology, 63: 538–578.

Emiliani, C. 1966. Paleotemperature analysis of Caribbean cores P6304-8 and P6304-9 and a generalized temperature curve for the past 425,000 years. Journal of Geology, 74 (2): 109-124.

Engle, V. D. & Summers, J. K. 1999. Latitudinal gradients in benthic community composition in Western Atlantic estuaries. Journal of Biogeography, 26: 1007-1023.

EPICA Community Members. 2004. Eight glacial cycles from an Antarctic ice core. Nature, 429: 623–628.

EPICA Community Members. 2006. One-to-one coupling of glacial climate variability in Greenland and Antarctica. Nature, 444: 195–198.

Farinati, E. A. 1989. Pennatuláceos (Coelenterata, Anthozoa) en sedimentos marinos holocenos de Bahía Blanca, Argentina. Ameghiniana, 26 (3-4): 229-231.

Farinati, E. A. 1993. Pyramidellidos (Mollusca, Gastropoda) en sedimentos holocenos de Bahía Blanca, Argentina. Ameghiniana, 30 (3): 297-310.

Ferranti, L., Antonioli, F., Mauz, B., Amorosi, A., Dai Pra, G., Mastronuzzi, G., Monaco, C., Orru, P., Pappalardo, M., Radtke, U., Renda, P., Romano, P., Sanso, P. & Verrubi, V. 2006. Markers of the last interglacial sea-level high stand along the coast of Italy: tectonic implications. Quaternary International, 145-146: 30 – 54.

Fields, P. A., Graham, J. B, Rosenblatt, R. H. & Somero, G. N. 1993. Effects of expected global climate change on marine faunas. Trends in Ecology and Evolution, 8 (10): 361-367.

Figueira, R. M. A. & Pimenta, A. D. 2008. Two new species of the genus *Cerithiopsis* Forbes & Hanley, 1850 (Gastropoda: Cerithiopsidae) from Brazil. Veliger, 50: 72-80.

Figueiras, A. 1961. Contribución al conocimiento de la malacofauna holocena del Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 1 (1): 15-21.

Figueiras, A. 1962. Sobre nuevos hallazgos de moluscos subfósiles de la Transgresión Querandina. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 1 (3): 53-68.

Figueiras, A. 1967. Contribución al conocimiento de los moluscos marinos del Holoceno uruguayo. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 2 (12): 61-76.

Figueiras, A. 1975. Sobre la existencia de un banco de ostréidos de probable edad pleistocénica media en el departamento de Rocha, Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 4 (28): 59-92.

Figueiras, A. & Sicardi, O. E. 1968. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. Parte II. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 2 (15): 255-275.

Figueiras, A. & Sicardi, O. E. 1969. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. Parte III. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 2 (16): 355-378.

Figueiras, A. & Sicardi, O. E. 1970. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. Parte IV. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 2 (18): 407-424.

Figueiras, A. & Sicardi, O. E. 1971. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. Parte VI. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 3 (21): 101-130.

Figueiras, A. & Sicardi, O. E. 1972. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. Parte VII. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 3 (22): 169-188.

Figueiras, A. & Sicardi, O. E. 1973. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. Parte VIII. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 3 (25): 259-294.

Figueiras, A. & Sicardi, O. E. 1974. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. Parte IX. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 3 (26): 323-360.

Figueiras, A. & Sicardi, O. E. 1979. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. Parte X. Revisión actualizada de los moluscos marinos del Uruguay con descripción de las especies agregadas. Sección I–Polyplacophora – Scaphopoda - Bivalvia. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 5 (37): 107-161.

Figueiras, A. & Sicardi, O. E. 1980. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. Parte X. Revisión actualizada de los moluscos marinos del Uruguay con descripción de las especies agregadas. Sección II - Gastropoda y Cephalopoda. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 5 (38): 179-272.

Fletcher, M. S. & Thomas, I. 2010. A quantitative Late Quaternary temperature reconstruction from western Tasmania, Australia. Quaternary Science Reviews, 29: 2351–2361.

Floeter, S. R. & Soares-Gomes, A. 1999. Biogeographic and species richness patterns of Gastropoda on the southwestern Atlantic. Revista Brasilera de Biología, 59 (4): 567-575.

Fontana, M. A. 1930. Memoria de la excursión científica a Nueva Palmira: Abril de 1927. Revista de la Sociedad Amigos de la Arqueología, 4: 119-178.

Forcelli, D. & Narosky, T. 2015. Uruguayan seashells. Moluscos marinos Argentina, Uruguay, Brasil. Vázquez Manzini Editores, Argentina, 270 pp.

Formica-Corsi, A. 1900. Moluscos de la República O. del Uruguay. Anales del Museo Nacional de Montevideo 2, 230 pp.

Forti Esteves, I. R. 1969. Cenozoic mollusks from the drill-holes Cassino and Palmares do Sul of the Coastal Plain of Rio Grande do Sul. Iheringia, 2: 55-155.

Forti Esteves, I. R. 1974. Bioestratigrafia e paleoecologia (Mollusca) do Quaternario da Planicie costeira do Rio Grande do Sul (Brasil). Annais do XXVII Congresso Brasileiro de Geologia, 133-149.

Francis, J. C. 1975. Esquema bioestratigráfico regional de la República Oriental de Uruguay. Actas Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 2: 539–568.

Frenguelli, J. 1930. Apuntes de Geología uruguaya. Instituto de Geología y Perforaciones, Boletín (11): 1-47.

Fretter, V. & Graham A. 1962. British Prosobranch Molluscs: Their functional anatomy and ecology: Ray Society, London, 755 p.

Fucks, E., Aguirre, M. & Deschamps, C. M. 2005. Late Quaternary continental and marine sediments of northeastern Buenos Aires province (Argentina): Fossil content and paleoenvironmental interpretation. Journal of South American Earth Sciences, 20: 45-56.

Gallagher, S. J., Kitamura, A, Iryu, Y., Itaki, T., Koizumi, I. & Hoiles, P. W. 2015. The Pliocene to recent history of the Kuroshio and Tsushima Currents: a multi-proxy approach. Progress in Earth and Planetary Science, 2: 23pp.

Galtsoff, P. S. & Merrill A. S. 1962. Notes on shell morphology, growth, and distribution of *Ostrea equestris* Say. Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean, 12 (2): 234-244.

García-Cubas, A. & Reguero, M. 1995. Moluscos de la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México: sistemática y ecología. Hidrobiológica, 5 (1-2): 1-24.

García Rodríguez F., del Puerto, L., Inda, H., Castiñeira, C., Bracco, R., Sprechmann, P. & Scharf, B. 2001. Preliminary paleolimnological study of Rocha lagoon, SE Uruguay. Limnologica, 31: 221-228.

García Rodríguez, F., Sprechmann, P., Mazzeo, N., Metzeltin, D., Lange-Bertalot H. & Ruppel, M. 2002. Nueva especie de diatomea bentónica del Holoceno superior del Uruguay. Revista Geológica Uruguaya, 1 (2): 40-42.

García Rodríguez, F., Metzeltin, D., Sprechmann, P. & Beltrán-Morales, L. F. 2004. Upper Pleistocene and Holocene development of Castillos Lagoon, SE Uruguay. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatsheft, 2004 (11): 641-661.

Garilli, V. 2011. Mediterranean Quaternary interglacial molluscan assemblages: Palaeobiogeographical and palaeoceanographical responses to climate change. Palaeogeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 312: 98-114.

Gayoso, A. M. & Podestá, G. P. 1996. Surface hydrography and phytoplankton of the Brazil-Malvinas currents confluence. Journal of Plankton Research, 18 (6): 941-951.

Gibert, J. M. de, Domènech, R. & Martinell, J. 2007. Bioerosion in shell bed from the Pliocene Roussillon Basin, France: Implications for the (macro) bioerosion ichnofacies model. Acta Palaeontologica Polonica, 54: 783-798.

Giberto, D. A., Bremeca, C. S., Acha, E. M. & Mianzan, H. 2004. Large-scale spatial patterns of benthic assemblages in the SW Atlantic: the Río de la Plata estuary and adjacent shelf waters. Estarine and Coastal Shelf Science, 61: 1–13.

Giménez, L., Borthagaray, A. I., Rodríguez, M., Brazeiro, A. & Dimitriadis, C. 2005. Scale-dependent patterns of macrofaunal distribution in soft-sediment intertidal habitats along a large-scale estuarine gradient. Helgoland Marine Research, 59: 224–236.

Goñi, J. C. & Hoffstetter, R. 1964. Uruguay. Lexique Stratigraphique. International, 5 Amerique Latine, 9ª. CNRS, Paris, 202 pp.

Gordillo, S. 1994. Perforaciones en bivalvos subfósiles y actuales del Canal Beagle, Tierra del Fuego. Ameghiniana, 31(2): 177-185.

Gordillo, S. 2006. The presence of *Tawera gayi* (Hupé in Gay, 1854) (Veneridae, Bivalvia) in southern South America: Did *Tawera* achieve a Late Cenozoic circumpolar traverse?. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 240 (3-4): 587-601.

Gordillo, S. & Amuchástegui, S. N. 1998. Estrategias de depredación del gastrópodo perforador *Trophon geversianus* (Pallas) (Muricoidea: Trophonidae). Malacologia, 39: 83-91.

Gordillo, S. & Isla, F. I. 2011. Faunistic changes between the Middle/Late Pleistocene and the Holocene on the Atlantic coast of Tierra del Fuego: molluscan evidence. Quaternary International, 233: 101–112.

Gordillo, S., Bernasconi, E., Cusminsky, G., Coronato, A. J. & Rabassa, J. O. 2013. Late Quaternary environmental changes in southernmost South America reflected in marine calcareous macro-and-microfossils. Quaternary International, 305: 149-162.

Gordillo, S., Cusminsky, G., Bernasconi, E., Ponce, J. F., Rabassa, J. O. & Pino, M. 2010. Pleistocene marine calcareous macro-and-microfossils of Navarino Island (Chile) as environmental proxies during the last interglacial in southern South America. Quaternary International, 221: 159–174.

Gorzelak, P., Salamon, M. A., Trzęsiok, D. & Niedźwiedzki, R. 2013. Drill holes and predation traces versus abrasion-induced artifacts revealed by tumbling experiments: PLoS ONE, 8 (3): 1–5.

Goso, H., 1972. Cuaternario. Programa de Estudio y Levantamiento de Suelos. Montevideo, 12 pp, informe inédito.

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 (1): 77-89.

Grün, R. Electron Spin Resonance Dating. En: Encyclopedia of Quaternary Science. Elsevier, 1505-1516.

Guerrero, R. A., Acha, E. M., Framiñan, M. B. & Lasta, C. A. 1997. Physical oceanography of the Río de la Plata Estuary, Argentina. Continental Shelf Research, 17 (7): 727–742.

Guilderson, T. P., Burckle, L., Hemming, S. & Peltier, W. R. 2000. Late Plesitocene sea level variations derived from the Argentine shelf. Geochemistry, Geophysics, Geosystems, 1: 2000GC000098.

Gunter, G. 1951. The West Indian tree oyster on the Louisiana coast, and notes on growth of the three Gulf Coast oysters. Science, 113: 516-517.

Hails, J. R., Belperio, A. P., Gostin, V. A. & Sargent, G. E. G. 1984a. The submarine Quaternary stratigraphy of northern Spencer Gulf, South Australia. Marine Geology, 61 (2-4): 345-372.

Hails, J. R., Belperio, A. P. & Gostin, V. A. 1984b. Quaternary sea levels, Northern Spencer Gulf, Australia. Marine Geology, 61 (2-4): 373-389.

Hallam, A. 1994. An outline of Phanerozoic Biogeography, 245 pp. Oxford University Press.

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

Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica, 4 (1): 9 pp.

Harper, D. A. T. (ed.). 1999. Numerical Palaeobiology. John Wiley & Sons.

Harper, E. M. 2002. Plio-Pleistocene octopod drilling behavior in scallops from Florida. Palaios, 17 (3): 292–296.

Harper, E. M. & Peck, L. S. 2003. Predatory behaviour and metabolic costs in the Antarctic muricid gastropod *Trophon longstaffi*. Polar Biology, 26: 208–217.

Harry, H. W. 1967. A review of the living Tectibranch snails of the genus *Volvulella*, with descriptions of a new subgenus and species from Texas. The Veliger, 10 (2): 133-147.

Hays, G. C., Richardson, A. J. & Robinson, C. 2005. Climate change and marine plankton. Trends in Ecology and Evolution, 20 (6): 337- 344.

Hays, J. D., Imbrie, J. & Shackleton, N. J. 1976. Variations in the Earth's Orbit: pacemaker of the ice ages. Science, 194: 1121-1132.

Hearty, P. J., Hollin, J. T., Neumann, A. C., O'Leary, M. J. & McCulloch, M. 2007. Global sea-level fluctuations during the Last Interglaciation (MIS 5e). Quaternary Science Reviews, 26: 2090–2112.

Hellberg, M. E., Balch, D. P. & Roy, K. 2001. Climate-driven range expansion and morphological evolution in a marine gastropod. Science, 292: 1707- 1710.

Helmens, K. F. 2014. The Last Interglacial-Glacial cycle (MIS 5-2) re-examined based on long proxy records from central and northern Europe. Quaternary Science Reviews, 86: 115-143.

Herbert, T. D., Yasuda, M. & Burnett, C. 1995. Glacial-interglacial sea-surface temperature record inferred from alkenone unsaturation indicies, site 893, Santa Barbara Basin. En: Kennett, J. P., Baldauf, J. G. & Lyles, M. (Eds.): Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, 146 (2): 257-264.

Herbert, T. D., Schuffert, J. D., Andreasen, D., Heusser, L., Lyle, M., Mix, A., Ravelo, A. C., Stott, L. D. & Herguera, J. C. 2001. Collapse of the California Current during glacial maxima linked to climate change on land. Science, 293: 71-76.

Herbert, G. S. & Dietl, G. P. 2002. Tests of the escalation hypothesis: the role of multiple predators. Geological Society of America Abstracts with Programs, 34 (6): 538-539.

Heusser, L. E. 2000. Rapid oscillations in western North America vegetation and climate during oxygen isotope stage 5 inferred from pollen data from Santa Barbara Basin (Hole 893A). Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 161: 407–421.

Hillaire-Marcel, C., Carro, O., Causse, Ch., Goy, J. L. & ZAZO, C. 1986. Th-U dating of *Strombus bubonius* - bearing marine terraces in southeastern Spain. Geology, 14: 613-616.

Hodgson, D. A., Verleyen, E., Vyverman, W., Sabbe, K., Leng, M. J., Pickering, M. D. & Keely, B. J. 2009. A geological constraint on relative sea level in Marine

Isotope Stage 3 in the Larsemann Hills, Lambert Glacier region, East Antarctica (31366 - 33228 cal yr BP). Quaternary Science Reviews, 28: 2689–2696.

Holbrook, S. J., Schmitt, R. J. & Stephens, J. S. 1997. Changes in an assemblage of temperate reef fishes associated with a climate shift. Ecological Applications, 7(4): 1299- 1310.

Hsu, J. T., Leonardt, E. M. & Wehmiller, J. F. 1989. Aminostratigraphy of Peruvian and Chilean Quaternary marine terraces. Quaternary Science Reviews, 8: 255-262.

Huber, M. 2010a. Compendium of bivalves. A full-color guide to 3,300 of the world's marine bivalves. A status on Bivalvia after 250 years of research. Hackenheim: ConchBooks, 901 pp.

Huber, M. 2010b. Formal description and designation of holotypes for 23 bivalve species and type species for 2 bivalve genera (Mollusca: Bivalvia). Conchylia 41(1): 1-32.

Huber, C., Leuenberger, M., Spahni, R., Flückiger, J., Schwander, J., Stocker, T. F., Johnsen, S., Landais, A. & Jouzel, J. 2006. Isotope calibrated Greenland temperature record over Marine Isotope Stage 3 and its relation to CH_4. Earth and Planetary Science Letters, 243: 504–519.

Hurst, A. 1965. The feeding habits of *Nassarius vibex* (Say). Journal of Molluscan Studies, 36 (5): 313-317.

Hutchins, L. W. 1947. The bases for temperature zonation in geographical distribution. Ecological Monographs, 17 (3): 325-335.

Ihering, H. von. 1907. Les mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé Supérieur de l´Argentine. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, 7 (3 Série): 1-611.

Ihering, H. von. 1923. Transgression des Meeres während der Ablagerung der Pampas. Archiv für Molluskenkunde, 55 (5): 183-193.

Imbrie, J., Boyle, E. A., Clemens, S., Duffy, A., Howard, W., Kukla, G., Kutzbach, J., Martinson, D. G., McIntyre, A., Mix, A. C., Molfino, B., Morley, J. J., Peterson, L. C., Pisias, N. G., Prell, W. L., Raymo, M. E., Shackleton, N. J. & Toggweiler, J. R. 1992. On the structure and origin of major glaciation cycles: 1. Linear responses to Milankovitch forcing. Paleoceanography, 7: 701–738.

Imbrie, J., Berger, A., Boyle, E. A., Clemens, S. C., Duffy, A., Howard, W. R., Kukla, G., Kutzbach, J., Martinson, D. G., Mcintyre, A., Mix, A. C., Molfino, B., Morley, J. J., Peterson, L. C., Pisias, N. G., Prell, W. L., Raymo, M. E.,

Shackleton, N. J. & Toggweiler, J. R. 1993. On the structure and origin of major glaciation cycles 2. The 100000-year cycle. Paleoceanography, 8 (6): 699-736.

Imbrie, J. Z., Imbrie-Moore, A. & Lisiecki, L. E. 2011. A phase-space model for Pleistocene ice volume. Earth and Planetary Science Letters, 307: 94-102.

Iriondo, M. 2004. The littoral complex at the Paraná River mouth. Quaternary International, 114:143–154.

Isla, F. I. & Schnack, E. J. 2016. Sea level changes during Marine Isotopic Stage 3 in Argentina. En: Gasparini, G.,M., Rabassa, J., Deschamps, M. C. & Tonni, E. P.: Marine Isotope Stage 3 in Southern South America 60 KA B.P.-30 KA B.P. Springer Earth System Sciences, 147- 154.

Isls, F. I., Rutter, N. W., Schnack, E. J. & Zárate, M. A. 2000. La transgresión Belgranense en Buenos Aires. Una revisión a cien años de su definición. Revista Cuaternario y Ciencias Ambientales, 4: 3-14.

Jouzel, J., Masson-Delmotte, V., Cattani, O., Dreyfus, G., Falourd, S., Hoffmann, G., Minster, B., Nouet, J., Barnola, J. M., Chappellaz, J., Fischer, H., Gallet, J. C., Johnsen, S., Leuenberger, M., Loulergue, L., Luethi, D., Oerter, H., Parrenin, F., Raisbeck, G., Raynaud, D., Schilt, A., Schwander, J., Selmo, E., Souchez, R., Spahni, R., Stauffer, B., Steffensen, J. P., Stenni, B., Stocker, T. F., Tison, J. L., Werner, M. & Wolff, E. W. 2007. Orbital and millennial Antarctic climate variability over the past 800,000 years. Science, 317: 793–796.

Kaas, P. & Van Belle, R. 1990. Monograph of Living Chitons (Mollusca: Polyplacophora). 4 Suborder Ischnochitonina: Ischnochitonidae: Ischnochitoninae (Continued) Additions to vols 1, 2 and 3. E. J. Brill, Leiden.

Kennedy, G. L. 1974. West American Cenozoic Pholadidae (Mollusca: Bivalvia). San Diego Society of Natural History Memoirs, 8: 1-128.

Kennett, J. P. & Venz, K. 1995. Late Quaternary climatically related planktonic foraminiferal assemblage changes: hole 893A, Santa Barbara Basin, California. En: Kennett, J. P., Baldauf, J. G. & Lyles, M. (Eds.): Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, 146 (2): 281-293.

Kitamura, A. & Ubukata, T. 2003. The sequence of local recolonization of warm-water marine molluscan species during a deglacial warming climate phase: a case study from the early Pleistocene of the Sea of Japan. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 199: 83–94.

Kitchell, J. A. 1986. The evolution of predator–prey behavior: naticid gastropods and their molluscan prey. En Nitecki, M. & Kitchell, J. A. (eds.): Evolution of Animal Behavior, Paleontological and Field Approaches: Oxford University Press, New York, p. 88–110.

Kohn, A. J. & Arua, I. 1999. An Early Pleistocene molluscan assemblage from Fiji: gastropod faunal composition, paleoecology and biogeography. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 146: 99–145.

Kopp, R. E., Simons, F. J., Mitrovica, J. X., Maloof, A. C. & Oppenheimer, M. 2009.Probabilistic assessment of sea level during the last interglacial stage. Nature, 462: 863-868.

Kowalewski, M. 2004. Drill holes produced by the predatory gastropod *Nucella lamellosa* (Muricidae): Palaeobiological and ecological implications. Journal of Molluscan Studies, 70: 359–370.

Kraglievich, L. 1928. Apuntes sobre la Geología y Paleontología de la República Oriental del Uruguay. Revista de los Amigos de la Arqueología, 2: 5–61.

Kraglievich, L. 1932. Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo, 2 (3): 257-320.

Kukla, G. J., Bender, M. L., de Beaulieu, J.-L., Bond, G., Broecker, W. S., Cleveringa, P., Gavin, J. E., Herbert, T. D., Imbrie, J., Jouzel, J., Keigwin, L. D., Knudsen, K.-L., McManus, J. F., Merkt, J., Muhs, D. R., Mueller, H., Poore, R. Z., Porter, S. C., Seret, G., Shackleton, N. J., Turner, C., Tzedakis, P. C. & Winograd, I. J. 2002. Last interglacial climates. Quaternary Research, 58: 2–13.

Lambeck, K., Purcell, A. & Dutton, A. 2012. The anatomy of interglacial sea levels: The relationship between sea levels and ice volumes during the Last Interglacial. Earth and Planetary Science Letters, 315-316: 4–11.

Lamothe, M. 2016. Luminescence dating of interglacial coastal depositional systems: Recent developments and future avenues of research. Quaternary Science Reviews, 146: 1-27.

Landais, A., Masson-Delmotte, V., Stenni, B., Selmo, E., Roche, D. M., Jouzel, J., Lambert, F., Guillevic, M., Bazin, L., Arzel, O., Vinther, B., Gkinis, V. & Popp, T. 2015. A review of the bipolar see-saw from synchronized and high resolution ice core water stable isotope records from Greenland and East Antarctica. Quaternary Science Reviews, 114: 18-32.

Lang, N. & Wolff, E. W. 2011. Interglacial and glacial variability from the last 800 ka in marine, ice and terrestrial archives. Climates of the Past, 7: 361–380.

Larrañaga, R. J. 1990. Nuevos aportes mocropaleontológicos (Bacillariophyta) en sedimentos Platenses (Fm. Villa Soriano, Holoceno). Actas I Congreso Uruguayo de Geología: 11-14.

Layerle, C. & Scarabino, V. 1984. Moluscos del frente marítimo uruguayo entre 9 y 78 m de profundidad: análisis biocenológico. Contribuciones (Departamento de Oceanografía, Facultad de Humanidades y Ciencias), 1 (9): 1-17.

Lee-Yaw, J., Kharouba, H., Bontrager, M., Mahony, C., Csergő, A., Noreen, A. M. E., Li, Q., Schuster, R. & Angert, A. L. 2016. A synthesis of transplant experiments and ecological niche models suggests that range limits are often niche limits. Ecology Letters, 19: 710-722.

Leighton, L. R. 2002. Inferring predation intensity in the marine fossil record. Paleobiology, 28 (3): 328–342.

Lentini, C. A. D., Campos, E. J. D. & Podestá, G. G. 2000. The annual cycle of satellite derived sea surface temperature on the western South Atlantic shelf. Revista Brasileira de Oceanografía, 48 (2): 93-105.

Lentini, C. A. D., Podestá, G. G., Campos, E. J .D. & Olson, D. B. 2001. Sea surface temperature anomalies on the Western South Atlantic from 1982 to 1994. Continental Shelf Research, 21: 89-112.

Lisiecki, L. E. & Raymo, M. E. 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}O$ records. Paleoceanography, 20: PA1003.

Long, J. & Stoy, P. 2013. Quantifying the periodicity of Heinrich and Dansgaard-Oeschger events during Marine Oxygen Isotope Stage 3. Quaternary Research, 79: 413–423.

Lopes, R. P. & Simone, L. R. L. 2012. New fossil records of Pleistocene marine mollusks in southern Brazil. Revista Brasileira de Paleontología, 15 (1): 49–56.

Lopes, R. P., Dillenburg, S. R., Schultz, C. L., Ferigolo, J., Ribeiro, A. M., Pereira, J. C., Holanda, E. C., Pitana, V. G. & Kerber, L. 2014a. The sea-level highstand correlated to marine isotope stage (MIS) 7 in the coastal plain of the state of Rio Grande do Sul, Brazil. Annais da Academia Brasileira de Ciencias, 86 (4): 1573-1595.

Lopes, R. P., Kinoshita, A., Baffa, O., Figueiredo, A. M. G., Dillenburg, S. R., Schultz, C. & Pereira, J. C. 2014b. ESR dating of Pleistocene mammals and marine shells

from the coastal plain of Rio Grande do Sul state, southern Brazil. Quaternary International, 352: 124-134.

Lopes, R. P., Simone, L. R. L., Dillenburg, S. R., Schultz, C. L. & Pereira, J. C. 2013. A Middle Pleistocene marine molluscan assemblage from the southern coastal plain of Rio Grande do Sul State, Brazil. Revista Brasileira de Paleontologia, 16 (3): 343–360.

López Laborde, J. 1998. Capítulo 1. Marco geomorfológico y geológico del Río de la Plata. En Wells, P. G. & Daborn, G. R. (Eds.): El Río de la Plata –Una revisión ambiental. Un informe del Proyecto ECOPLATA. 1-16. Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, Canadá, 256 pp.

Lorenzo, N. & Verde, M. 2004. Estructuras de bioerosión en moluscos marinos de la Formación Villa Soriano (Pleistoceno tardío – Holoceno) de Uruguay: Revista Brasilera de Paleontologia, 7: 319–328.

Lowe, J. J. & Walker, M. 2014. Reconstructing Quaternary Environments. 3rd Edition, Routeledge, Taylor & Francis Group, 523 pp.

Lucena, J. M. de, Oliveira de Meirelles, C. A. & Matthews-Cascon, H. 2012. Feeding behavior of *Nassarius vibex* (Gastropoda: Nassariidae). Arquivos de Ciencia do Mar, 45 (2): 60 – 67.

Ludwig, K. R., Muhs, D. R., Simmons, K. R., Halley, R. B. & Shinn, E. A. 1996. Sea-level records at 80 ka from tectonically stable platforms: Florida and Bermuda. Geology, 24 (3): 211–214.

Lutaenko, K. A. 1993. Climatic optimun during the Holocene and the distribution of warm-water mollusks in the Sea of Japan. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 102: 273- 281.

Macsotay, O. & Caceres Hernandez, R. 2005. Palaeoclimatology of the Pleistocene-Holocene using marine molluscs and hermatypic corals from northern Venezuela. Transactions of the 16th Caribbean Geological Conference, Barbados. Caribbean Journal of Earth Science, 39: 93-104.

Magurran, A. E. 1998. Ecological diversity and its measuerment. Princeton University Press.

Mallinson, D., Burdette, K., Mahan, S. & Brook, G. 2008. Optically stimulated lumninescense age controls on late Pleistocene and Holocene coastal lithosomes, North Carolina, USA. Quaternary Research, 69: 97–109.

Manceñido, M. O. & Griffin, M., 1988. Distribution and palaeoenvironmental significance of the genus Bouchardia (Brachiopoda, Terebratellidina): its bearing on the Cenozoic evolution of the South Atlantic. Revista Brasileira de Geociencias, 18 (2): 201-211.

Marcus, Ev. 1970. Opisthobranchs from Northern Brazil. Bulletin of Marine Science, 20 (4): 922-951.

Marcus, Ev. 1974. On some Cephalaspidea (Gastropoda: Opisthobranchia) from the western and middle Atlantic warm waters. Bulletin of Marine Science 24 (2): 300-371.

Marcus, Ev. & Marcus, Er. 1960. Opisthobranchs from American Atlantic warm waters. Bulletin of the Gulf Marine Science and Caribbean, 10 (2): 129-203.

Margalef, R. 1980. Ecología. Ediciones Omega, S.A., Barcelona, 951 pp.

Martínez, S. 1983. Invertebrados fósiles holocenos del Departamento de Rocha, Uruguay (Mollusca y Crustacea). Resúmenes y comunicaciones de las Jornadas de Ciencias Naturales, 3: 46-47.

Martínez, S., 1988. Moluscos fósiles holocenos de la margen occidental de la Laguna Merín (Formación Villa Soriano, Uruguay). Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 6: 409-418.

Martínez, S. 1990. Taphonomy and Paleoecology of Holocene mollusks from the western margin of the Merin Lagoon (Villa Soriano Fm., Uruguay). Quaternary of South America & Anctartic Peninsula, 7: 121-135.

Martínez, S. 1994. Bioestratigrafía (Invertebrados) de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay). Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 346pp.

Martínez, S. 2008. Shallow water Asteroidea and Ophiuroidea of Uruguay: composition and biogeography. Revista de Biología Tropical, 56 (3): 205-214.

Martínez, S. & del Río, C. J. 2002. Las provincias malacológicas miocenas y recientes del Atlántico sudoccidental. Anales de Biología, 24: 121-130.

Martínez, S. & del Río, C. J. 2005. Las ingresiones marinas del Neógeno en el sur de Entre Ríos (Argentina) y Litoral Oeste de Uruguay y su contenido malacológico. En: Aceñolaza, F.G. (ed.): Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino II. INSUGEO, Miscelánea 14: 13- 26.

Martínez, S. & Mooi R. 2005. Extinct and extant sand dollars (Clypeasteroida: Echinoidea) from Uruguay. Revista de Biología Tropical, 53 (3): 1-7.

Martínez, S. & Rojas, A. 2013. Relative sea level during the Holocene in Uruguay. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 374: 123-131.

Martínez, S., del Río, C. & Rojas, A. 2013. Biogeography of the Quaternary Molluscs of the Southwestern Atlantic Ocean. Springer Briefs in Earth System Sciences, South America and the Southern Hemisphere.

Martínez, S., del Río, C. & Rojas, A. 2016. A Pleistocene (MIS 5e) mollusk assemblage from Ezeiza (Buenos Aires Province, Argentina). Journal of South American Earth Sciences, 70: 174-187.

Martínez, S., Rojas, A., Ubilla, M., Verde, M., Perea, & Piñeiro, G. 2006. Molluscan assemblages from the marine Holocene of Uruguay: composition, geochronology, and paleoenvironmental signals. Ameghiniana, 43 (2): 385-397.

Martínez, S. & Ubilla, M. 2004. El Cuaternario de Uruguay. En Veroslavsky, G., Ubilla, M. & Martínez, S. (Eds.). Cuencas sedimentarias de Uruguay: Geología, paleontología y recursos naturales. Cenozoico. 195–228. DIRAC, Montevideo.

Martínez, S., Ubilla, M., Verde, M., Perea, D., Guérèquiz, R., & Piñeiro, G. 1998. Geocronología, Tafonomía y Paleoecología de asociaciones de moluscos del Cuaternario marino del Uruguay. Actas II Congreso uruguayo de Geología, 194.

Martínez, S., Ubilla, M., Verde, M., Perea, D., Rojas, A., Guérèquiz, R. & Piñeiro, G. 2001. Paleoecology and geochronology of Uruguayan coastal marine Pleistocene deposits. Quaternary Research, 55: 246–254.

Masello, A. & Menafra, R. 1998. Comunidades macrobentónicas de la zona costera uruguaya y áreas adyacentes. En Wells, P. G. & Daborn, G. R. (Eds.): El Río de la Plata –Una revisión ambiental. Un informe del Proyecto ECOPLATA. 117-167. Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, Canadá, 256 pp.

Masson-Delmotte, V., Dreyfus, G., Braconnot, P., Johnsen, S., Jouzel, J., Kageyama, M., Landais, A., Loutre, M. F., Nouet, J., Parrenin, F., Raynaud, D., Stenni, B. & Tuenter, E. 2006. Past temperature reconstructions from deep ice cores: relevance for future climate change. Climate of the Past, 2: 145–165.

Masson-Delmotte, V., Stenni, B., Pol, K., Braconnot, P., Cattani, O., Falourd, S., Kageyama, M., Jouzel, J., Landais, A., Minster, B., Barnola, J. M., Chappellaz, J., Krinner, G., Johnsen, S., Röthlisberger, R., Hansen, J., Mikolajewicz, U. & Otto-Bliesner, B. 2010. EPICA Dome C record of glacial and interglacial intensities. Quaternary Science Reviews, 29: 113-128.

Matteucci, R. Manni, R. & Di Bella, L. 2012. Echinoid grazing traces on ostreid shell-ground from the Pliocene Ficulle quarry (central Italy). Journal of Mediterranean Earth Sciences, 4: 71-79.

Mayoral, E. 1988. *Pennatichnus* nov. ichnogen.; *Pinaceocladichnus* nov. ichnogen. e *Iramena*. Huellas de bioerosión debidas a Bryozoa perforantes (Ctenostomata, Plioceno Inferior) en la Cuenca del Bajo Guadalquivir. Revista Española de Paleontología, 3: 13-22.

McCulloch, M. T. & Esat, T. 2000. The coral record of last interglacial sea levels and sea surface temperatures. Chemical Geology, 169: 107–129.

Meco, J., Guillou, H., Carracedo, J. L., Lomoschitz, A., Ramos, A. J. G. & Rodríguez Yánez, J. J. 2002. The maximum warmings of the Pleistocene world climate recorded in the Canary Islands. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 185: 197–210.

Medina-Elizalde, M. 2013. A global compilation of coral sea-level benchmarks: Implications and new challenges. Earth and Planetary Science Letters, 362: 310–318.

Menafra, R., Rodríguez, L., Scarabino, F. & Conde, D. 2006. Bases para la conservacion y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre, 667 pp.

Meyers, S. R., Sageman, B. B. & Pagani, M. 2008. Resolving Milankovitch: consideration of signal and noise. American Journal of Science, 308: 770 –786.

Mianzan, H., Lasta, C., Acha, M., Guerrero, R., Macchi, G. & Bremen, C. 2001. The Río de la Plata Estuary, Argentina-Uruguay. En: Seeliger, U. & Kjerfve, B. (Eds): Coastal Marine Ecosystems of Latin America. Springer-Verlag, Berlin.

Mikkelsen, P. M. & Bieler, R. 2008. Seashells of Southern Florida: Living marine mollusks of the Florida Keys and adjacent regions. Bivalves. Princeton Univ. Press., New Jersey, 503 pp.

Miller, G. H., Brigham-Grette, J., Alley, R. B., Anderson, L., Bauch, H. A., Douglas, M. S. V., Edwards, M. E., Elias, S. A., Finney, B. P., Fitzpatrick, J. J., Funder, S. V., Geirsdóttir, A., Herbert, T. D., Hinzman, L. D., Kaufman, D. S., MacDonald, G. M., Polyak, L., Robock, A., Serreze, M. C., Smol, J. P., Spielhagen, R., White, J. W. C., Wolfe, A. P. & Wolff, E. W. 2013. Paleoclimate, Paleoclimate history of the Arctic. En: Encyclopedia of Quaternary Science. Elsevier, 113-125.

Miller, G. H., Mode, W. N., Wolfe, A. P., Sauer, P. E., Bennike, O., Forman, S. L., Short, S. K. & Stafford Jr., T. W. 1999. Stratified interglacial lacustrine sediments

from Baffin Island, Arctic Canada: chronology and paleoenvironmental implications. Quaternary Science Reviews, 18: 789–810.

Möller, Jr O. O., Piola, A. R., Freitas, A. C., Campos, E. J. D. 2008. The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. Continental Shelf Research, 28: 1607–1624.

Mones, A. 1976. Notas paleontológicas uruguayas, III. Vertebrados fósiles nuevos o poco conocidos (Chondrichthyes, Osteichthyes, Amphibia, Mammalia). Ameghiniana, 12 (4): 343- 349.

Montesinos, M., Ramos, A. J. G., Lomoschitz, A., Coca, J., Redondo, A., Betancort, J. F. & Meco, J. 2014. Extralimital Senegalese species during Marine Isotope Stages 5.5 and 11in the Canary Islands (29° N): Sea surface temperature estimates. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 410: 153–163.

Mora, O. 1979. Contribución al conocimiento del yacimiento del Neo-Pleistoceno ubicado en la Zona Franca del Puerto de Nueva Palmira, Departamento de Colonia. Trabajo final de pasaje de curso, Curso de Paleontología, Facultad de Humanidades y Ciencias de la Educación, Montevideo (inédito).

Morton, B. 2003. Observations on the feeding behavior of *Nassarius clarus* (Gastropoda: Nassariidae) in Shark Bay, Western Australia. Molluscan Research, 23: 239-249.

Morton, B. & Chan, K. 1997. First report of shell boring predation by a member of the Nassariidae (Gastropoda). Journal of Molluscan Studies, 63: 476-478.

Morton, B. & Chan, K. 1998. Scavenging behaviour of *Nassarius pauperus* (Gastropoda, Nassariidae) from the dynamic subtidal sands of Lobster Bay, Cape D'Aguilar Marine Reserve, Hong Kong. En Morton, B. (Ed): The marine flora and fauna of Hong Kong and Southern China, V: 256-266.

Mourelle, D., Prieto, A. R., Pérez, L., García Rodríguez, F. & Borel, C. M. 2015. Mid and late Holocene multiproxy analysis of environmental changes linked to sea-level fluctuation and climate variability of the Río de la Plata estuary. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 421: 75–88.

Muhs, D. R., Simmons, K. R. & Steinke, B. 2002. Timing and warmth of the Last Interglacial period: new U-series evidence from Hawaii and Bermuda and a new fossil compilation for North America. Quaternary Science Reviews, 21: 1355–1383.

Muhs, D. R., Groves, L. T. & Schumann, R. R. 2014a. Interpreting the paleozoogeography and sea level history of thermally anomalous marine terrace faunas: a case study from the Last Interglacial Complex of San Clemente Island, California. Monographs of the Western North American Naturalist, 7: 82-108.

Muhs, D. R., Meco, J. & Simmons, K. R., 2014b. Uranium-series ages of corals, sea level history, and palaeozoogeography, Canary Islands, Spain: an exploratory study for two Quaternary interglacial periods. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 394: 99-118.

Muhs, D. R., Pandolfi, J. M., Simmons, K .R. & Schumann, R. 2012a. Sea-level history of past interglacial periods from uranium-series dating of corals, Curaçao, Leeward Antilles islands. Quaternary Research, 78: 157–169.

Muhs, D. R., Simmons, K. R., Schumann, R. & Halley, R. B. 2011. Sea-level history of the past two interglacial periods: new evidence from U-series dating of reef corals from south Florida. Quaternary Science Reviews, 30: 570–590.

Muhs, D. R, Simmons, K. R., Schumann, R. R., Groves, L. T., Mitrovica, J. X. & DeAnna, L. 2012b. Sea-level history during the Last Interglacial complex on San Nicolas Island, California: implications for glacial isostatic adjustment processes, paleozoogeography and tectonics. Quaternary Science Reviews, 37: 1-25.

Murray-Wallace, C. V. 2002. Pleistocene coastal stratigraphy, sea-level highstands and neotectonism of the southern Australian passive continental margin—a review. Journal of Quaternary Science, 17 (5-6): 469–489.

Murray-Wallace, C. V. & Belperio, A. P. 1991. The last interglacial shoreline in Australia – A review. Quaternary Science Reviews, 10 (5): 441–461.

Murray-Wallace, C. V., Beu, A. G., Kendrick, G. W., Brown, L. J., Belperio, A. P.& Sherwood, J. E. 2000. Palaeoclimatic implications of the occurrence of the arcoid bivalve *Anadara trapezia* (Deshayes) in the Quaternary of Australasia. Quaternary Science Reviews, 19 (6): 559–590.

Murray-Wallace, C. V. & Woodroffe, C. 2014. Quaternary Sea-Level changes, a global perspective. Cambridge University Press, 484pp.

Nagy, G. J., Severov, D. N., Pshennikov, V. A., De los Santos, M., Lagomarsino, J. J., Sans, K. & Morozov, E. G. 2008. Rio de la Plata estuarine system: Relationship between river flow and frontal variability. Advaces in Space Research, 41: 1876–1881.

Nagy, G. J., Martínez, C. M., Caffera, R. M., Pedrosa, G., Forbes, E. A., Perdomo, A. C. & López Laborde, J. 1998. Capítulo 2. Marco hidrológico y climático del Río de la Plata. En Wells, P. G. & Daborn, G. R. (Eds.): El Río de la Plata –Una revisión ambiental. Un informe del Proyecto ECOPLATA. 17-70. Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, Canadá, 256 pp.

Navarro, R. 1990. A brief review on the knowledge on the Quaternary of the Southern and Southeastern Coast of Uruguay. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 7: 107-117.

Nielsen, J. K., Hanken, N.-M, Nielsen, J. K. & Hansen, K. S. 2006. Biostratigraphy and palaeoecology of the marine Pleistocene of Rhodes, Greece: Scleractinia, Serpulidae, Mollusca and Brachiopoda. Bulletin of Geosciences, 81 (3): 173–196.

Nørgaard-Pedersen, N., Mikkelsen, N., Lassen, S. J., Kristoffersen, Y., Sheldon, E., 2007. Arctic Ocean sediment cores off northern Greenland reveal reduced sea ice concentrations during the last interglacial period. Paleoceanography, 22: PA1218.

North Greenland Ice Core Project Members. 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. Nature, 431:147–151.

O'Brien, S. R., Mayewski, P. A., Meeker, L. D., Meese, D. A., Twickler, M. S. & Whitlow. S. I. 1995. Complexity of Holocene Climate as Reconstructed From a Greenland Ice Core. Science, 270: 1962-64.

Odebrecht, C. & Castello, J. P. 2001. The Convergence Ecosystem in the Southwest Atlantic. En: Seeliger, U. & Kjerfve, B. (Eds): Coastal Marine Ecosystems of Latin America. Springer-Verlag, Berlin.

Ohnheiser, L. T. & Malaquias, M. A. 2013. Systematic revision of the gastropod family Philinidae (Mollusca: Cephalaspidea) in the north-east Atlantic Ocean with emphasis on the Scandinavian Peninsula. Zoological Journal of the Linnean Society, 167: 273–326.

Oldfield, F. 2004. Some personal perspectives on the role of Quaternary science in global change studies. Global and Planetary Change, 40: 3-9.

O'Leary, M. J., Hearty, P. J., Thompson, W. G., Raymo, M. E., Mitrovica, J. X. & Webster J. M. 2013. Ice sheet collapse following a prolonged period of stable sea level during the last interglacial. Nature Geoscience, 6: 796-800.

Olson, D. B., Podestá, G. P, Evans, R. H. & Brown, O. B. 1988. Temporal variations in the separation of Brazil and Malvinas Currents. Deep-Sea Research, 35 (12): 1971-1990.

Orombelli, G., Maggi, V. & Delmonte, B. 2010. Quaternary stratigraphy and ice cores. Quaternary International, 219: 55–65.

Ortlieb, L., Devries, T. & Diaz, A. 1990. Ocurrencia de *Chione broggi* (Pilsbry & Olsson, 1943) (Pelecypoda) en depositos litorales cuaternarios del sur del Perú: implicaciones paleoceanográficas. Boletín de la Sociedad Geológica de Perú, 81: 127–134.

Otto-Bliesner, B., Marshall, S., Overpeck, J., Miller, G. & Hu, A. 2006. Simulating Arctic climate warmth and icefield retreat in the Last Interglaciation. Science, 311: 1751–1753.

Pahari, A., Mondal, S., Bardhan, S., Sarkar, D., Saha, S. & Buragohain, D. 2016. Subaerial naticid gastropod drilling predation by Natica tigrina on the intertidal molluscan community of Chandipur, Eastern Coast of India. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 451: 110–123.

Pahnke, K. & Sachs, J. P. 2006. Sea surface temperatures of southern midlatitudes 0–160 kyr B.P. Paleoceanography, 21: 17pp.

Palacio, F. J. 1982. Revisión Zoogeográfica marina del sur de Brasil. Boletim del Insituto Oceanográfico de Sao Paulo, 31 (1): 69-92.

Pappalardo, M., Aguirre, M., Bini, M., Consoloni, I., Fucks, E., Hellstrom, J., Isola, I., Ribolini, A. & Zanchetta, G. 2015. Coastal landscape evolution and sea-level change: a case study from Central Patagonia (Argentina). Zeitschrift für Geomorphologie, 59 (2): 145–172.

Parham, P. R., Riggs, S. R., Culver, S. J., Mallinson, D. A. & Wehmiller, J. F. 2007. Quaternary depositional patterns and sea-level fluctuations, northeastern North Carolina. Quaternary Research, 67: 83–99.

Parodiz, J. J. 1955. Una nueva especie de *Triphora* del Uruguay (Moll. Prosobr.). Neotrópica, 1 (4): 59-60.

Parodiz, J. J. 1962. Los moluscos marinos del pleistoceno rioplatense. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 1 (2): 29-46.

Pastorino, G. 1991. The genus *Chama* Linné (Bivalvia) in the marine Quaternary of northern Patagonia, Argentina. Journal of Paleontology, 65 (5): 756–759.

Pastorino, G. 2000. Asociaciones de moluscos de las terrazas marinas de Río Negro y Chubut, Argentina. Ameghiniana, 37 (2): 131-156.

Perea, D. 1982. Datos sobre la variación en la relación largo-altura en valvas fósiles y actuales de *Erodona mactroides* Daudin (Mollusca, Bivalvia). Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 6 (43): 49-56.

Perea, D. & Ubilla, M. 1981. Estudio preliminar de la ictiofauna fósil marina de las costas del Departamento de Rocha, Uruguay. Resúmenes y comunicaciones de las Jornadas de Ciencias Naturales, 2: 25-26.

Pereira de Medina, N. 1959. "Syrnolopsinae" en el Río de la Plata, República Oriental del Uruguay. Neotrópica, 5 (17): 51-55.

Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R. & Reynolds, J. D. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science, 308: 1912-1915.

Petit, J.-R., Jouzel, J., Raynaud, D., Barkov, N. I., Barnola, J. M., Basile, I., Bender, M., Chappellaz, J., Davis, M., Delaygue, G., Delmotte, M., Kotlyakov, V. M., Legrand, M., Lipenkov, V. Y., Lorius, C., Pepin, L., Ritz, C., Saltzman, E. & Stievenard, M. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420000 years from the Vostok ice core, Antarctica. Nature, 399: 429–436.

Pilsbry, H. A. 1893. Manual of Conchology; structural and systematic. Polyplacophora, (chitons.) Acanthochitidæ, Cryptoplacidæ and appendix. Tectibranchiata. Vol. XV: 1- 436.

Pilsbry, H. A. 1895. Manual of Conchology; structural and systematic. Philinidae, Gastropteridae, Aglajidae, Aplysiidae, Oxynoeidae, Runcinidae, Umbraculidae, Pleurobranchidae. Vol. XVI: 1-262.

Pimenta, A. D. & Absalão, R. S. 2001. The genera *Bacteridium* Thiele, 1929 and *Careliopsis* Mörch, 1875 (Gastropoda: Pyramidellidae) from the east coast of South America. Bolletino Malacológico, Roma 37 (1-4): 41-48.

Pimenta, A. D. & Absalão, R. S. 2002. On the taxonomy of *Turbonilla puncta* (C.B. Adams, 1850) (Gastropoda, Pyramidellidae), with the description of a new species from Brazil and remarks on other western Atlantic species. Zootaxa, 78: 1-16.

Pimenta, A. D. & Absalão, R. S. 2004. Review of the genera *Eulimastoma* Bartsch, 1916 and *Egila* Dall & Bartsch, 1904 (Mollusca, Gastropoda, Pyramidellidae) from Brazil. Zoosystema, 26 (2) : 157-173.

Pimenta, A. D. & Absalão, R. S. 2004. Fifteen new species and ten new records of *Turbonilla* Risso, 1826 (Gastropoda, Heterobranchia, Pyramidellidae) from Brazil. Bollettino Malacológico, 39 (5-8): 113-140.

Pimenta, A. D., Santos, F. N. & Absalão, R. S. 2008. Review of the genera *Ividia*, *Folinella*, *Menestho*, *Pseudoscilla*, *Tryptichus* and *Peristichia* (Gastropoda, Pyramidellidae) from Brazil, with descriptions of four new species. The Veliger, 50 (3): 171-184.

Piola, A. R., Campos, E. J. D., Moller Jr., O. O., Charo, M. & Martínez, C. 2000. Subtropical Shelf Front off eastern South America. Journal of Geophysical Research, 105 (C3): 6565-6578.

Piñeiro, G. & Verde, M. 1999. Osteología y paleoecología de Sciaenidos (Teleostei, Perciformes) de la Formación Villa Soriano (Holoceno) de Uruguay. Geociências, IV (6): 19-27.

Piñeiro, G., Scarabino, F. & Verde, M. 1992. Una nueva localidad fosilífera del Holoceno marino de Uruguay (Punta Rasa, Departamento de Maldonado). Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay, 7: 61-62.

Polyak, L., Alley, R. B., Andrews, J. T., Brigham-Grette, J., Cronin, T. M., Darby, D. A., Dyke, A. S., Fitzpatrick, J. J., Funder, S., Holland, M., Jennings, A. E., Miller, G. H., O'Regan, M., Savelle, J., Serreze, M., St. John, K., White, J. W. C. & Wolff, E. 2010. History of sea ice in the Arctic. Quaternary Science Reviews, 29: 1757-1778.

Pörtner, H. O. 2001. Climate change and temperature –dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. Naturwissenschaften, 88: 137-146.

Potter, P. E. 1998. The Mesozoic and Cenozoic paleodrainage of South America: a natural history. Journal of South American Earth Science, 10: 331–344.

Potter, E.-K. & Lambeck, K. 2003. Reconciliation of sea-level observations in the Western North Atlantic during the last glacial cycle. Earth and Planetary Science Letters, 217: 171-181.

Potter, E.-K., Esat, T. M., Schellmann, G., Radtke, U., Lambeck, K., McCulloch, M. T. 2004. Suborbital-period sea-level oscillations during marine isotope substages 5a and 5c. Earth and Planetary Science Letters, 225: 191–204.

Powell, II C. L., Grant, L. B. & Conkling, S. W. 2004. Paleoecologic Analysis and Age of a Late Pleistocene Fossil Assemblage at a Locality in Newport Beach, Upper Newport Bay, Orange County, California. The Veliger, 47 (3): 171–180.

Preciozzi, F., Spoturno, J., Heinzen, W. & Rossi, P., 1988. Memoria explicativa de la Carta Geológica del Uruguay a la escala 1: 500.000. DINAMIGE, Montevideo.

Puetz, S. J., Prokoph, A. & Borchardt, G. 2016. Evaluating alternatives to the Milankovitch theory. Journal of Statistical Planning and Inference, 170: 158–165.

Rabassa, J., Coronato, A., Bujalesky, G., Salemme, M., Roig, C., Meglioli, A., Heusser, C., Gordillo, S., Roig, F., Borromei, A., Quattrocchio, M., 2000. Quaternary of Tierra del Fuego, southernmost South America: an updated review. Quaternary International, 68-71: 217-240.

Rabassa, J., Gordillo, S., Ocampo, C. & Rivas Hurtado, P. 2009. The southernmost evidence for an interglacial transgression (Sangamon?) in South America. First record of upraised Pleistocene marine deposits in Isla Navarino (Beagle Channel, Southern Chile). Geologica Acta, 6 (3): 251–258.

Rial, J. A. 2004. Earth's orbital eccentricity and the rhythm of the Pleistocene ice ages: the concealed pacemaker. Global and Planetary Change, 41: 81–93.

Rinderknecht, A., Piñeiro, G., Verde, M. & Rojas, A. 2005. New fish remains from marine Quaternary deposits of Uruguay. Actas de las VIII Jornadas de Zoología del Uruguay, 100, Montevideo.

Rojas, A. 2002. Tafonomía y cronología de nuevos depósitos fosilíferos del Holoceno marino de Uruguay. Actas de las II Jornadas Uruguayas del Cenozoico, 80-82.

Rojas, A. 2003. Moluscos marinos cuaternarios del Balneario Zagarzazú, Departamento de Colonia, Uruguay. Publicación Especial de la Sociedad Zoológica del Uruguay (Actas de las VII Jornadas de Zoología del Uruguay), 1: 83.

Rojas, A. 2004a. La asociación de moluscos fósiles de Zagarzazú, Pleistoceno Tardío, Uruguay. Actas IV Congreso Uruguayo de Geología, CDROM contribución nº 26, 3 pp.

Rojas, A. 2007. Moluscos de aguas cálidas del Cuaternario Marino del Uruguay. Tesis de Maestría, PEDECIBA, Universidad de la República.

Rojas, A. & Martínez, S. 2002. Marine Holocene of Uruguay: temperature and salinity inferred from molluscan paleoecology. IPC2002, Geological Society of Australia, Abstracts 68, 266.

Rojas, A. & Martínez, S. 2004. Nuevas dataciones radiocarbónicas para el Cuaternario marino de Uruguay. Actas IV Congreso Uruguayo de Geología, CDROM contribución nº 25, 2 pp.

Rojas, A. & Martínez, S. 2016. Marine Isotope Stage 3 (MIS 3) versus Marine Isotope Stage 5 (MIS 5) fossiliferous marine deposits from Uruguay. En: Gasparini, G. M., Rabassa, J., Deschamps, M. C. & Tonni, E. P. (Eds.): Marine Isotope Stage 3 in Southern South America 60 KA B.P.-30 KA B.P. Springer Earth System Sciences, 249- 278.

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.

Rojas, A., Verde, M., Urteaga, D., Scarabino, F. & Martínez, S. 2014a. The first predatory drillhole on a fossil chiton plate: an occasional prey item or an erroneous attack? Palaios, 29: 414 – 419.

Rojas, A., Ramalho, L. V. & Martínez, S. 2014b. Briozoarios del Pleistoceno Tardío de Uruguay. Tercer Congreso Uruguayo de Zoología "Prof. Dr. Raúl Vaz-Ferreira", p. 126, Montevideo.

Rojas, A., Demicheli, M., Martínez, S. & Verde, M. 2015. Predatory drillholes in Late Pleistocene marine molluscs from Uruguay. Tercer Simposio Latinoamericano de Icnología, 67, Colonia, Uruguay.

Rolán E. & Espinosa, J. 1995. The family Cerithiopsidae (Mollusca: Gastropoda) in Cuba 3. The genus *Cerithiopsis* s.l., species with brown shells. Iberus, 13 (2): 129-147.

Roselli, F. L. 1939. Apuntes de Geología y Paleontología uruguayas. Boletín de la Sociedad Amigos de las Ciencias Naturales "Kraglievich-Fontana", 1 (2): 29-102.

Roselli, F. L. 1976. Contribución al estudio de la Geo Paleontología Departamentos de Colonia y Soriano (República Oriental del Uruguay). Imprenta Cooperativa, 175 pp.

Rosenberg, G. 2009. Malacolog 4.1.1: A Database of Western Atlantic Marine Mollusca. [WWW database (version 4.1.1)] URL http://www.malacolog.org/.

Rosenberg, G., Moretzsohn, F. & García, E. F. 2009. Gastropoda (Mollusca) of the Gulf of Mexico, pp. 579–699. En Felder, D. L. & Camp, D. K. (Eds.): Gulf of Mexico–

Origins, Waters, and Biota. Biodiversity. Texas A&M University Press, College Station, Texas.

Rostami, K., Peltier, W. R. & Manzini, A. 2000. Quaternary marine terraces, sea-level changes and uplift history of Patagonia, Argentina: comparisons with predictions of the ICE-4G (VM2) model of the global process of glacial isostatic adjustment. Quaternary Science Reviews, 19: 1495-1525.

Roy, K., Jablonski, D. & Valentine, J. W. 1995. Thermally anomalous assemblages revisited: patterns in the extraprovincial latitudinal range shifts of Pleistocene marine mollusks. Geolgy, 23 (12): 1071–1074.

Roy, K., Jablonski, D. & Valentine, J. W. 2001. Climate change, species range limits and body size in marine bivalves. Ecology Letters, 4: 366- 370.

Rubio, F., Fernandez-Garces, R. & Rolán, E. 2011. The Family Tornidae (Gastropoda, Rissooidea) in the Caribbean and neighboring areas. Iberus, 29 (2): 1-230.

Sanford, E. 1999. Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. Science, 283: 2095- 2097.

Sanford, E. 2002. Water temperature, predation, and the neglected role of physiological rate effects in rocky intertidal communities. Integrative and Comparative Biology, 42: 881–891.

Scarabino, F. 2003a. Lista sistemática de los Aplacophora, Polyplacophora y Scaphopoda de Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 8 (78-79): 191-196.

Scarabino, F. 2003b. Lista sistemática de los Bivalvia marinos y estuarinos vivientes de Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 8 (80-81): 229-259.

Scarabino, F. 2004. Lista sistemática de los Gastropoda marinos y estuarinos vivientes de Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 8 (84/85-86/87): 305-346.

Scarabino, F. & Zaffaroni, J. C. 2004. Estatus faunístico de veinte especies de moluscos citadas para aguas uruguayas. Comunicaciones Zoológicas, Museo Nacional de Historia Natural y Antropología, 13 (202): 1-15.

Scarabino, F., Zaffaroni, J. C., Carranza, A., Clavijo, C. & Nin, M. 2006a. Gasterópodos marinos y estuarinos de la costa uruguaya: faunística, distribución, taxonomía y conservación. En: Menafra, R., Rodríguez, L., Scarabino, F.&

Conde, D. (Eds.): Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre, 143-155.

Scarabino, F., Zaffaroni, J. C., Clavijo, C., Carranza, A. & Nin, M. 2006b. Bivalvos marinos y estuarinos de la costa uruguaya: faunística, distribución, taxonomía y conservación. En: Menafra, R., Rodríguez, L., Scarabino, F. & Conde, D. (Eds.): Bases para la conservacion y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre, 157-169.

Scarabino, F., Zelaya, D. G., Orensanz, J. M., Ortega, L, Defeo, O. Schwindt, E., Carranza, A., Zaffaroni, J. C., Martínez, G., Scarabino, V. & García-Rodríguez, F. 2015. Cold, warm, temperate and brackish: Bivalve biodiversity in a complex oceanographic scenario (Uruguay, southwestern Atlantic). American Malacological Bulletin, 33 (2): 1–18.

Scarabino, V. 1977. Moluscos del Golfo San Matías (Provincia de Río Negro, República Argentina). Inventario y claves para su identificación. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 4: 177–285.

Schellmann, G. & Radtke, U. 1997. Electron Spin Resonance (ESR) techniques applied to mollusc shells from South America (Chile, Argentina) and implications for the palaeo sea-level curve. Quaternary Science Reviews, 16: 465-475.

Schellmann, G. & Radtke, U. 2004. A revised morpho- and chronostratigraphy of the Late and Middle Pleistocene coral reef terraces on Southern Barbados (West Indies). Earth-Science Reviews, 64: 157–187.

Schellmann, G., Radtke, U., Potter, E.-K., Esat, T. M. & McCulloch, M. T. 2004. Comparison of ESR and TIMS U/Th dating of marine isotope stage (MIS) 5e, 5c, and 5a coral from Barbados— implications for palaeo sea-level changes in the Caribbean. Quaternary International, 120: 41–50.

Scott, T. W., Swift, D. J. P., Whittecar, G. R. & Brook, G. A. 2010. Glacioisostatic influences on Virginia's late Pleistocene coastal plain deposits. Geomorphology, 116: 175–188.

Serra, N. 1943. Memoria explicativa del mapa geológico del Departamento de Colonia. Boletín del Instituto Geológico del Uruguay, 30.

Shackleton, N. J. 1969. The Last Interglacial in the Marine and Terrestrial Records. Proceedings of the Royal Society London, Series B, Biological Sciences, 174 (1034): 135–154.

Shackleton, N. J. 1987. Oxygen isotopes, ice volume and sea level. Quaternary Science Reviews, 6: 183-190.

Shackleton, N. J. 2000. The 100,000 year Ice Age cycle identified and found to lag temperature, carbon dioxide, and orbital eccentricity. Science, 289: 1897–1902.

Shackleton, N. J., Sánchez Goñi, M. F., Pailler, D. & Lancelot, Y. 2003. Marine Isotope Substage 5e and the Eemian Interglacial. Global and Planetary Change, 36: 151–155.

Sessa, J. A., Callapez, P. M., Dinis, P. A. & Hendy, A. J. W. 2013. Paleoenvironmental and paleobiogeographical implications of a Middle Pleistocene mollusc assemblage from the marine terraces of Bahía das Pipas, Southwest Angola. Journal of Paleontology, 87 (6): 1016–1040.

Shi, G. R. 2001. Palaeobiogeography of marine communities. En: Briggs, D. E. G. & Crowther, P. R. (Eds.): Palaeobiology II, 440-444. Blackwell Publishing.

Sicardi, O. E. 1967. La influencia de las corrientes marinas sobre la malacofauna uruguaya. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 2 (12): 49–60.

Siddall, M., Rohling, E. J., Almogi-Labin, A., Hemleben, Ch., Meischner, D., Schmelzer, I. & Smeed, D. A. 2003. Sea-level fluctuations during the last glacial cycle. Nature, 423: 853–858.

Siddall, M., Rohling, E. J., Thompson, W. G. & Waelbroeck, C. 2008. Marine isotope stage 3 sea level fluctuations: Data synthesis and new outlook. Review Geophysics 46: RG4003.

Siddall, M., Chappell, J. & Potter, E.-K. 2007. Eustatic sea level during past interglacials. En: Sirocko, F., Claussen, M., Sanchez-Goni, M. F. & Litt, T. (Eds): The Climate of Past Interglacials. Developments in Quaternary Science Series, 7. Elsevier, Amsterdam.

Signorelli, J. H. & Scarabino, F. 2010. *Mactra guidoi* n. sp. and *Mactra patagonica* (Bivalvia: Mactridae), two long misunderstood species from southwestern Atlantic Ocean. Malacologia, 52 (1): 31-42.

Sime, L. C., Tindall, J. C., Wolff, E. W., Connolley, W. M. & Valdes, P. J. 2008. Antarctic isotopic thermometer during a CO2 forced warming event. Journal of Geophysical Research, 113: D24119.

Sime, L. C., Wolff, E. W., Oliver, K. I. C. & Tindall, J. C. 2009. Evidence for warmer interglacials in East Antarctic ice cores. Nature, 462: 342-346.

Simms, A. R., DeWitt, R., Rodríguez, A. B., Lambeck, K. & Anderson, J. B. 2009. Revisiting marine isotope stage 3 and 5a (MIS3-5a) sea levels within the northwestern Gulf of Mexico. Global and Planet Change, 66: 100–111.

Simões, M. G., Coelho Rodrigues, S. & Kowalewski, M. 2007. Comparative analysis of drilling frequencies in Recent brachiopod-mollusk associations from the southern Brazilian shelf. Palaios, 22 (2): 143–154.

Sims, D. W., Genner, M. J., Southward, A. J. & Hawkins, S. J. 2001. Timing of squid migration reflects North Atlantic climate variability. Proceedings of the Royal Society of London B, 268: 2607- 2611.

Soares, I. & Moller Jr., O. 2001. Low-frequency currents and water mass spatial distribution on the southern Brazilian shelf. Continental Shelf Research, 21: 1785-1814.

Somero, G. N. 2002. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima, limits and costs of living. Integrative and Comparative Biology, 42: 780-789.

Somero, G. N. 2010. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers'. The Journal of Experimental Biology, 213: 912-920.

Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Halpern, B. S., Jorge, M. A., Lombana, A., Lourie, S. A., Martin, K. D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C. A. & Robertson, J. 2007. Marine ecoregions of theworld: a bioregionalization of coastal and shelf areas. Bioscience, 57: 573–583.

Sprechmann, P. 1978. The paleoecology and paleogeography of the Uruguayan coastal area during the Neogene and Quaternary. Zitteliana, 4: 3-72.

Stevenson, M. R., Dias-Brito, D., Stech, J. L. & Kampel, M. 1998. How do cold water biota arrive in a tropical bay near Rio de Janeiro, Brazil?. Continental Shelf Research, 18: 1595-1612.

Stirling, C. H., Esat, T. M., Lambeck, K & McCulloch, M. T. 1998. Timing and duration of the Last Interglacial: evidence for a restricted interval of widespread coral reef growth. Earth and Planetary Science Letters, 160: 745–762.

Suguio, K, Bezerra, F. H. R., Barreto, A. M. F. 2011. Luminescence dated Late Pleistocene wave-built terraces in northeastern Brazil. Annais da Academia Brasileira de Ciencias, 83 (3): 907–920.

Tabor, C. R., Poulsen, C. J. & Pollard, D. 2014. Mending Milankovitch's theory: obliquity amplification by surface feedbacks. Climates of the Past, 10: 41–50.

Tan, K. 2008. Mudflat predation on bivalves and gastropods by *Chicoreus capucinus* (Neogastropoda: Muricidae) at Kungkrabaen Bay, Gulf of Thailand. Raffles Bulletin of Zoology Supplement 18: 235–245.

Tankard, A. J. & Rogers, J. 1978. Late Cenozoic Palaeoenvironments on the West Coast of Southern Africa. Journal of Biogeography, 5 (4): 319-337.

Teisseire, A. 1928. Contribución al estudio de la geología y la paleontología de la República Oriental del Uruguay. Región de Colonia. Anales de la Universidad, 122 (series 37): 319–469.

Thieltges, D. W., Strasser, M., Van Beusekom, J. E. E. & Reise, K. 2004. Too cold to prosper – winter mortality prevents population increase of the introduced American slipper limpet *Crepidula fornicata* in northern Europe. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 311: 375-391.

Thompson, W. G., Curran, H. A., Wilson, M. A. & White, B. 2011. Sea-level oscillations during the last interglacial highstand recorded by Bahamas corals. Nature Geoscience, 4: 684-687.

Todd, J. A. & Harper, E. M. 2011. Stereotypic boring behaviour inferred from the earliest known octopod feeding traces: Early Eocene, southern England. Lethaia, 44: 214–222.

Turner, R. D. 1954. The family Pholadidae in the Western Atlantic and the Eastern Pacific - Part 1- Pholadinae. Johnsonia, 3 (33): 1-160.

Turney, C. S. M. & Jones, R. T. 2010. Does the Agulhas Current amplify global temperatures during super-interglacials? Journal of Quaternary Science, 25 (6): 839–843.

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

Ubilla, M. & Martínez, S. 2016. Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay. Springer Brief in Earth Sciences, South America and the Southern Hemisphere, 77pp.

Ubilla, M., Corona, A., Rinderknecht, A., Perea, D. & Verde, M. 2016. MIS-3 and continental beds from northern Uruguay (Sopas Formation): palaeontology, chronology and climate. En: Gasparini, G. M., Rabassa, J., Deschamps. M. C. &

Tonni, E. P. (Eds): Marine Isotope Stage 3 in Southern South America 60 KA B.P.-30 KA B.P. Springer International Publishing AG, Germany.

Ubilla, M., Martínez, S., Veroslavsky, G., Verde, M. & Rojas, A. 2014. Informe de estudio de línea de base paleontológico, Área Puerto de Aguas Profundas, Rocha. Proyecto Aratirí-CSI Ingenieros S.A., 39pp.

Ubilla, M., Perea, D., Goso, C.& Lorenzo, N. 2004. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. Quaternary International, 114: 129-142.

Urien, C. M. 1972. Río de la Plate estuary environments. En Nelson, B. W. (Ed.): Environmental Framework of Coastal Plain Estuaries. Geological Society of America, Memoir 133: 213- 234, Boulder.

Urrutia, G. & Navarro, J. M. 2001. Patterns of shell penetration by *Chorus giganteus* juveniles (Gastropoda, Muricidae) on the mussel *Semimytilus algosus*: Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 258: 141–153.

Vacher, H. L. & Hearty, P. 1989. History of Stage 5 sea level in Bermuda: review with new evidence of a brief rise to present sea level during Substage 5a. Quaternary Science Reviews, 8: 159-168.

Valentine, J. W. 1973. Evolutionary paleoecology of the marine biosphere. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 511 pp.

Valentine, J. W. & Jablonski, D. 1993. Fossil communities: Compositional variation at many time scales. En: Ricklefs, R. E. & Schluter, D. (Eds.): Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, 341-349.

Van Meerbeeck, C. J., Renssen, H. & Roche, D. M. 2009. How did Marine Isotope Stage 3 and Last Glacial Maximum climates differ? –Perspectives from equilibrium simulations. Climates of the Past, 5: 33–51.

Van Meerbeeck, C. J., Renssen, H., Roche, D. M., Wohlfarth, B., Bohncke, S. J. P., Bos, J. A. A., Engels, S., Helmens, K. F., Sánchez-Goñi, M. F., Svensson, A. & Vandenberghe, J. 2011. The nature of MIS 3 stadial e interstadial transitions in Europe: New insights from model data comparisons. Quaternary Science Reviews, 30: 3618–3637.

Vannucci, M. 1964. Zoogeografia marinha do Brasil. Boletín del Instituto de Biología Marina, 7: 113-121.

Verde, M. 1994. Icnofósiles del Holoceno marino de las regiones sur y suroeste del Uruguay, Formación Villa Soriano. Resúmenes del VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 71.

Verde, M. 2002. Icnología de la Formación Camacho (Mioceno Tardío) del Uruguay. Tesis de Maestría, Universidad de la República, Montevideo, 124 pp.

Verde, M. 2003a. Marine invertebrate ichnofossils from the Quaternary of Uruguay. Actas de las VII Jornadas de Zoología del Uruguay, 94.

Verde, M. 2003b. The significance of a densely bored surface at the top of the Camacho Formation (Late Miocene) of Uruguay. Publicación Especial Asociación Paleontológica Argentina, 9: 169 – 175.

Verde, M. & Lorenzo, N. 1999. Preliminary report of bioerosion structures on Quaternary marine molluscs from Villa Soriano Formation (Pleistocene-Holocene), Uruguay. Actas de las V Jornadas de Zoología del Uruguay, 11: 50.

Verde, M., Delgado, E. & Piñeiro, G. 1998. *Chasmagnathus granulata* Dana 1851 (Decapoda Grapsidae) en la Formación Villa Soriano (Holoceno) del Uruguay. Actas del II Congreso Uruguayo de Geología, 211-213.

Veroslavsky, G. & Ubilla, M. 2007. A "snapshot" of the evolution of the Uruguay River (Del Plata Basin): the Salto depositional sequence (Pleistocene, Uruguay, South America). Quaternary Science Reviews, 26: 2913–2923.

Vieira, L. M., Migotto, A. E. & Winston, J. E. 2008. Synopsis and annotated checklist of Recent marine Bryozoa from Brazil. Zootaxa, 1810: 1-39.

Visaggi, C. C., Dietl, G. P. & Kelley, P. H. 2013. Testing the influence of sediment depth on drilling behaviour of *Neverita duplicata* (Gastropoda: Naticidae), with a review of alternative modes of predation by naticids: Journal of Molluscan Studies, 79 (4): 310–322.

Voigt, E. 1977. On grazing traces produced by the radula of fossil and Recent gastropods and chitons. En: Crimes, T. P. & Harper, J.C. (Eds.): Trace Fossils 2, 335–346, Geological Journal Special Issues 9, Seel House Press, Liverpool.

Waelbroeck, C., Labeyrie, L., Michel, E., Duplessy, J. C., McManus, J. F., Lambeck, K., Balbon, E. & Labracherie, M. 2002. Sea-level and deep water temperature changes derived from benthic foraminifera isotopic records. Quaernaryt Science Reviews, 21: 295–305.

Walker, M., Berkelhammer, M., Björck, S., Cwynar, L. C., Fisher, D. A., Long, A. J., Lowe, J. J., Newnham, R. M., Rasmussen, S. O. & Weiss, H. 2012. Formal

subdivision of the Holocene Series/Epoch: A discussion paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). Journal of Quaternary Science, 27: 649–659.

Walker, M., Johnsen, S., Rasmussen, S. O., Popp, T., Steffensen, J. P., Gibbard, P., Hoek, W., Lowe, J., Andrews, J., Bjorck, S., Cwynar, L. C., Hughen, K., Kershaw, P., Kromer, B., Litt, T., Lowe, D. J., Nakagawa, T., Newnham, R. & Schwander, J., 2009. Formal definition and dating of the GSSP (Global Stratotype Section and Point) for the base of the Holocene using the Greenland NGRIP ice core, and selected auxiliary records. Journal of Quaternary Science, 24, 3–17.

Walker, S. E. & Yamada, S. B. 1993. Implications for the gastropod fossil record of mistaken crab predation on empty mollusc shells. Palaeontology, 36: 735–741.

Warwick, R. M. & Turk, S. M. 2002. Predicting climate change effects on marine biodiversity: comparison of recent and fossil molluscan death assemblages. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 82 (5): 847-850.

Wehmiller, J. F., Simmons, K. R., Cheng, H., Edwards, L., Martin-McNaughton, J., York, L. L., Krantz, D.E. & Shen, C. 2004. Uranium-series coral ages from the US Atlantic Coastal Plain—The "80 ka problem" revisited. Quaternary International, 120: 3–14.

Wilson, W. H. 1990. Competition and predation in marine soft-sediment communities. Annual Review of Ecology and Systematics, 21: 221-241.

Wilson, J. G. & Elkaim, B. 1991. Tolerances to high temperature of infaunal bivalves and the effect of geographical distribution, position on the shore and season. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 71: 169-177.

Winograd, I. J., Landwehr, J. M., Ludwig, K. R., Coplen, T. B. & Riggs, A. C. 1997. Duration and Structure of the Past Four Interglaciations. Quaternay Research, 48: 141–154.

Wise, J. B. 2000. Anatomy and systematic placement of *Sayella laevigata* (Gastropoda: Pyramidellidae: Sayellinae). Journal of Molluscan Studies, 66: 119-124.

Wodinsky, J. 1969. Penetration of the shell and feeding on gastropods by Octopus. American Zoologist, 9 (3): 997–1010.

Wu, N., Liu, T., Liu, X. & Gu, Z. 2002. Mollusk record of millennial climate variability in the Loess Plateau during the Last Glacial Maximum. Boreas, 31: 20- 27.

Wunsch, C. 2004. Quantitative estimate of the Milankovitch-forcedcontribution to observedQuaternary climate change. Quaternary Science Reviews, 23: 1001–1012.

Yokoyama, Y., Esat, T. M. & Lambeck, K. 2001. Coupled climate and sea-level changes deduced from Huon Peninsula coral terraces of the last ice age. Earth and Planetary Science Letters, 193: 579–587.

Zacherl, D., Gaines, S. D. & Lonhart, S. I. 2003. The limits to biogeographical distributions: insights from the northward extension of the marine snail, *Kelletia kelletii* (Forbes, 1852). Journal of Biogeography, 30: 913-924.

Zazo, C., Goy, J. L., Dabrio, C. J., Bardají, T., Hillaire-Marcel, C., Ghaleb, B., González-Delgado, J. A. & Soler, V. 2003. Pleistocene raised marine terraces of the Spanish Mediterranean and Atlantic coasts: records of coastal uplift, sea-level highstands and climate changes. Marine Geology, 194 (1-2): 103–133.

Zazo, C., Goy, J. L., Dabrio, C. J., Lario, J., González-Delgado, J. A., Bardají, T., Hillaire-Marcel, C., Cabero, A., Ghaleb, B., Borja, F., Silva, P. G., Roquero, E. & Soler, V. 2013. Retracing the Quaternary history of sea-level changes in the Spanish Mediterranean–Atlantic coasts: Geomorphological and sedimentological approach. Geomorphology, 196: 36–49.

Zhao, M., Huang, C.-Y., Wang, C.-C. & Wei, G. 2006. A millennial-scale $U_{37}^{K'}$sea-surface temperature record from the South China Sea (8°N) over the last 150 kyr: Monsoon and sea-level influence. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 236: 39–55.

Zubakov, V. & Borzenkova, I. 1990. Global Paleoclimate of the Late Cenozoic. Elsevier, New York.

LÁMINA I

A, B. Vista panorámica del depósito pleistoceno del Puerto de Nueva Palmira, departamento de Colonia.
C. Detalle del depósito, donde se aprecian los 3 niveles de los cuales provienen las muestras analizadas.
D. Detalle del depósito.
E. Detalle del contacto con la Formación Fray Bentos.
F. Detalle de la colecta de una muestra para datación por OSL.
G, H. Detalle de la disposición caótica de las conchillas.

LÁMINA I



A



B



C



D



E



F



G



H

LÁMINA II

A, B. Vista panorámica del depósito pleistoceno del balneario Zagarzazú, departamento de Colonia.
C. Detalle de lugar donde se tomó una muestra para datación por OSL
D. Vista en planta del depósito donde se observan ejemplares de *Thalassinoides* isp..
E. Detalle del depósito donde se observa la acumulación de conchillas y por encima la arcilla verde consolidada.
F. Detalle del nivel de arcilla verde con dos ejemplares de *Cyrtopleura costata* en posición de vida.
G. Un ejemplar de *Macoma constricta* con las valvas conjugadas.
H. Varios ejemplares de *Tagelus plebeius* en posición de vida.

LÁMINA II



A



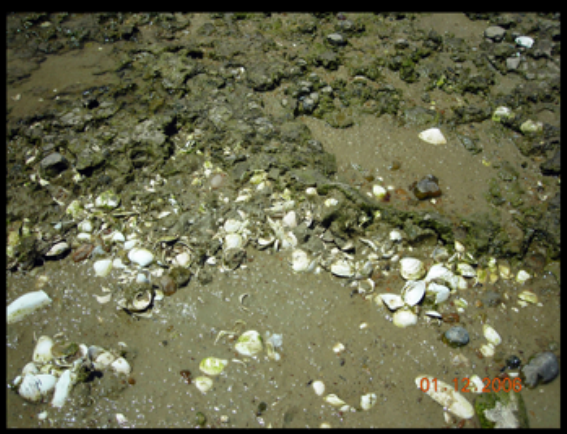
B



C



D



E



F



G



H

LÁMINA III

A. Vista panorámica del depósito pleistoceno de La Coronilla, departamento de Rocha.
B. Detalle del depósito donde se observa uno de los niveles de acumulación de conchillas.
C. Vista panorámica del depósito donde se observa la colecta de muestras.
D. Detalle de los niveles A y B donde se colectaron parte de las muestras analizadas.
E. Detalle de la acumulación de conchillas donde se observan ejemplares de *Ostrea* con las valvas conjugadas.
F. Detalle de la acumulación de conchillas vista en planta.
G. Un ejemplar de *Atrina seminuda* con las valvas conjugadas.
H. Valvas izquierdas de *Ostrea equestris* fijas a una valva de *Trachycardium muricatum*.

LÁMINA III

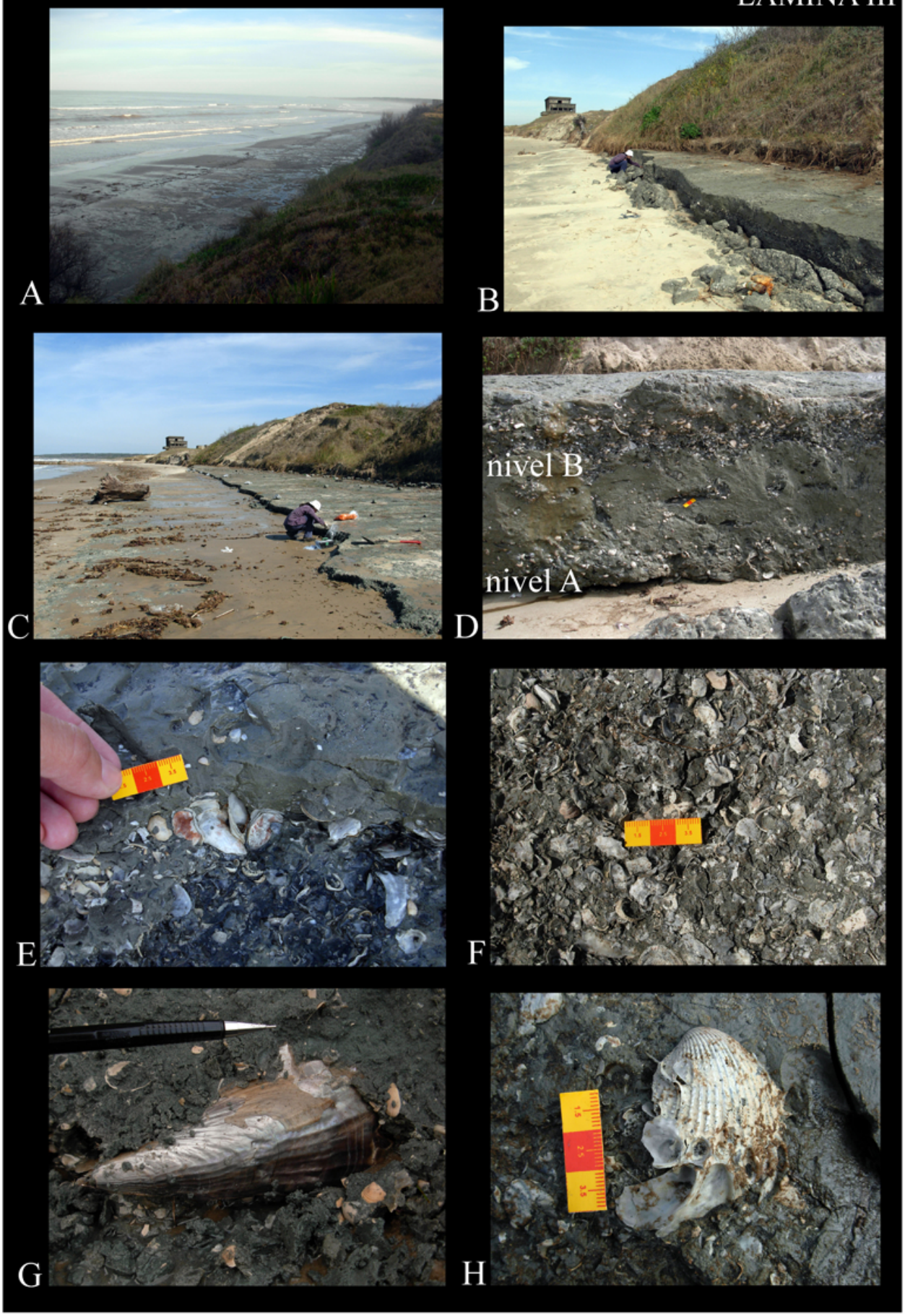


LÁMINA IV

A. *Lucapinella henseli*. FCDPI 4214. Escala: 5mm.
B. *Caecum* cf. *C. imbricatum*. FCDPI 6229. Escala: 500µ.
C. *Solariorbis infracarinatus*. FCDPI 6283. Escala: 200µ.
D. *Solariorbis* sp. FCDPI 6274. Escala: 200µ.
E. *Teinostoma* sp. FCDPI 6276. Escala: 200µ.
Detalle ornamentación, escala 10µ.
F. *Bittiolum varium*. FCDPI 6661. Escala: 500µ.

LÁMINA IV

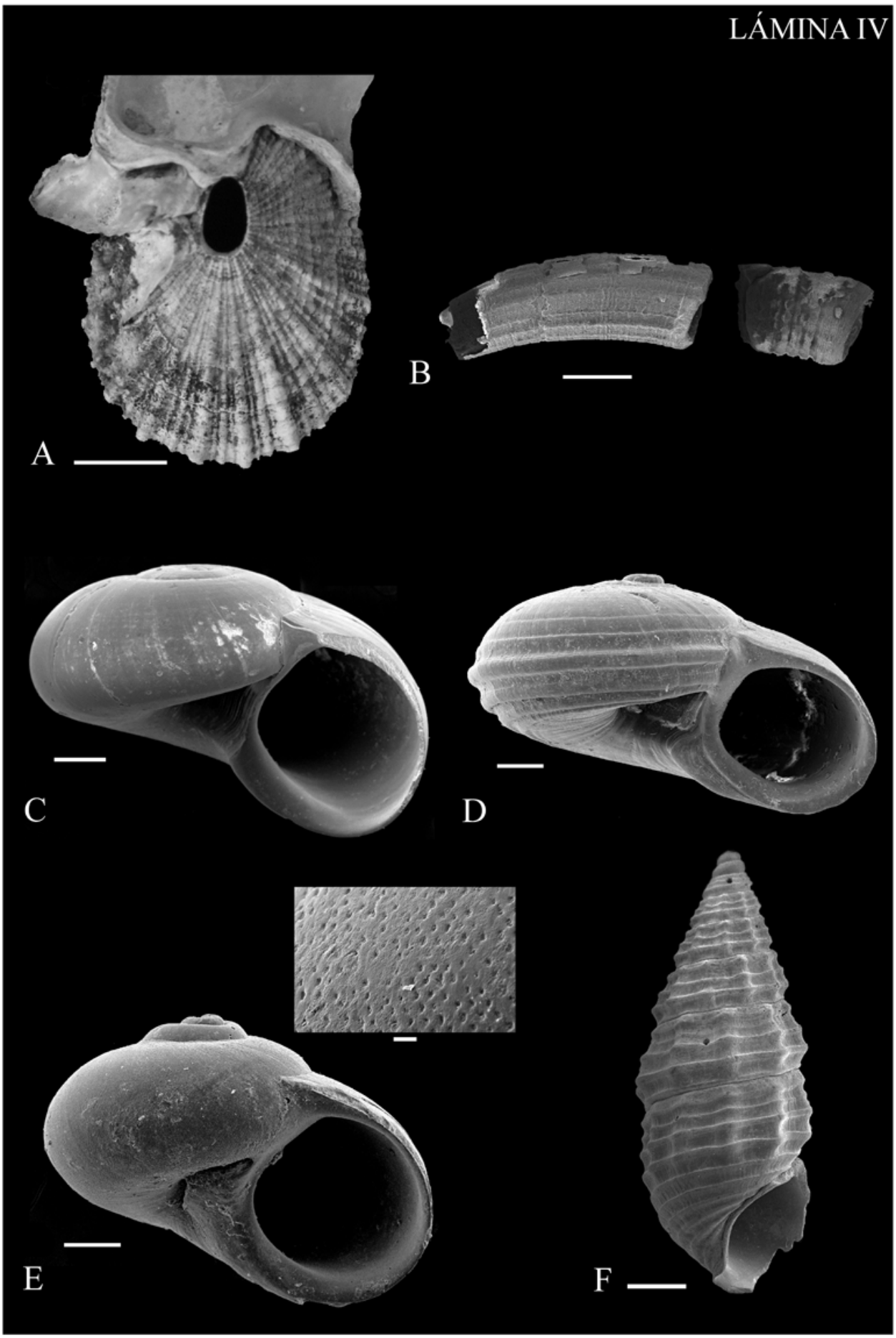


LÁMINA V

A. *Cerithiopsis fusiformis*. FCDPI 6674. Escala: 500µ.
B. *Epitonium candeanum*. FCDPI 7025. Escala: 500µ.
C. *Nassarius* cf. *N. vibex*. FCDPI 6515. Escala: 2mm.
D. *Olivella defiorei*. FCDPI 6125. Escala: 2mm.
E. *Eulimastoma engonium*. FCDPI 6659. Escala: 500µ.
F. *Odostomia* sp. FCDPI 6716. Escala: 500µ.

LÁMINA V

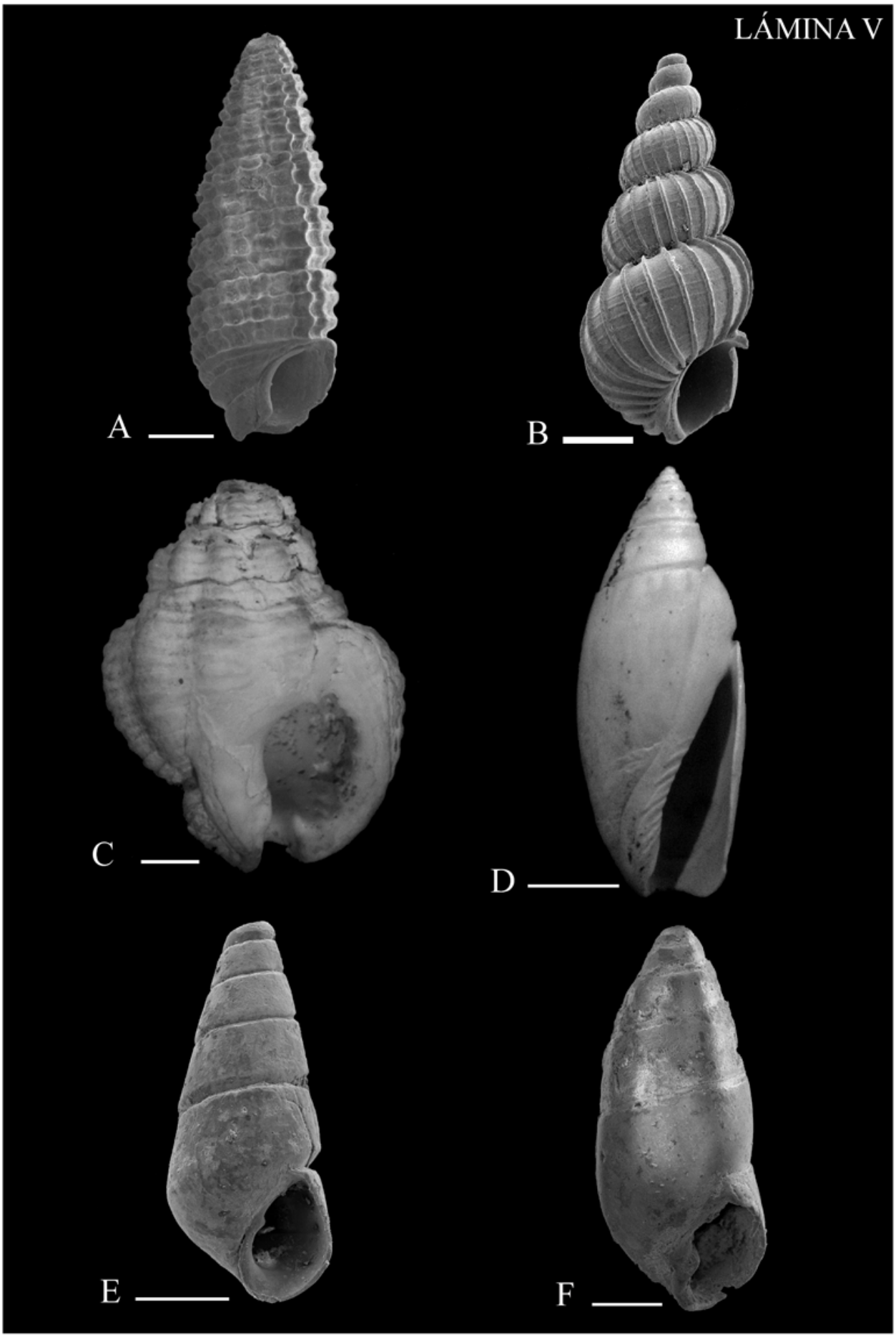


LÁMINA VI

A. *Fargoa bushiana*. FCDPI 6682. Escala: 500µ.
B. *Odostomella carceralis*. FCDPI 6163. Escala: 500µ.
C. *Peristichia agria*. FCDPI 6666. Escala: 1mm.
D. *Turbonilla abrupta*. FCDPI 7527. Escala: 500µ.
E. *Turbonilla penistoni*. FCDPI 6204. Escala: 1mm.
F. *Turbonilla atypha*. FCDPI 6644. Escala: 500µ.

LÁMINA VI

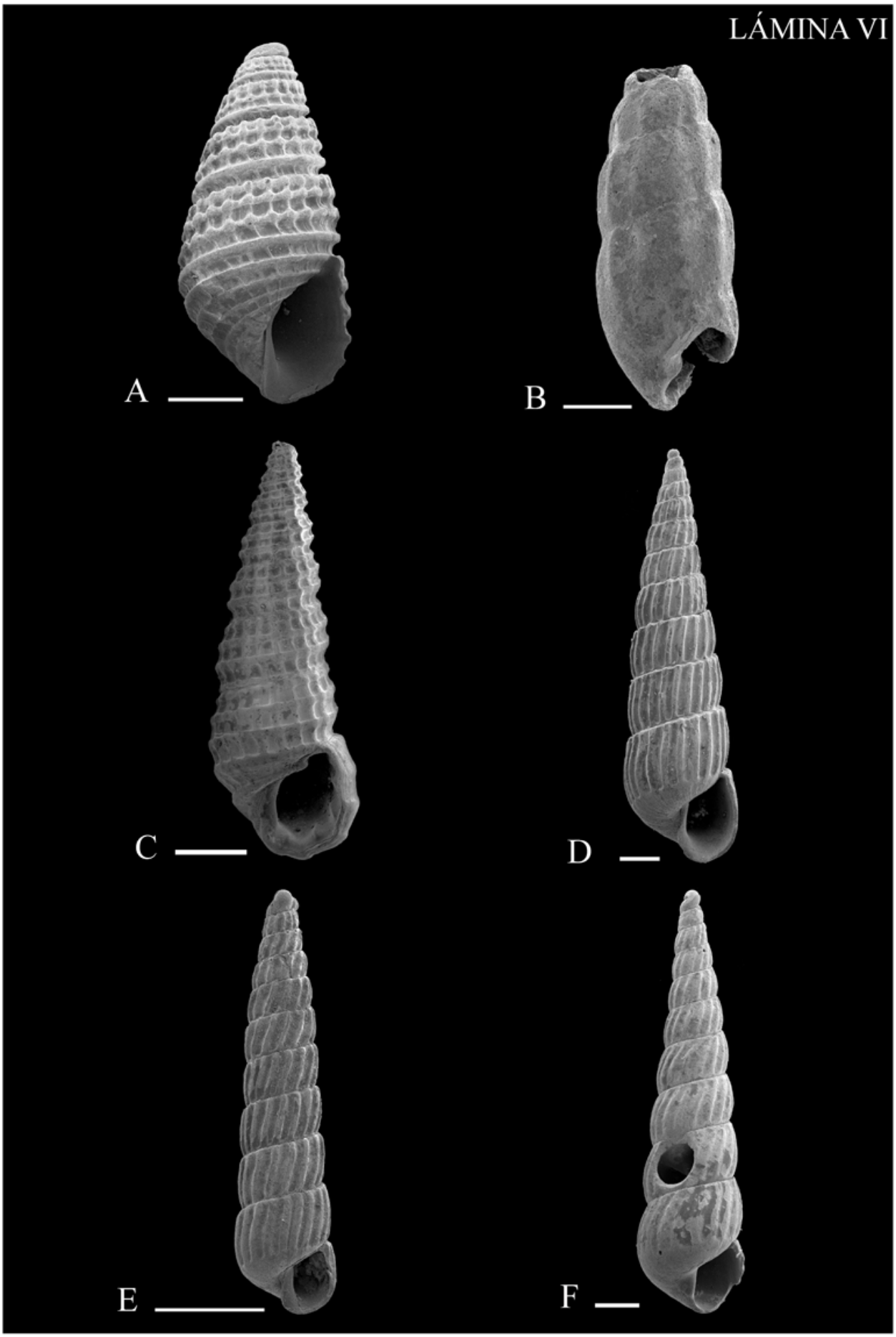


LÁMINA VII

A. *Turbonilla rhabdota*. FCDPI 6637. Escala: 500µ.
B. *Turbonilla turris*. FCDPI 4271. Escala: 1mm.
C. *Turbonilla farroupilha*. FCDPI 6638. Escala: 500µ.
D. *Turbonilla deboeri*. FCDPI 6301. Escala: 500µ.
E. *Turbonilla brasiliensis*. FCDPI 7347. Escala: 500µ.
F. *Turbonilla arnoldoi*. FCDPI 7351. Escala: 500µ.

LÁMINA VII

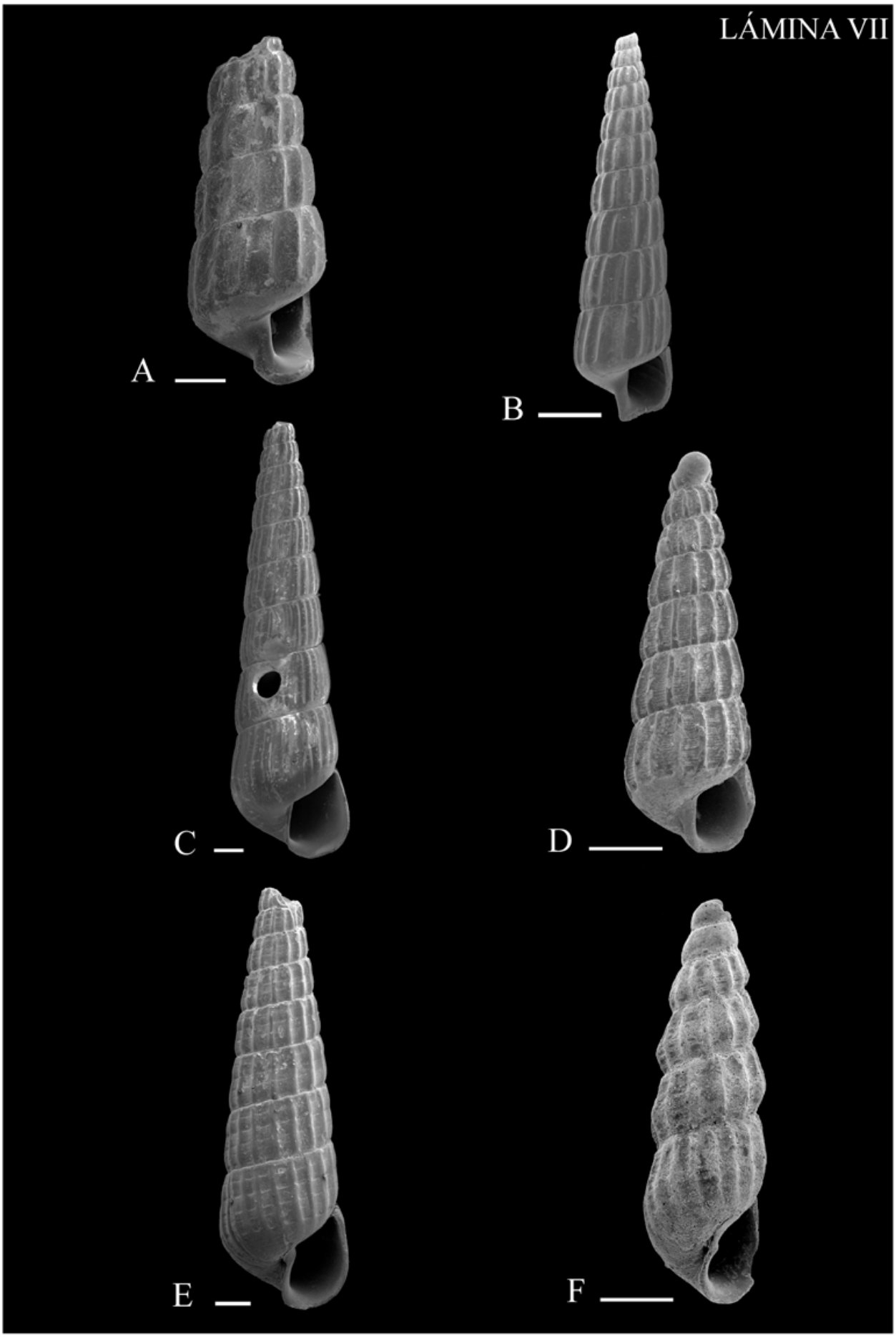


LÁMINA VIII

A. *Turbonilla multicostata*. FCDPI 6642. Escala: 1mm.
B. *Bacteridium resticulum*. FCDPI 7321. Escala: 200µ.
Detalle ornamentación. Escala: 20µ.
C. *Acteon* sp. FCDPI 6285. Escala: 500µ.
Detalle ornamentación. Escala: 20µ.
D. *Volvulella persimilis*. FCDPI 6244. Escala: 500µ.
E. *Philine* aff. *P. sagra*. FCDPI 6249. Escala: 500µ.
F. *Philine* aff. *P. sagra*. FCDPI 6672. Escala: 1mm.
Detalle ornamentación. Escala: 100µ.

LÁMINA VIII

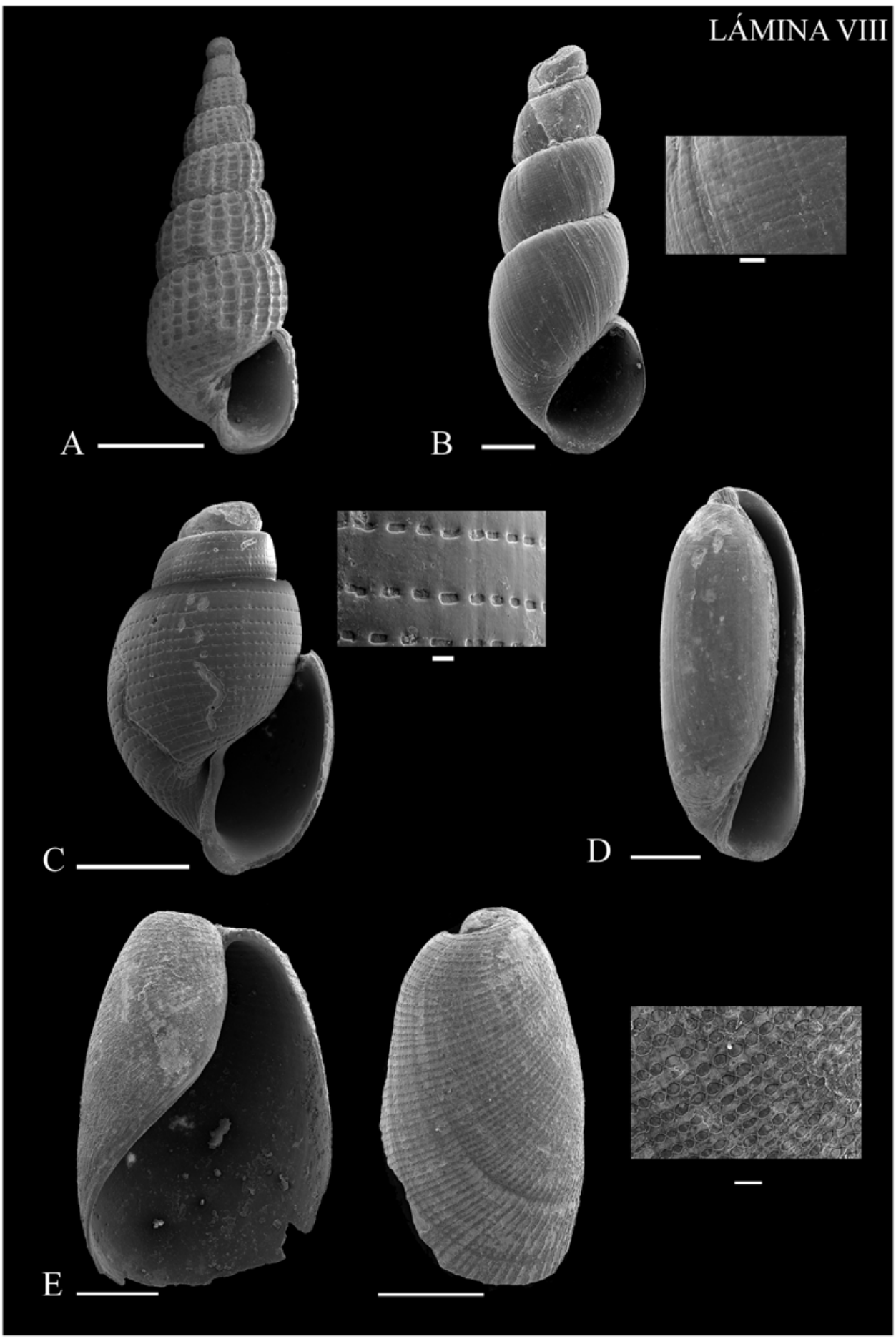


LÁMINA IX

A. *Ennucula uruguayensis*. FCDPI 4224. Vista externa. Escala: 2mm.
B. *Ennucula uruguayensis*. FCDPI 4224. Vista interna. Escala: 2mm.
C. *Paraleptopecten bavayi*. FCDPI 4763. Vista externa. Escala: 5mm.
D. *Paraleptopecten bavayi*. FCDPI 4763. Vista interna. Escala: 5mm.
E. *Ctena pectinella*. FCDPI 7285. Vista externa. Escala: 2mm.
F. *Ctena pectinella*. FCDPI 7285. Vista interna. Escala: 2mm.
G. *Kellia suborbicularis*. FCDPI 6668. Vista externa. Escala: 200µ.
H. *Kellia suborbicularis*. FCDPI 6668. Vista interna. Escala: 200µ.

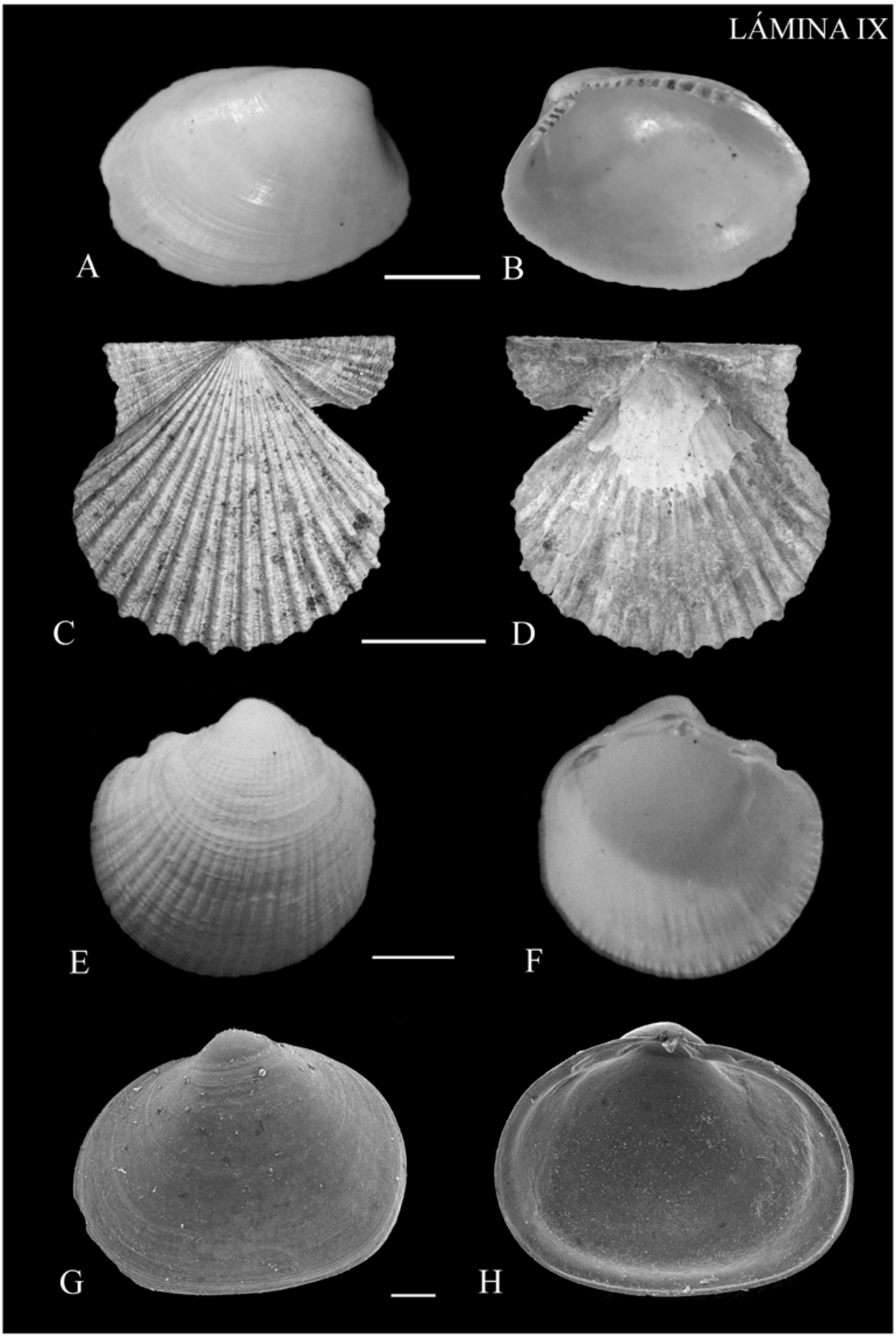

LÁMINA IX
A
B
C
D
E
F
G
H

LÁMINA X

A. *Mysella* sp. FCDPI 6686. Vista interna. Escala: 500µ.
B. *Mysella* sp. FCDPI 6686. Vista interna. Escala: 200µ.
C. *Mactra guidoi*. FCDPI 6134. Vista externa. Escala: 5mm.
D. *Mactra guidoi*. FCDPI 6134. Vista interna. Escala: 5mm.
E. *Eurytellina angulosa*. FCDPI 4753. Vista externa. Escala: 1cm.
F. *Eurytellina angulosa*. FCDPI 4753. Vista interna. Escala: 1cm.
G. *Merisca martinicensis*. FCDPI 6261. Vista externa. Escala: 5mm.
H. *Merisca martinicensis*. FCDPI 6261. Vista interna. Escala: 5mm.

LÁMINA X

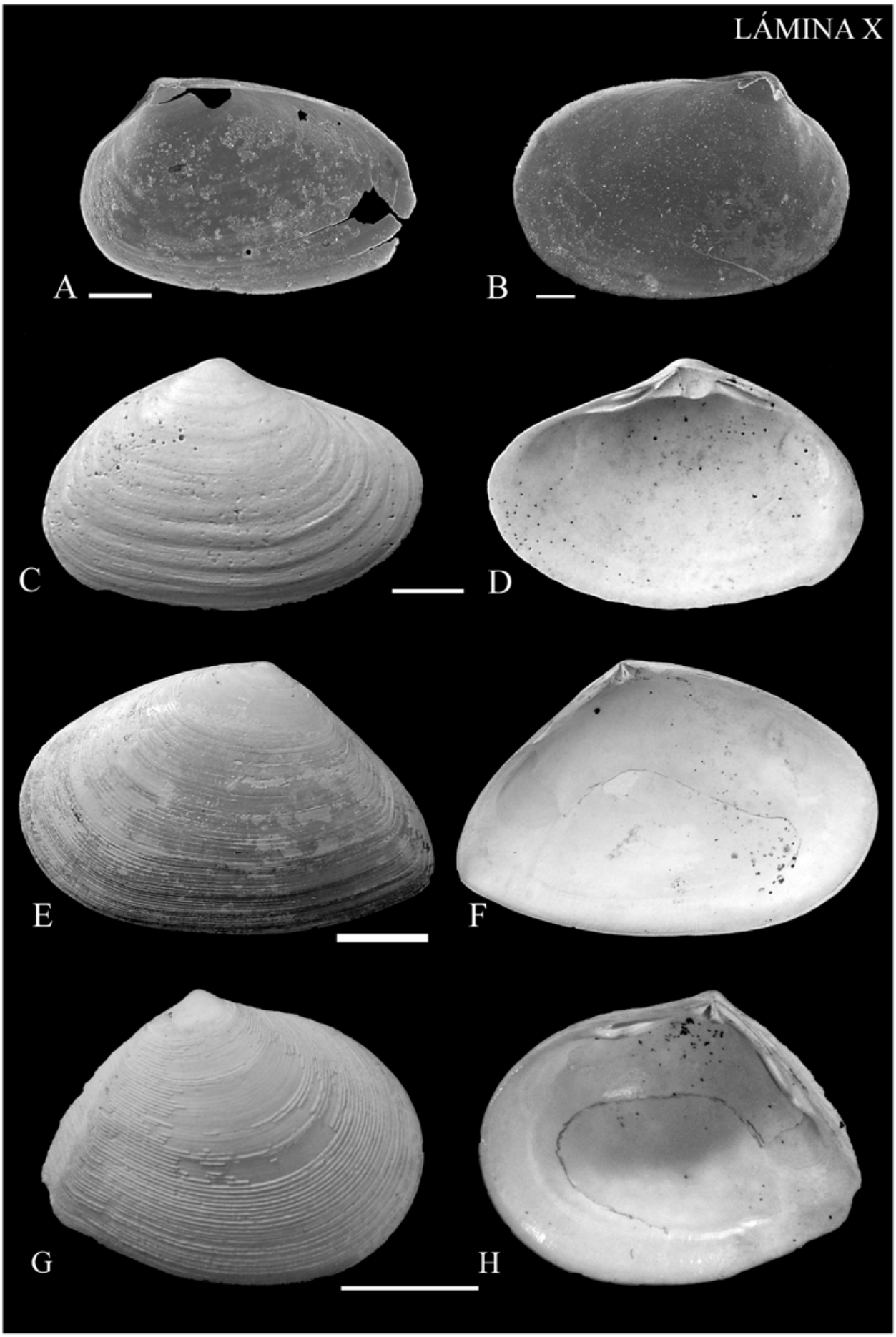


LÁMINA XI

A. *Abra aequalis*. FCDPI 7286. Vista externa. Escala: 5mm.
B. *Abra aequalis*. FCDPI 7286. Vista interna. Escala: 5mm.
C. *Lirophora paphia*. FCDPI 6622. Vista externa. Escala: 5mm.
D. *Lirophora paphia*. FCDPI 6622. Vista interna. Escala: 5mm.
E. *Pitar* cf. *P. palmeri*. FCDPI 4222. Vista externa. Escala: 5mm.
F. *Pitar* cf. *P. palmeri*. FCDPI 4222. Vista interna. Escala: 5mm.
G. *Cooperella riosi*. FCDPI 3968. Vista externa. Escala: 5mm.
H. *Cooperella riosi*. FCDPI 3968. Vista interna. Escala: 5mm.

LÁMINA XI

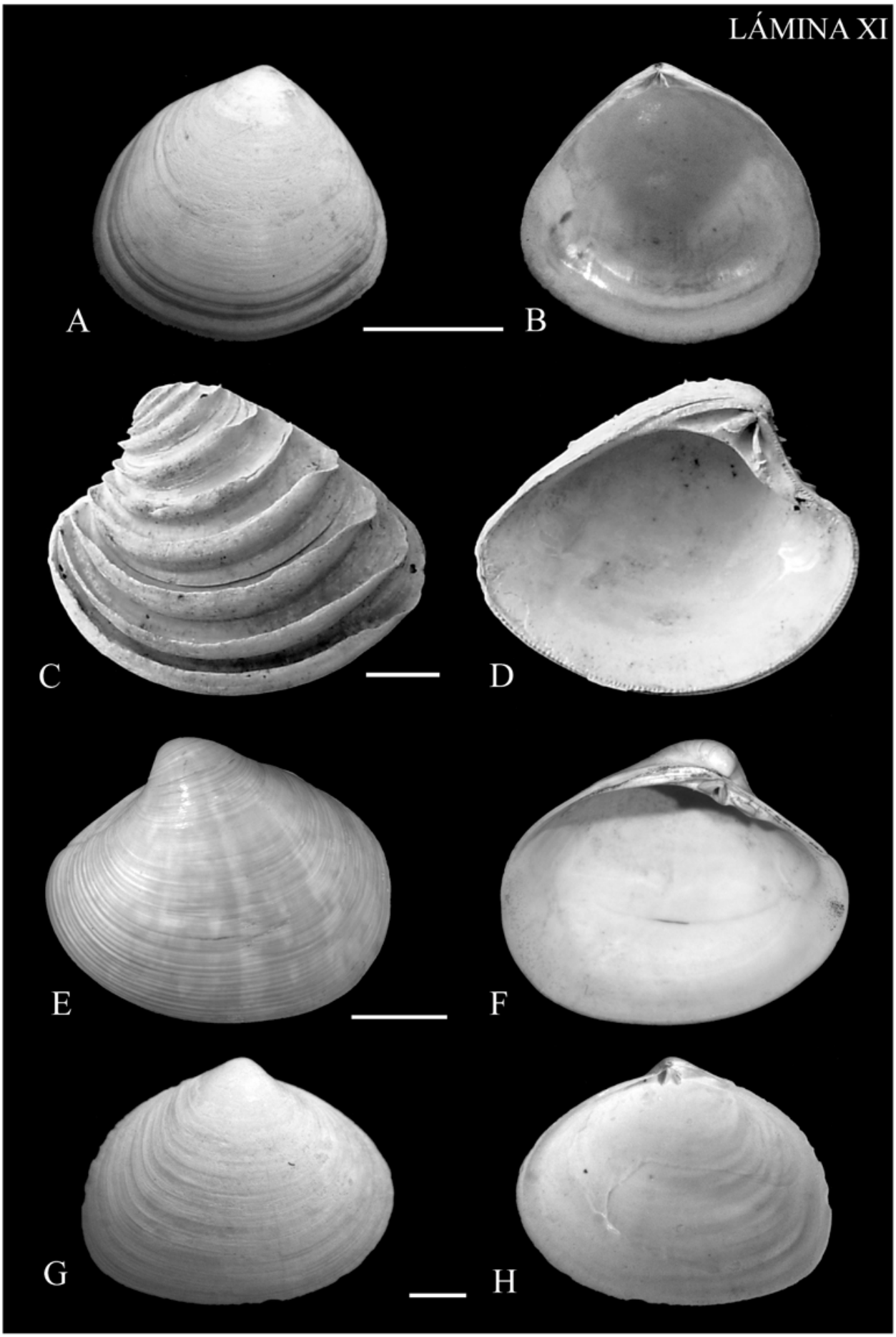


LÁMINA XII

A. *Juliacorbula aequivalvis*. FCDPI 6190. Vista externa. Escala: 2mm.
B. *Juliacorbula aequivalvis*. FCDPI 6190. Vista externa. Escala: 2mm.
C. *Cyrtopleura costata*. FCDPI 7944. Vista externa. Escala: 1cm.
D. *Cyrtopleura costata*. FCDPI 7944. Vista interna. Escala: 1cm.
E. *Pandora bushiana*. FCDPI 7527. Vista externa. Escala: 5mm.
F. *Pandora bushiana*. FCDPI 7527. Vista interna. Escala: 5mm.
G. *Cardiomya cleryana*. FCDPI 7313. Vista externa. Escala: 2mm.
H. *Cardiomya cleryana*. FCDPI 7313. Vista interna. Escala: 2mm.

LÁMINA XII

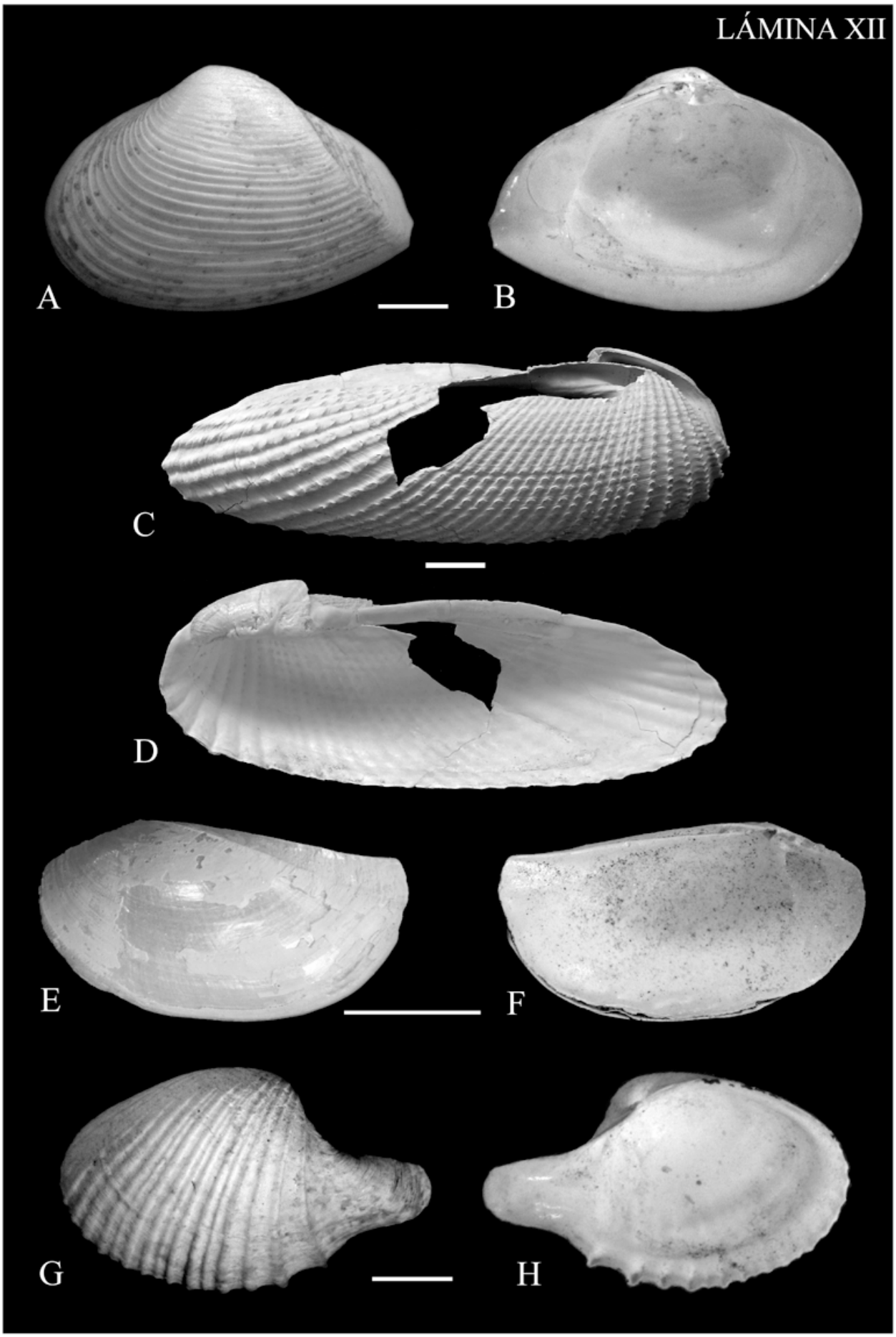


LÁMINA XIII

A. *Biflustra denticulata*. Muestra LC3B. Escala: 500 µ.
B. *Biflustra* sp. Muestra LC1B. Escala: 500µ.
C. *Exochella longirostris*. Muestra LC3A. Escala: 500µ.
D. *Lifuella gorgonensis*. Muestra LC3A. Escala: 500µ.
E. *Schizoporella* sp. 1. Muestra LC3B. Escala: 1mm.
F. *Schizoporella* sp. 2. Muestra LC4A. Escala: 200µ.

LÁMINA XIII

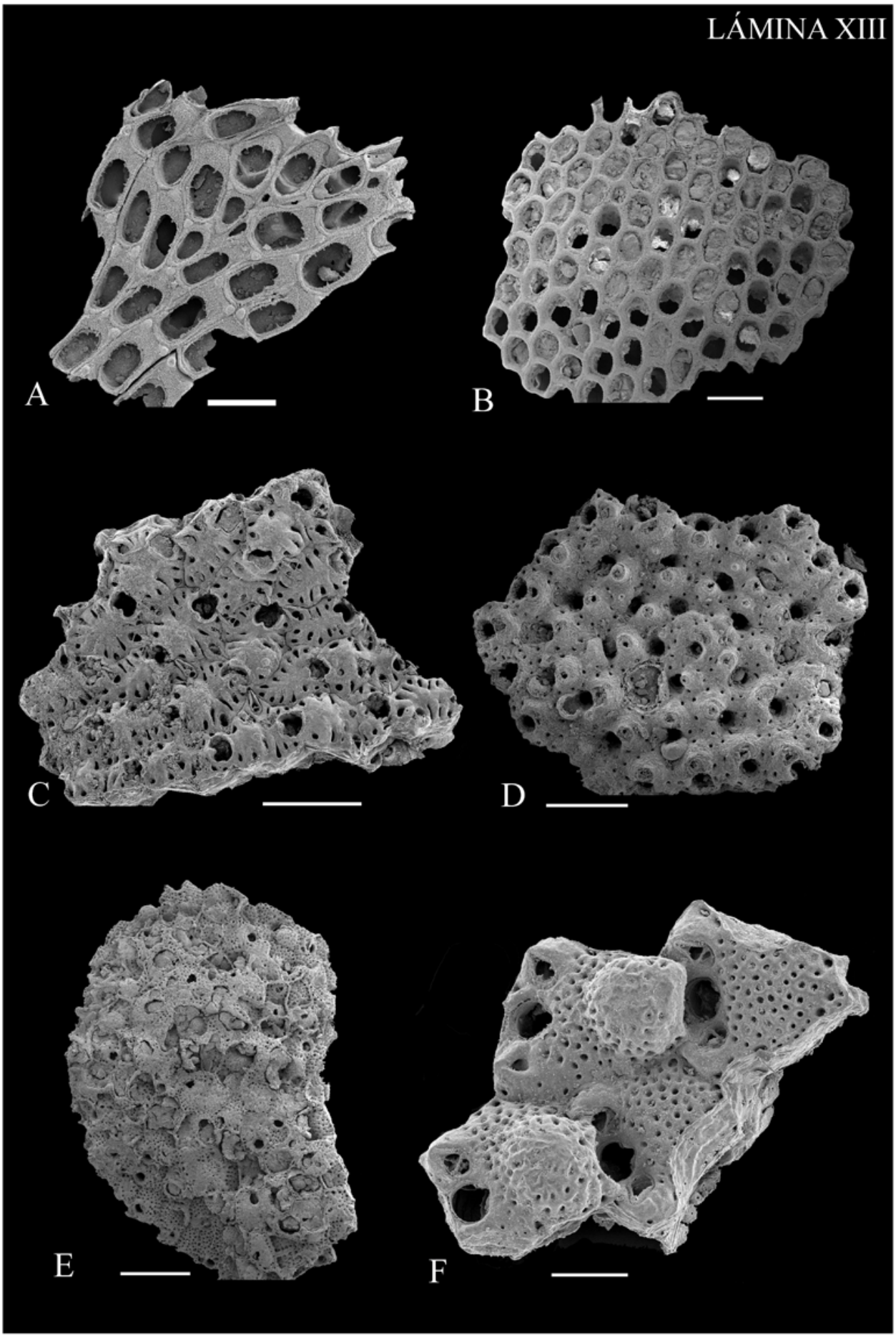


LÁMINA XIV

A. *Watersipora subtorquata*. Muestra LC3A. Escala: 500µ.
B. *Turbicellepora pourtalesi*. Muestra LC4A. Escala: 1mm.
C. Tubuliporidae indet. Muestra LC3A. Escala: 200µ.

LÁMINA XIV

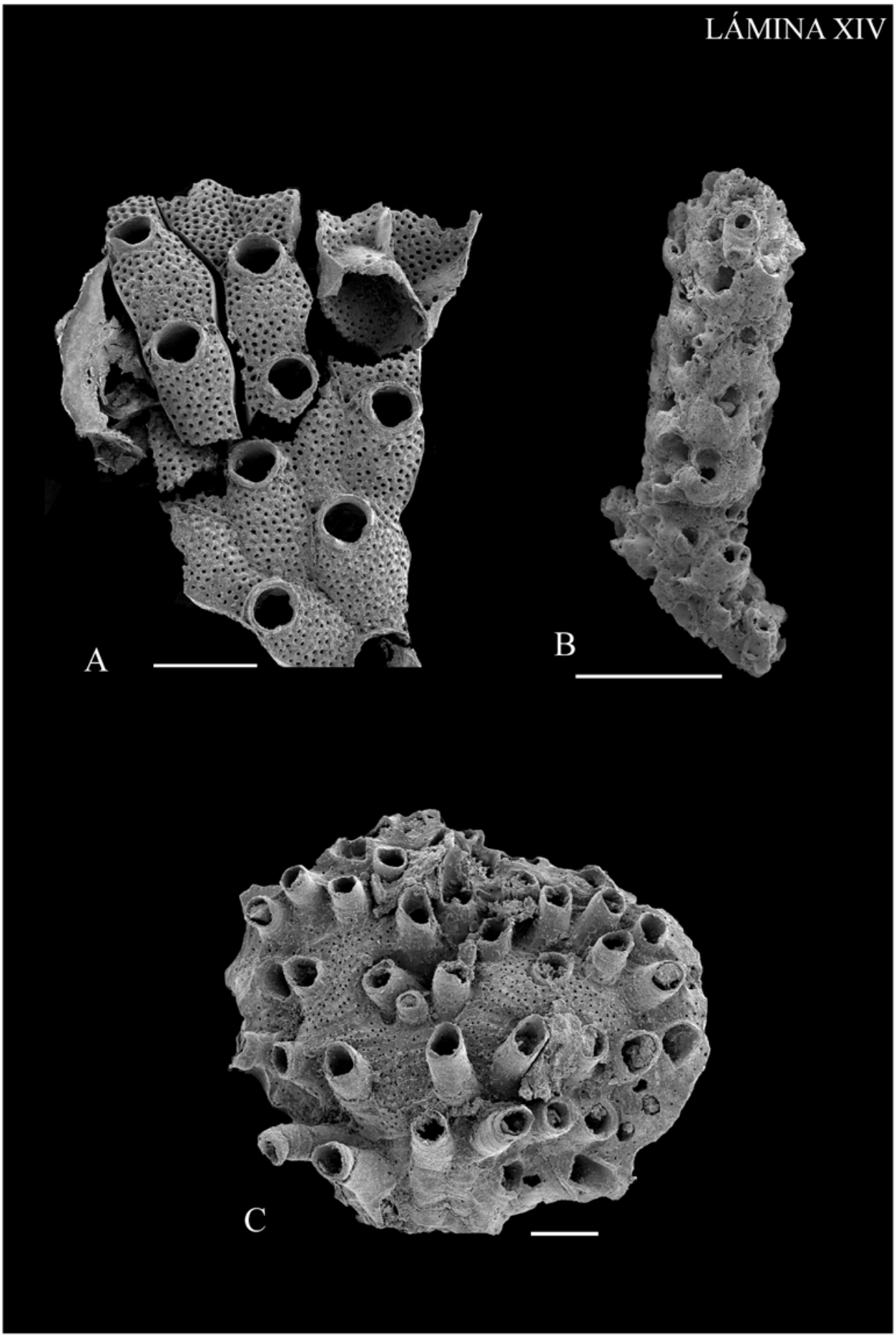


LÁMINA XV

A. *Oichnus simplex* sobre *Plicatula gibbosa* (FCDPI 7602). Escala: 5mm.
B. *Oichnus simplex* sobre *Ostrea puelchana* (FCDPI 7287). Escala: 5mm.
C. *Oichnus paraboloides* sobre *Turbonilla atypha* (FCDPI 6644). Escala: 100µ.
D. *Oichnus paraboloides* sobre *Anomalocardia brasiliana* (FCDPI 7158). Escala: 5mm.

LÁMINA XV

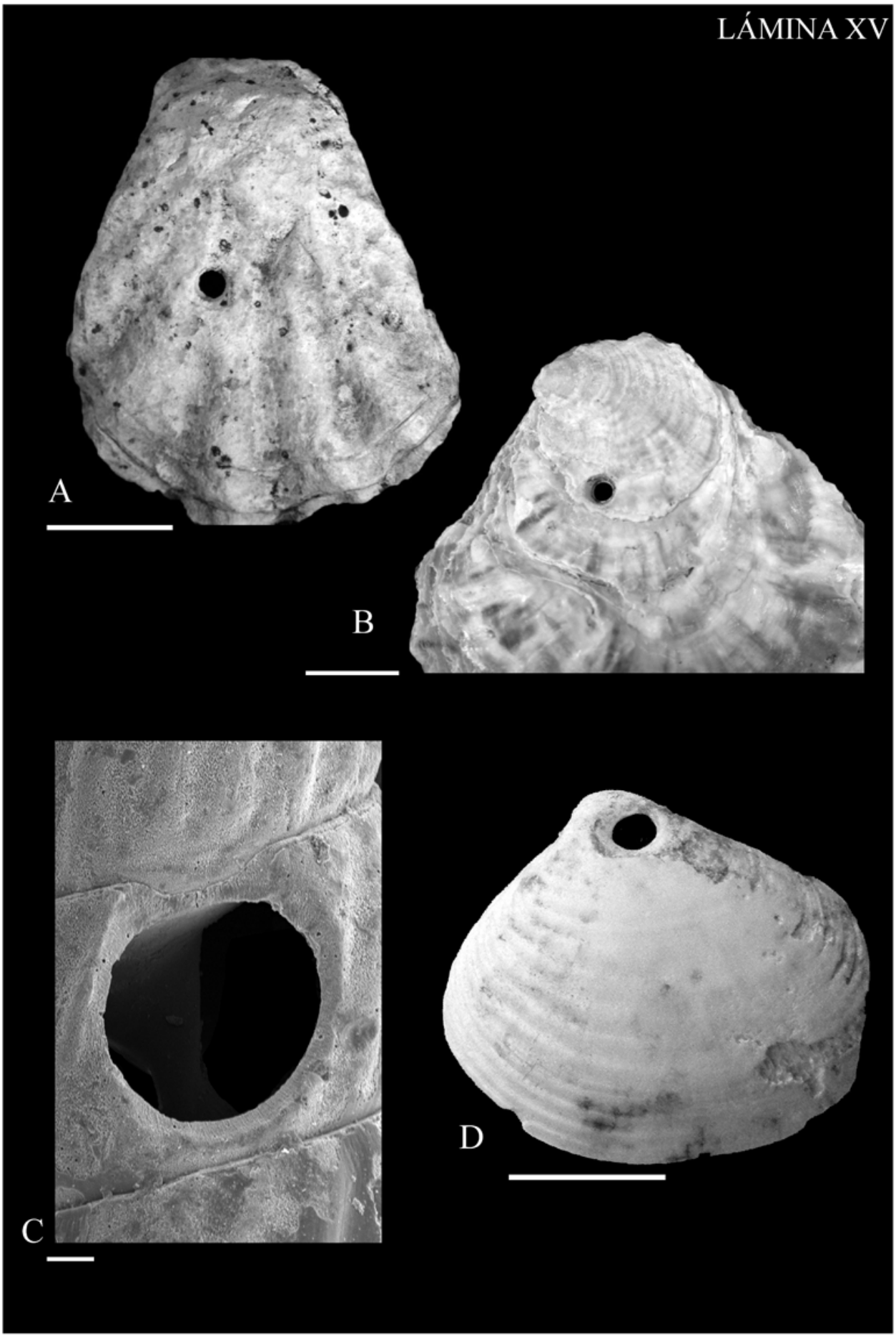


LÁMINA XVI

A. *Radulichnus inopinatus* sobre *Mactra guidoi* (FCDPI 6621). Escala: 5mm.
B. *Caulostrepsis* isp. sobre *Anomalocardia brasiliana* (FCDPI 7547). Escala: 5mm.
C. *Meandropolydora* isp. sobre *Mactra isabelleana* (FCDPI 6985). Escala: 5mm.
D. *Entobia* isp. sobre *Bostrycapulus odites* (FCDPI 6633). Escala: 5mm.
E. *Gastrochaenolites* isp. sobre *Ostrea equestris* (FCDPI 6516). Escala: 5mm.
F. *Pinaceocladichnus* isp. sobre *Parvanachis* sp. (FCDPI 6647). Escala: 500µ.

LÁMINA XVI

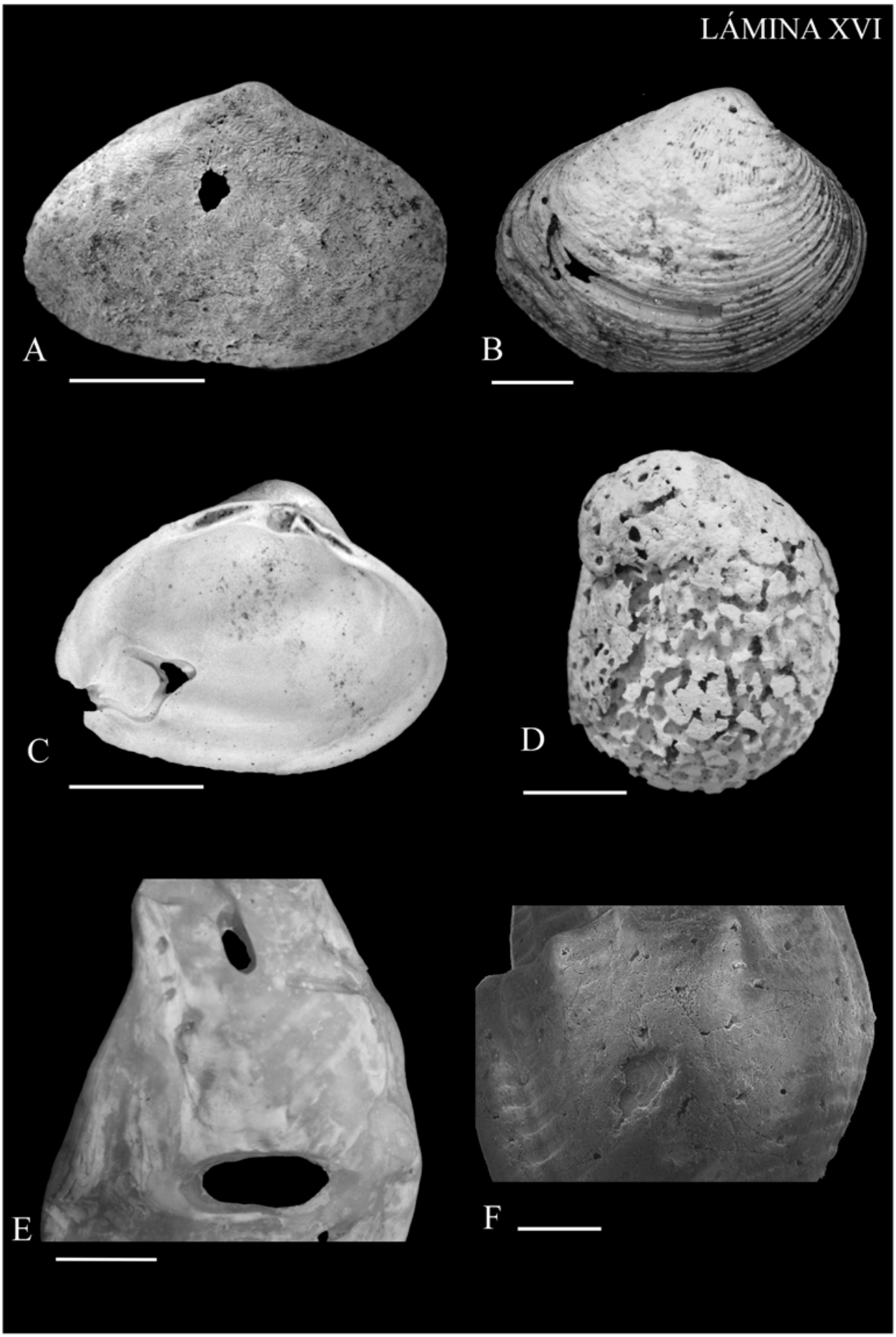
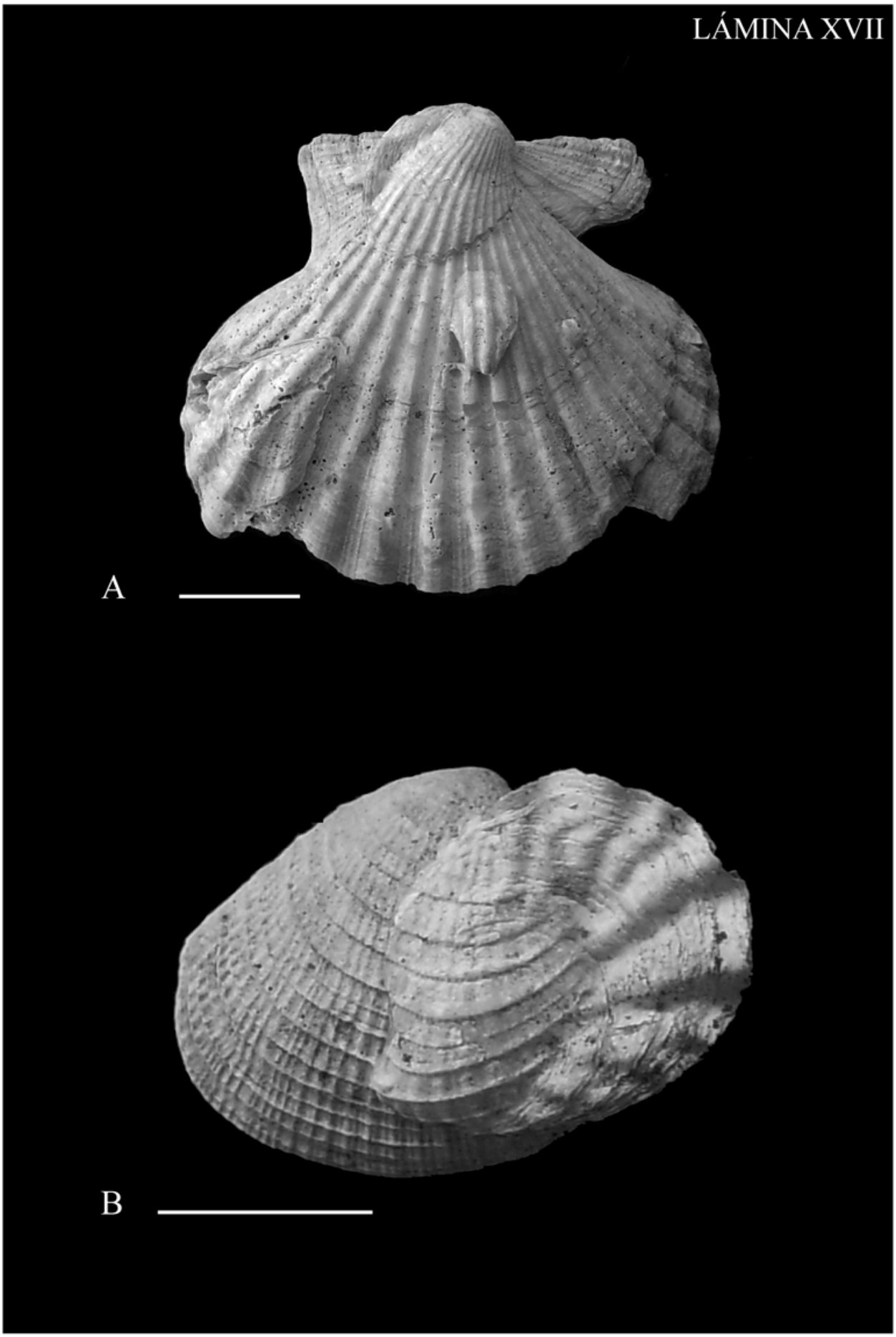


LÁMINA XVII

A. Ejemplares xenomórficos de *Plicatula gibbosa* sobre *Aequipecten tehuelchus* (FCDPI 8047). Escala: 2cm.
B. Ejemplar xenomórfico de *Plicatula gibbosa* sobre *Chione subrostrata* (FCDPI 8048). Escala: 2cm.

LÁMINA XVII



APÉNDICE I

Taxones	PNP1A	PNP3A	PNP4A	PNP6A	PNP1B	PNP3B	PNP3C	PNP4C	ZZZDOC1	ZZZDOC3	ZZZDOC5	ZZZDOC7	ZZZDOC9	LC3A	LC4A	LC1B	LC3B	LC7B	LC12C	LC14C
Abra aequalis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	1	1	0
Abra uruguayensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	7	10	14	8	1	1
Acteocina candei	0	2	0	3	0	0	0	5	0	1	2	0	0	7	17	216	257	103	31	4
Acteon sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Adrana patagonica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	8	9	3	0
Aequipecten tehuelchus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	2	0	1
Amiantis purpurata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Anatina anatina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	3	0	0
Anomalocardia brasiliana	315	918	476	1220	172	8	157	70	116	136	229	0	3	2	1	42	53	93	26	39
Atrina seminuda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Bacteridium resticulum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Barnea lamellosa	1	1	1	1	4	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Bittium varium	12	13	24	28	7	1	80	21	0	0	0	0	0	32	17	8	20	24	20	29
Boonea jadisi	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	29	89	18	14	9	2	7
Boonea seminuda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	49	16	3	14	15	8	21
Bostrycapulus odites	23	66	54	42	3	0	167	208	0	0	1	1	0	700	879	311	455	187	310	662
Brachidontes sp.	1	20	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	3	3	5	2	3	0	2
Buccinanops globulosus	3	2	2	3	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Buccinanops sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2	0
Bulla occidentalis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	2	4	1	0
Bushia rushii	0	10	7	10	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	19	23	28	3	0
Caecum cf. *C. imbricatum*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
Calliostoma sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Cardiomya cleryana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	6	10	4	2	1
Cerithiopsis fusiformis	0	2	1	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0
Chione subrostrata	7	9	12	3	19	1	46	19	0	0	0	0	0	7	10	18	24	15	30	0
Cooperella riosi	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	2	0	0	1	2	5	3	0	0
Corbula caribaea	15	42	27	28	36	1	51	10	4	4	10	11	17	49	32	244	322	185	574	485
Corbula lyoni	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	1	1
Corbula patagonica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Costoanachis sertulariarum	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	3	5
Crassinella lunulata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3	6	2	0	0
Crepidula plana	0	0	0	0	0	0	5	2	0	0	0	0	0	23	66	3	4	1	0	6
Crepidula protea	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	9	0	0	2	3	3	8
Ctena pectinella	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	0	0
Cyclinella tenuis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	5	2	0	1
Cylichna bidentata	1	3	1	0	2	0	10	0	136	205	388	54	5	16	18	700	920	889	133	2
Cyrtopleura costata	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyrtopleura sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diodora patagonica	4	4	6	4	5	0	13	5	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1
Donax sp.	4	5	3	4	3	0	5	1	5	1	5	0	1	0	0	0	0	0	0	0

Taxones	PNP1A	PNP3A	PNP4A	PNP6A	PNP1B	PNP3B	PNP3C	PNP4C	ZZZDOC1	ZZZDOC3	ZZZDOC5	ZZZDOC7	ZZZDOC9	LC3A	LC4A	LC1B	LC3B	LC7B	LC12C	LC14C
Ennucula puelcha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	67	26	18	155	259	94	16	11
Epitonium albidum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Epitonium candeanum	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Epitonium georgettinum	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
Epitonium sp.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1
Erodona mactroides	1	3	7	4	2	0	1	2	0	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ervilia concentrica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	68	92	78	26	0
Eulimastoma engonium	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	3	2	0	2
Eurytellina angulosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	14	0	0
Fargoa bushiana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	13	13	10	11	9	37
Felaniella vilardeboana	0	1	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
Finella dubia	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	15	29	135	276	134	101	8
Gouldia cerina	1	1	1	3	3	0	0	0	0	0	0	0	4	6	0	0	2	1	0	0
Heleobia cf. *H. australis*	28	33	18	20	41	5	116	52	2950	2334	4518	154	3	18	1	5	9	3	0	236
Iselica anomala	3	0	1	1	3	1	1	1	0	0	0	0	1	9	16	0	1	3	8	15
Juliacorbula aequivalvis	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	67	109	93	208	85	20	99
Kellia suborbicularis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	9	0	1	1	1	0
Laevicardium sp.	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	2	0	1	6	8	14	18	13	8	1
Paraleptopecten bavayi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	11	3	5	4	20	43
Limaria sp.	1	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	6
Lirophora paphia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Lithophaga sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Littoraria flava	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lottia subrugosa	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lucapinella henseli	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	3	3	4
Lunarca ovalis	4	4	3	7	2	1	2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Macoma constricta	12	14	13	9	6	1	2	3	8	12	16	7	5	0	0	0	0	0	0	0
Macoma uruguayensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	54	94	113	172	92	36	23
Mactra guidoi	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	14	0	0	43	34	8	16	0	0	0
Mactra isabelleana	519	618	281	423	689	49	1113	603	1663	1715	1969	861	336	0	0	5	0	0	0	0
Mactra sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	4	1
Merisca martinicensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	1	0	0	1	0
Musculus sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	5	2	1	1	0
Mysella sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	4	1	0	0
Nassarius cf. *N. vibex*	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Noetia bisulcata	2	0	2	1	0	0	7	10	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Notocochlis isabelleana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	3	10	6	0	0
Nucula semiornata	1	1	1	1	0	0	1	0	1	2	2	3	11	9	18	501	646	156	9	1
Nucula uruguayensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0
Odostomella carceralis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Odostomia sp.	3	0	0	1	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Olivella cf. *O. tehuelcha*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	6	0	0
Olivella defiorei	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0
Olivella sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	14	24	2	5	1

Taxones	PNP1A	PNP3A	PNP4A	PNP6A	PNP1B	PNP3B	PNP3C	PNP4C	ZZZDOC1	ZZZDOC3	ZZZDOC5	ZZZDOC7	ZZZDOC9	LC3A	LC4A	LC1B	LC3B	LC7B	LC12C	LC14C
Ostrea equestris	965	1591	1084	1509	948	15	1844	1529	5	7	29	18	222	1223	1576	1543	2411	1759	7758	15432
Ostrea puelchana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	16	1	40	12	0	93
Pandora bushiana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	8	42	54	22	2	0
Parvanachis sp.	0	0	1	0	0	0	5	0	19	11	14	3	0	107	135	7	20	16	10	40
Peristichia agria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	7	3	4	1	0	0
Philine aff. *P. sagra*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Phlyctiderma semiaspera	2	2	2	3	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0
Pitar cf. *P. palmeri*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	7	4	5	6	3	2
Pitar rostratus	64	96	73	69	80	3	147	69	13	11	30	23	59	15	22	260	484	262	51	22
Plicatula gibbosa	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	14	4	6	3	126	263
Scapharca brasiliana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	8	0	1	4	2	2
Scapharca chemnitzii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Seila adamsi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2
Semele proficua	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	5	9	10	4	9	15
Siphonaria lessoni	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Solariorbis infracarinatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0	0	2	0	1
Solariorbis sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
Solen sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	5	15	7	2	0
Sphenia fragilis	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	14	24	12	17	9	26	28
Stramonita haemastoma	4	5	8	5	2	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tagelus plebeius	33	79	71	107	21	1	11	13	23	31	34	9	7	0	0	0	0	0	1	15
Tegula patagonica	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	29	17	16	20	19	92	184
Teinostoma sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Tellina gibber	9	30	25	43	8	0	28	2	38	42	38	28	37	60	149	763	1298	680	125	7
Trachycardium muricatum	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	9	12	11	11	8	8	13
Transennella sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	19	262	331	188	29	11
Triphora cf. *T. medinae*	0	2	1	0	1	1	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0
Turbonilla abrupta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	8	5	4	3	6	5
Turbonilla arnoldoi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
Turbonilla atypha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	1	2	2	0	6
Turbonilla brasiliensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	6	17	6	1	2
Turbonilla deboeri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	4	2	0	0	0
Turbonilla farroupilha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0
Turbonilla multicostata	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	9	0	2	2	0	9
Turbonilla penistoni	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	12	1	1	2	0	34
Turbonilla rhabdota	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
Turbonilla sp.	0	0	0	0	0	0	4	1	1	0	0	1	0	11	12	9	25	2	14	36
Turbonilla turris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0
Turbonilla uruguayensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	5	7	3	0	5
Turridae indet.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1
Urosalpinx haneti	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	1	2	7	5
Volvulella persimilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	4	4	1	0	0
Total de ejemplares	**2041**	**3582**	**2212**	**3557**	**2067**	**94**	**3848**	**2644**	**4991**	**4524**	**7314**	**1188**	**785**	**2849**	**3647**	**5753**	**8738**	**5358**	**9703**	**18001**

APÉNDICE II

Taxones	Puerto Nueva Palmira	Zagarzazú	La Coronilla
Abra aequalis (Say, 1822)	0	0	8
Abra uruguayensis (Pilsbry, 1897)	0	0	52
Acteocina candei (d'Orbigny, 1841)	10	3	635
Acteon sp.	0	0	1
Adrana patagonica (d'Orbigny, 1846)	0	0	27
Aequipecten tehuelchus (d'Orbigny, 1842)	0	0	6
Amiantis purpurata (Lamarck, 1818)	0	0	1
Anatina anatina (Spengler, 1802)	0	0	7
Anomalocardia brasiliana (Gmelin, 1791)	3336	484	256
Atrina seminuda (Lamarck, 1819)	0	0	1
Bacteridium resticulum (Dall, 1889)	0	0	1
Barnea lamellosa (d'Orbigny, 1846)	9	0	1
Bittiolum varium (Pfeiffer, 1840)	186	0	150
Boonea jadisi (Olsson & McGinty, 1958)	3	0	168
Boonea seminuda (C. B. Adams, 1839)	0	0	126
Bostrycapulus odites R. Collin, 2005	563	2	3504
Brachidontes sp.	27	6	18
Buccinanops globulosus (Kiener, 1834)	14	0	0
Buccinanops sp.	0	1	3
Bulla occidentalis A. Adams, 1850	0	0	12
Bushia rushii (Pilsbry, 1897)	27	1	73
Caecum cf. *C. imbricatum* Carpenter, 1858	0	0	3
Calliostoma sp.	0	0	1
Cardiomya cleryana (d'Orbigny, 1842)	0	0	28
Cerithiopsis fusiformis (C.B. Adams, 1850)	8	0	4
Chione subrostrata (Lamarck, 1818)	116	0	104
Cooperella riosi Huber, 2010	0	7	11
Corbula caribaea (d'Orbigny, 1853)	210	46	1891
Corbula lyoni Pilsbry, 1897	0	0	6
Corbula patagonica d'Orbigny, 1846	0	0	2
Costoanachis sertulariarum (d'Orbigny, 1839)	4	0	12
Crassinella lunulata (Conrad, 1834)	0	0	13
Crepidula plana Say, 1822	7	0	103
Crepidula protea (d'Orbigny, 1841)	5	0	25
Ctena pectinella (C.B. Adams, 1852)	0	0	5
Cyclinella tenuis	0	0	12
Cylichna bidentata (d'Orbigny, 1841)	17	788	2678
Cyrtopleura costata (Linnaeus, 1758)	0	4	0
Cyrtopleura sp.	1	0	0
Diodora patagonica (d'Orbigny, 1839)	41	0	4
Donax sp.	25	12	0
Ennucula puelcha (d'Orbigny, 1842)	0	72	579
Ennucula uruguayensis (E.A. Smith, 1880)	0	0	8
Epitonium albidum (d'Orbigny, 1842)	0	1	0
Epitonium candeanum (d'Orbigny, 1842)	0	9	0
Epitonium georgettinum (Kiener, 1838)	0	6	0
Epitonium sp.	1	0	4
Erodona mactroides Bosc, 1801	20	7	0
Ervilia concentrica (Holmes, 1858)	0	0	267
Eulimastoma engonium (Bush,1885)	0	0	11
Eurytellina angulosa (Gmelin, 1791)	0	0	15
Fargoa bushiana (Bartsch, 1909)	0	0	118
Felaniella vilardeboana (d'Orbigny, 1842)	5	0	3
Finella dubia (d'Orbigny, 1840)	1	3	698
Gouldia cerina (C. B. Adams, 1845)	9	4	9

Taxones	Puerto Nueva Palmira	Zagarzazú	La Coronilla
Heleobia cf. *H. australis* (d'Orbigny, 1835)	313	9959	272
Iselica anomala (C.B. Adams, 1850)	11	1	52
Juliacorbula aequivalvis (Philippi, 1836)	1	0	681
Kellia suborbicularis (Montagu, 1803)	0	0	16
Laevicardium sp.	1	6	68
Limaria sp.	5	0	11
Lirophora paphia (Linnaeus, 1767)	0	0	1
Lithophaga sp.	0	0	1
Littoraria flava (King & Broderip, 1832)	3	0	0
Lottia subrugosa (d'Orbigny, 1841)	1	0	0
Lucapinella henseli (Martens, 1900)	0	0	15
Lunarca ovalis (Bruguière, 1789)	28	0	1
Macoma constricta (Bruguière, 1792)	60	48	0
Macoma uruguayensis (E. A. Smith, 1885)	0	0	584
Mactra guidoi Signorelli & Scarabino, 2010	1	15	101
Mactra isabelleana d'Orbigny, 1846	4295	6544	5
Mactra sp.	0	0	19
Merisca martinicensis (d'Orbigny, 1853)	0	0	8
Musculus sp.	0	0	15
Mysella sp.	0	0	7
Nassarius cf. *N. vibex* (Say, 1922)	3	0	0
Noetia bisulcata (Lamarck, 1819)	22	0	2
Notocochlis isabelleana (d'Orbigny, 1840)	0	0	24
Nucula semiornata d'Orbigny, 1842	5	19	1340
Odostomella carceralis Pimenta, Absalao & Alencar, 2000	0	0	1
Odostomia sp.	8	0	0
Olivella defiorei Klappenbach, 1964	0	0	5
Olivella sp.	0	0	50
Olivella tehuelcha (Duclos, 1835)	0	0	10
Ostrea equestris Say, 1834	9485	281	31702
Ostrea puelchana d'Orbigny, 1842	0	0	170
Pandora bushiana Dall, 1886	0	0	131
Paraleptopecten bavayi (Dautzenberg, 1900)	0	0	101
Parvanachis sp.	6	47	335
Peristichia agria Dall, 1889	0	0	17
Philine aff. *P. sagra* (d'Orbigny, 1841)	0	0	2
Phlyctiderma semiaspera (Philippi, 1836)	14	0	5
Pitar cf. *P. palmeri* Fischer-Piette & Testud, 1967	0	0	30
Pitar rostratus (Philippi, 1844)	601	136	1116
Plicatula gibbosa Lamarck, 1801	2	0	425
Scapharca brasiliana (Lamarck, 1819)	0	0	21
Scapharca chemnitzii (Philippi, 1851)	0	0	1
Seila adamsi (H. C. Lea, 1845)	0	0	4
Semele proficua (Pulteney, 1799)	0	0	61
Siphonaria lessoni Blainville, 1824	3	0	0
Solariorbis infracarinatus (Gabb, 1881)	0	0	11
Solariorbis sp.	0	0	3
Solen sp.	0	0	32
Sphenia fragilis (H. & A. Adams, 1854)	2	1	130
Stramonita haemastoma (Linnaeus, 1767)	29	0	0
Tagelus plebeius (Lightfoot, 1786)	336	104	16
Tegula patagonica (d'Orbigny, 1835)	2	0	377
Teinostoma sp.	0	0	1
Tellina gibber Ihering, 1907	145	183	3082
Trachycardium muricatum (Linnaeus, 1758)	3	0	72
Transennella sp.	0	0	849
Triphora cf. *T. medinae* Parodiz, 1955	9	0	3

Taxones	Puerto Nueva Palmira	Zagarzazú	La Coronilla
Turbonilla abrupta Bush, 1899	0	0	42
Turbonilla arnoldoi De Jong & Coomans, 1988	0	0	4
Turbonilla atypha Bush, 1899	0	0	15
Turbonilla brasiliensis Clessin, 1902	0	0	34
Turbonilla deboeri De Jong & Coomans, 1988	0	0	12
Turbonilla farroupilha Pimenta & Absalao, 2004	0	0	5
Turbonilla multicostata (C.B. Adams, 1850)	1	0	35
Turbonilla penistoni Bush, 1899	0	0	57
Turbonilla rhabdota (Watson, 1886)	0	0	2
Turbonilla sp.	5	2	109
Turbonilla turris (d'Orbigny, 1840)	0	0	15
Turbonilla uruguayensis Pilsbry, 1897	0	0	29
Turridae indet.	0	0	4
Urosalpinx haneti (Petit, 1856)	0	0	19
Volvulella persimilis (Mörch, 1875)	0	0	17
Total de ejemplares	**20045**	**18802**	**54049**

APÉNDICE III

Sistemática y descripción de los taxones de Bryozoa hallados en La Coronilla.

Clase Gymnolaemata

Orden Cheilostomata

Familia Membraniporidae

Género *Biflustra* d'Orbigny, 1852

Biflustra denticulata (Busk, 1856)

Lámina XIII-A

Descripción: fragmentos de colonia encontrados aislados. Autozooides rectangulares, más largos que anchos, criptocisto bien desarrollado, crenulado, de extensión variable con espinas puntiagudas y curvadas alrededor del margen interno; opesia oval a algo cuadrada, de tamaño variable. Con un tubérculo en cada esquina proximal del zooide.

***Biflustra* sp.**

Lámina XIII-B

Descripción: fragmento de colonia. Autozooides cuadrados a rectangulares, algunas veces redondeados en las esquinas distales. Criptocisto muy reducido con pequeños dientes en el margen proximal y lateral. Sin tubérculos.

Familia Electridae

Género *Conopeum* Gray, 1848

Conopeum reticulum (Linnaeus, 1767)

Descripción: colonia incrustante. Zooides alargados variando de rectangular a poligonal. Gimnocisto corto, crenulado, con espinas cortas y curvas en dirección a la

opesia; presente en casi todos los zooides, en la esquina proximal un par de kenozooides. Criptocisto corto, crenulado. Opesia oval, grande.

Familia Romancheinidae

Género *Exochella* Jullien, 1888

Exochella longirostris Jullien, 1888

Lámina XIII-C

Descripción: fragmento de colonia incrustante. Autozooides oblongos, dispuestos en líneas irregulares, separados uno de otro por profundas suturas; pared frontal lisa solamente con poros areolares, circulares a alargados (dependiendo del nivel de calcificación de la pared frontal), variable en número (10-13). Orificio circular, región proximal proyectando un diente hacia el interior del orificio. Presencia de una avicularia sobre cada autozooide (raramente ausente) próximo al margen, ocupando el lugar de un poro areolar; localizada medialmente a proximalmente, dirigida lateralmente, levemente hacia la región proximal o distal. Rostro triangular, fino, crossbar completo. Ooecio globular, más o menos ubicado en la pared frontal, ocupando parte del zooide sucesor; presencia de poros areolares similares a los del autozooide.

Familia Phidoloporidae

Género *Lifuella* Gordon & d'Hondt, 1997

Lifuella gorgonensis (Hastings, 1930)

Lámina XIII-D

Determinación: colonia incrustante, con crecimento irregular. Autozooides oblongos, dispuestos más o menos en líneas, poros areolares circulares delimitando su margen, sin clara individualización; pared frontal con un umbo bien desarrollado que em algunos casos esconde parcialmente el orificio primario. Orificio en forma de sinus con 4-5 espinas distales, frecuentemente quebradas o escondidas por el ooecio o por la

calcificación secundaria. Ooecio circular, liso con un umbo presente sobre la superfície frontal, poros areolares en el margen.

Familia Schizoporellidae

Género *Schizoporella* Hincks, 1877

***Schizoporella* sp. 1**

Lámina XIII-E

Despcripción: fragmento de una colonia con crecimento irregular y multilamelar. Autozooides oblongos, separados uno de otro por suturas finas que desaparecen conforme a la edad. Pared frontal perforada por poros circulares de tamaños variables, ubicados en depresiones. Orificio primario circular con sinus amplio. Presencia de una avicularia lateral dirigida hacia afuera y levemente hacia la región distal; rostro triangular y crossbar completo. Ooecio globular con la superficie porosa.

***Schizoporella* sp. 2**

Lámina XIII-F

Descripción: colonia incrustante, fragmentos pequeños. Autozooides más o menos rectangulares, más largos en la región distal que en la proximal. Pared frontal perforada por grandes poros circulares. Orificio primario circular con sinus en forma de U, cóndilos triangulares bien visibles. Con dos grandes avicularias laterales al orificio, rostro triangular, *crossbar* completo, dirigidas distalmente y levemente lateralmente. Ooecio hiperestomial, con poros sobre su superficie, orificio independiente del zooide materno.

Familia Watersiporidae

Género *Watersipora* Neviani, 1896

Watersipora subtorquata (d'Orbigny, 1852)

Lámina XIV-A

Descripción: pequeño fragmento de una colonia incrustante. Autozooides oblongos, más largos que anchos, dispuestos en quinconcio, separados uno de otro por profundas suturas. Pared frontal perforada por pequeños poros circulares. Orificio primario más largo que ancho, con un largo y profundo sinus y un peristoma levemente elevado lateralmente.

Familia Celleporidae

Género *Turbicellepora* Ryland, 1963

Turbicellepora pourtalesi Winston, 2005

Lámina XIV-B

Descripción: fragmento de colonia de crecimento irregular, aparentemente masivo o erecto. Autozooides oblongos sin una clara distinción de separación. Pared frontal lisa excepto por pequeños y circulares poros areolares. Orificio primario escondido por el peristoma bien desarrollado, que lleva un umbo suboral largo y robusto, además de dos protuberancias laterales más finas. Avicularia suboral localizada en la base del elevado y bien desarrollado umbo; rostro dentado y crossbar completo. Ooecio globular con superficie perforada por pequeños poros circulares.

Clase Gymnolaemata

Orden Ctenostomata

Familia Terebriporidae

Género *Terebripora* d'Orbigny, 1847

***Terebripora* sp.**

Descripción: colonia estolonal en la cual se observa parte del estolón y zooides en la superficie de la concha. Colonia formada por estolón primario que está unido los zooides por cortos estolones secundarios. Zooides alargados en forma de botella, con el estolón surgiendo en la extremidad distal y en las laterales (distal-mediano).

Familia Immergentiidae

Género *Immergentia* Silén, 1946

***Immergentia* sp.**

Descripción: colonia estolonal donde se observa parte del estolón y zooides en la superficie de la concha. Sólo presente el estolón primário. Zooides alargados, en forma de botella.

Clase Stenolaemata

Orden Cyclostomata

Familia **Tubuliporidae** Johnston, 1838

Lámina XIV-C

Descripción: fragmento de una colonia incrustante. Autozooides con peristoma bien desarrollado con abertura circular a oval. Presencia de un gonozooide que se extiende entre los peristomas; ooeciotubo más pequeño y más estrecho que un peristoma zooidal, levemente curvado; superficie del gonozooide con abundantes poros circulares o en forma de gota.

APÉNDICE IV

	Taxones con Oichnus en las muestras de La Coronilla. N corresponde al número de ejemplares perforados													
	LC3A		LC4A		LC1B		LC3B		LC7B		LC12C		LC14C	
	N	% de ejs	N	% de ejs	N	% de ejs	N	% de ejs	N	% de ejs	N	% de ejs	N	% de ejs
BIVALVOS														
Epifaunales, sustrato duro:														
Ostrea equestris	94	7,7	126	8	70	4,5	183	7,6	111	6,3	613	8	828	5,4
Ostrea puelchana	1	12,5					5	12,5					9	9,7
Plicatula gibosa	1										6	4,8	3	1,1
Paraleptopecten bavayi	1	6,7	1	9							1	5	1	2,3
Sphenia fragilis			1	4,2					1	11,1	1	3,8	4	14,3
Infaunales, sustr. blando/con conchilla														
Ennucula puelcha			3	16,7	11	7	15	5,8	12	12,7	1	6,2		
Nucula semiornata	2	22,2		10	70	14	71	11	24	15,4				
Chione subrostrata	1	14,3	1				1	4,2	1	6,7				
Pitar rostratus	2	11,1	2	6,9	14	5,3	31	6,3	9	3,4	1	2		
Transennella					8	3	4	1,2						
Macoma uruguayensis	3	5,5							4	4,3				
Corbula caribaea	4	8,2	4	12,5	16	6,6	8	2,5	1	0,5	5	0,9	1	0,2
Juliacorbula aequivalvis	5	7,5	14	12,8	4	4,3	11	5,3	2	2,4				
Scapharca brasiliana	1	25												
GASTERÓPODOS														
Sustrato blando														
Cylichna bidentata	1	6,3			19	2,7	29	3,2	10	1,1				
Acteocina candei	3	42,8	5	29,4	24	11,1	55	21,4	6	5,8				
Parvanachis	4	3,7	1	0,7										
Notocochlis isabelleana							1	10						
Asociados a otros taxones														
Heleobia cf. *H. australis*							1	11,1						
Bittiolum varium	2	6,3	2	11,7			2	10			1	5		
Finella dubia	6	40	11	38			8	2,9						
Boonea seminuda	8	16,3												
Boonea jadisi			2	2,2										
Peristichia agria	1	50	1	14,3	1	33,3								
Eulimastoma engonium			1	33,3										
Turbonilla abrupta			2	25	1	20								
Turbonilla brasiliensis					2	33,3								
Turbonilla deboeri	1	25	2	100	1	25								

	Taxones con Oichnus en las muestras de La Coronilla. N corresponde al número de ejemplares perforados													
	LC3A		LC4A		LC1B		LC3B		LC7B		LC12C		LC14C	
	N	% de ejs	N	% de ejs	N	% de ejs	N	% de ejs	N	% de ejs	N	% de ejs	N	% de ejs
Turbonilla penistoni	3	42,8	8	66,7	1	100								
Turbonilla multicostata	4	30,8	2	22,2									1	11,1
Turbonilla turris	2	13,3												
Turbonilla farroupilha			2	66,7										
Turbonilla cf. *T. atypha*			1	33,3										
Turbonilla uruguayensis									1	33,3				
Sustrato duro														
Lucapinella henseli			1	100										
Bostrycapulus odites	4	0,6	1	0,1			1	0,2						
Crepidula plana			3	4,5										
Tegula patagonica	2	6,7	3	17,6							1	1	3	1,6
N TOTAL	**156**		**200**		**242**		**426**		**182**		**630**		**850**	
% TOTAL	**5,5**		**5,5**		**4,2**		**4,9**		**3,4**		**6,5**		**4,7**	

APÉNDICE V

PUERTO DE NUEVA PALMIRA	PROFUNDIDAD (m)			
	Cruda		Viviente	
Taxones	**MIN**	**MAX**	**MIN**	**MAX**
Acteocina candei	0	51	7	42
Anomalocardia brasiliana	0,3	5		
Barnea lamellosa	15	15		
Bittiolum varium	0	11	0	11
Boonea jadisi	0	12		
Bostrycapulus odites	0	46	0	46
Brachidontes sp.				
Buccinanops globulosus	0	6	0	6
Bushia rushii				
Cerithiopsis fusiformis	0	165	0	44
Chione subrostrata	0	0		
Corbula caribaea	0,9	823	3,7	11
Costoanachis sertulariarum	0	20		
Crepidula plana	0	110	1	73
Crepidula protea	0	125	16	50
Cylichna bidentata			0	8
Cyrtopleura sp.				
Diodora patagonica	0	0		
Donax sp.				
Epitonium sp.				
Erodona mactroides				
Felaniella vilardeboana	25	77		
Finella dubia	0	805		
Gouldia cerina	8	174	8	11
Heleobia cf. *H. australis*	0	60		
Iselica anomala	0	550	5	5
Juliacorbula aequivalvis	2	183		
Laevicardium sp.				
Limaria sp.				
Littoraria flava	-1,5	0		
Lottia subrugosa	0	0	0	0
Lunarca ovalis	0	11	0	11
Macoma constricta	0,3	2		
Mactra guidoi				
Mactra isabelleana	0	25		
Nassarius cf. *N. vibex*	0	31	0	31
Noetia bisulcata				
Nucula semiornata	0	52		
Odostomia sp.				
Ostrea equestris			0	11
Parvanachis sp.				
Phlyctiderma semiaspera	0	104	0,5	0,5
Pitar rostratus	10	100		
Plicatula gibbosa	0	120	7	11
Siphonaria lessoni	0	0		

PUERTO DE NUEVA PALMIRA	PROFUNDIDAD (m)			
	Cruda		Viviente	
Taxones	**MIN**	**MAX**	**MIN**	**MAX**
Sphenia fragilis	6	11	8	11
Stramonita haemastoma	0	538	0	30
Tagelus plebeius	0	10		
Tegula patagonica	0	57		
Tellina gibber	13	55		
Trachycardium muricatum	0	11		
Triphora cf. *T. medinae*				
Turbonilla multicostata	30	65		
Turbonilla sp.				

ZAGARZAZÚ	PROFUNDIDAD (m)			
	Cruda		Viviente	
Taxones	**MIN**	**MAX**	**MIN**	**MAX**
Acteocina candei	0	51	7	42
Anomalocardia brasiliana	0,3	5		
Bostrycapulus odites	0	46	0	46
Brachidontes sp.				
Buccinanops sp.				
Bushia rushii				
Cooperella riosi	3	3		
Corbula caribaea	0,9	823	3,7	11
Corbula lyoni	11	67		
Cylichna bidentata			0	8
Cyrtopleura costata	0	1		
Donax sp.				
Ennucula puelcha	5	1850		
Epitonium albidum				
Epitonium candeanum				
Epitonium georgettinum	0	101		
Erodona mactroides				
Finella dubia	0	805		
Gouldia cerina	8	174	8	11
Heleobia cf. *H. australis*	0	60		
Iselica anomala	0	550	5	5
Laevicardium sp.				
Littoraria flava	-1,5	0		
Macoma constricta	0,3	2		
Mactra guidoi				
Mactra isabelleana	0	25		
Nucula semiornata	0	52		
Ostrea equestris			0	11
Parvanachis sp.				
Pitar rostratus	10	100		
Sphenia fragilis	6	11	8	11
Stramonita haemastoma	0	538	0	30
Tagelus plebeius	0	10		
Tellina gibber	13	55		
Turbonilla sp.				

LA CORONILLA	PROFUNDIDAD (m)			
	Cruda		Viviente	
Taxones	**MIN**	**MAX**	**MIN**	**MAX**
Abra aequalis	0	50	7	26
Abra uruguayensis	5,5	180		
Acteocina candei	0	51	7	42
Acteon sp.				
Adrana patagonica	18	110		
Aequipecten tehuelchus	10	120		
Amiantis purpurata				
Anatina anatina	6	50		
Anomalocardia brasiliana	0,3	5		
Atrina seminuda	0,3	2		
Bacteridium resticulum	0	201	0	0
Barnea lamellosa	15	15		
Bittiolum varium	0	11	0	11
Boonea jadisi	0	12		
Boonea seminuda	0	101	0	22
Bostrycapulus odites	0	46	0	46
Brachidontes rodriguezii	0	25		
Brachidontes sp.				
Buccinanops cochlidium	0	66	6	11
Buccinanops globulosus	0	6	0	6
Buccinanops sp.				
Bulla occidentalis	0	81	0	15
Bushia rushii				
Caecum cf. *C imbricatum*	0	183		
Calliostoma sp.				
Cardiomya cleryana	50	229		
Cerithiopsis fusiformis	0	165	0	44
Chione subrostrata	0	0		
Cooperella riosi	3	3		
Corbula caribaea	0,9	823	3,7	11
Corbula lyoni	11	67		
Corbula patagonica				
Costoanachis sertulariarum	0	20		
Crassinella lunulata	0	110	7	11
Crepidula plana	0	110	1	73
Crepidula protea	0	125	16	50
Ctena pectinella	1	58	1	1
Cyclinella tenuis	1	66	0,3	7
Cylichna bidentata			0	8
Diodora patagonica	0	0		
Ennucula puelcha	5	1850		
Epitonium sp.				
Ervilia concentrica	7	100	7	11
Eulimastoma engonium	0	366	3	27
Eurytellina angulosa	0	10		
Fargoa bushiana	1	195	2	66
Felaniella vilardeboana	25	77		

LA CORONILLA	PROFUNDIDAD (m)			
	Cruda		Viviente	
Taxones	**MIN**	**MAX**	**MIN**	**MAX**
Finella dubia	0	805		
Gastrochaena sp.				
Gouldia cerina	8	174	8	11
Heleobia cf. *H. australis*	0	60		
Iselica anomala	0	550	5	5
Juliacorbula aequivalvis	2	183		
Kellia suborbicularis	42	80		
Laevicardium sp.				
Limaria sp.				
Lirophora paphia	0,9	101		
Lithophaga sp.				
Lucapinella henseli	0	55		
Lunarca ovalis	0	11	0	11
Macoma uruguayensis	18	70		
Mactra guidoi				
Mactra isabelleana	0	25		
Mactra sp.				
Melanella sp.				
Merisca martinicensis	2	77		
Musculus sp.				
Mysella sp.				
Mytilus edulis	0	50	0	0
Noetia bisulcata				
Notocochlis isabelleana	0	113		
Nucula semiornata	0	52		
Nucula uruguayensis				
Odostomella carceralis	2	15		
Olivella cf. *O. tehuelcha*	18	140		
Olivella defiorei	38	50	38	40
Olivella sp.				
Ostrea equestris			0	11
Ostrea puelchana	10	100		
Pandora bushiana	6	100	7	11
Paraleptopecten bavayi	6	55		
Parvanachis sp.				
Peristichia agria	0	115		
Petricola lapicida	0,3	6	0	1
Phlyctiderma semiaspera	0	104	0,5	0,5
Piline aff. *P. sagra*	2	86		
Pitar cf. *P. palmeri*	15	45		
Pitar rostratus	10	100		
Plicatula gibbosa	0	120	7	11
Scapharca brasiliana	0	75		
Scapharca chemnitzii	11	75		
Seila adamsi	0	80	0	20
Semele proficua	0	75	0,3	7
Solariorbis infracarinatus	0	66	0,6	0,6

LA CORONILLA	PROFUNDIDAD (m)			
	Cruda		Viviente	
Taxones	**MIN**	**MAX**	**MIN**	**MAX**
Solariorbis sp.	0	1		
Solen sp.				
Sphenia fragilis	6	11	8	11
Tagelus plebeius	0	10		
Tegula patagonica	0	57		
Teinostoma sp.				
Tellina gibber	13	55		
Trachycardium muricatum	0	11		
Transennella sp.				
Triphora cf. *T. medinae*				
Turbonilla abrupta				
Turbonilla arnoldoi				
Turbonilla atypha	8	8		
Turbonilla brasiliensis	48	56		
Turbonilla deboeri				
Turbonilla farroupilha	42	56		
Turbonilla multicostata	30	65		
Turbonilla penistoni	0	128		
Turbonilla rhabdota	713	713		
Turbonilla sp.				
Turbonilla turris	27	200		
Turbonilla uruguayensis	5	36		
Turridae indet.				
Urosalpinx haneti	0	55	0	22
Volvulella persimilis	0	805	3	42
Zidona dufresnei	15	200		

APÉNDICE VI

PUERTO N. PALMIRA	SUSTRATO			
Taxones	**Blando**	**Duro**	**Consolidado**	**Invertebrados**
Acteocina candei	arenoso-pelítico			
Anomalocardia brasiliana	arenoso-pelítico			
Barnea lamellosa			x	
Bittium varium				x
Boonea jadisi				x
Bostrycapulus odites		x		
Brachidontes sp.		x		
Buccinanops globulosus	arenoso			
Bushia rushii	arenoso-pelítico			
Cerithiopsis fusiformis				x
Chione subrostrata	arenoso-pelítico			
Corbula caribaea	arenoso-pelítico			
Juliacorbula cf. *aequivalvis*	arenoso-pelítico			
Costoanachis sertulariarum		x		
Crepidula plana		x		
Crepidula protea		x		
Cylichna bidentata	arenoso-pelítico			
Cyrtopleura sp.			x	
Diodora patagonica		x		
Donax sp.	arenoso			
Epitonium sp.				x
Erodona mactroides	arenoso-pelítico			
Felaniella vilardeboana	grueso			
Finella dubia	arenoso-pelítico			
Gouldia cerina	arenoso			
Heleobia cf. *H. australis*		x	x	
Iselica anomala				x
Laevicardium sp.	arenoso			
Limaria sp.	arenoso-pelítico			
Littoraria flava		x		
Lottia subrugosa		x		
Lunarca ovalis		x		
Macoma constricta	arenoso-pelítico			
Mactra guidoi	arenoso-pelítico			
Mactra isabelleana	arenoso			
Nassarius cf. *N. vibex*	arenoso-pelítico			
Noetia bisulcata		x		
Nucula semiornata	arenoso			
Odostomia sp.				x
Ostrea equestris		x		
Parvanachis sp.	arenoso-pelítico			
Phlyctiderma semiaspera		x		
Pitar rostratus	pelítico			
Plicatula gibbosa		x		
Siphonaria lessoni		x		
Sphenia fragilis		x		
Stramonita haemastoma		x		
Tagelus plebeius	arenoso-pelítico			
Tegula patagonica		x		
Tellina gibber	arenoso			
Trachycardium muricatum	arenoso-pelítico			
Triphora cf. *T. medinae*				x
Turbonilla multicostata				x
Turbonilla sp.				x

APÉNDICE VII

ZAGARZAZÚ	SUSTRATO			
Taxones	**Blando**	**Duro**	**Consolidado**	**Invertebrados**
Acteocina candei	arenoso-pelítico			
Anomalocardia brasiliana	arenoso-pelítico			
Bostrycapulus odites		x		
Brachidontes sp.		x		
Buccinanops sp.	x			
Bushia rushi	arenoso-pelítico			
Cooperella atlantica	arenoso-pelítico			
Corbula caribaea	arenoso-pelítico			
Corbula lyoni	grueso			
Cylichna bidentata	arenoso-pelítico			
Cyrtopleura costata			x	
Donax sp.	arenoso			
Ennucula puelcha	arenoso-pelítico			
Epitonium albidum				x
Epitonium candeanum				x
Epitonium georgettinum				x
Erodona mactroides	arenoso-pelítico			
Finella dubia	arenoso-pelítico			
Gouldia cerina	arenoso			
Heleobia cf. *H. australis*	x	x	x	
Iselica anomala				x
Laevicardium sp.	arenoso			
Littoraria flava		x		
Macoma constricta	arenoso-pelítico			
Macoma uruguayensis	pelítico			
Mactra guidoi	arenoso-pelítico			
Mactra isabelleana	arenoso			
Nucula semiornata	arenoso			
Ostrea equestris		x		
Parvanachis sp.	arenoso-pelítico			
Pitar rostratus	pelítico			
Sphenia fragilis		x		
Stramonita haemastoma		x		
Tagelus plebeius	arenoso-pelítico			
Tellina gibber	arenoso			
Turbonilla sp.				x

APÉNDICE VIII

LA CORONILLA	SUSTRATO			
Taxón	**Blando**	**Duro**	**Consolidado**	**Invertebrados**
Abra aequalis	arenoso-pelítico			
Abra uruguayensis	arenoso-pelítico			
Acteocina candei	arenoso-pelítico			
Acteon sp.	arenoso-pelítico			
Adrana patagonica	arenoso-pelítico			
Aequipecten tehuelchus	arenoso-pelítico			
Amiantis purpurata	arenoso			
Anatina anatina	arenoso			
Anomalocardia brasiliana	arenoso-pelítico			
Atrina seminuda	arenoso-pelítico			
Bacteridium resticulum				x
Barnea lamellosa			x	
Bittiolum varium				x
Boonea jadisi				x
Boonea seminuda				x
Bostrycapulus odites		x		
Brachidontes rodriguezii		x		
Brachidontes sp.		x		
Buccinanops cochlidium	arenoso-pelítico			
Buccinanops globulosus	arenoso			
Buccinanops sp.	x			
Bulla occidentalis	arenoso-pelítico			
Bushia rushii	arenoso-pelítico			
Caecum cf. *C. imbricatum*	arenoso			
Calliostoma sp.		x		
Cardiomya cleryana	arenoso-pelítico			
Cerithiopsis fusiformis				x
Chione subrostrata	arenoso-pelítico			
Cooperella riosi	arenoso			
Corbula caribaea	arenoso-pelítico			
Corbula lyoni	grueso			
Corbula patagonica	pelita			
Costoanachis sertulariarum		x		
Crassinella lunulata	arenoso			
Crepidula plana		x		
Crepidula protea		x		
Ctena pectinella	arenoso			
Cyclinella tenuis	arenoso			
Cylichna bidentata	arenoso-pelítico			
Diodora patagonica		x		
Ennucula puelcha	arenoso-pelítico			
Epitonium sp.				x
Ervilia concentrica	arenoso			
Eulimastoma engonium				x
Eurytellina angulosa	arenoso			
Fargoa bushiana				x
Felaniella vilardeboana	grueso			
Finella dubia	arenoso-pelítico			
Gastrochaena sp.			x	
Gouldia cerina	arenoso			
Heleobia cf. *H. australis*	x	x	x	

	SUSTRATO			
Taxón	**Blando**	**Duro**	**Consolidado**	**Invertebrados**
Iselica anomala				x
Juliacorbula aequivalvis	arenoso-pelítico			
Kellia suborbicularis	arenoso			
Laevicardium sp.	arenoso			
Limaria sp.	arenoso-pelítico			
Lirophora paphia	arenoso			
Lithophaga sp.			x	
Lucapinella henseli		x		
Lunarca ovalis		x		
Macoma uruguayensis	pelítico			
Mactra guidoi	arenoso-pelítico			
Mactra isabelleana	arenoso			
Mactra sp.	x			
Melanella sp.				x
Merisca martinicensis	arenoso			
Musculus sp.		x		
Mysella sp.				x
Mytilus edulis		x		
Noetia bisulcata		x		
Notocochlis isabelleana	arenoso			
Nucula semiornata	arenoso			
Nucula uruguayensis	pelítico			
Odostomella carceralis				x
Olivella cf. *O. tehuelcha*	arenosos y conchilla			
Olivella defiorei	arenoso			
Olivella sp.				
Ostrea equestris		x		
Ostrea puelchana		x		
Pandora bushiana	arenoso-pelítico			
Paraleptopecten bavayi		x		
Parvanachis sp.	arenoso-pelítico			
Peristichia agria				x
Petricola lapicida			x	
Philine aff. *P. sagra*	pelítico			
Phlyctiderma semiaspera	arenoso-pelítico			
Pitar cf. *P. palmeri*	arenoso			
Pitar rostratus	pelítico			
Plicatula gibbosa		x		
Scapharca brasiliana	arenoso			
Scapharca chemnitzii	arenoso			
Seila adamsii				x
Semele proficua	arenoso-pelítico			
Solariorbis infracarinatus	x			
Solariorbis sp.	x			
Solen sp.	arenoso			
Sphenia fragilis		x		
Tagelus plebeius	arenoso-pelítico			
Tegula patagonica		x		
Teinostoma sp.	x			
Tellina gibber	arenoso			
Trachycardium muricatum	arenoso-pelítico			
Transennella sp.	x			
Triphora cf. *T. medinae*				x

	SUSTRATO			
Taxón	**Blando**	**Duro**	**Consolidado**	**Invertebrados**
Turbonilla abrupta				x
Turbonilla arnoldoi				x
Turbonilla atypha				x
Turbonilla brasiliensis				x
Turbonilla deboeri				x
Turbonilla farroupilha				x
Turbonilla multicostata				x
Turbonilla penistoni				x
Turbonilla rhabdota				x
Turbonilla sp.				x
Turbonilla turris				x
Turbonilla uruguayensis				x
Turridae indet.				
Urosalpinx haneti		x		
Volvulella persimilis	arenoso-pelítico			
Zidona dufresnei	arenoso-pelítico			

APÉNDICE IX

PUERTO N. PALMIRA	TEMPERATURA		
Taxones	**CA**	**ARG**	**MG**
Acteocina candei	1		
Anomalocardia brasiliana	1		
Barnea lamellosa		1	
Bittiolum varium	1		
Boonea jadisi	1		
Bostrycapulus odites	1		
Brachidontes sp.			
Buccinanops globulosus		1	
Bushia rushii		1	
Cerithiopsis fusiformis	1		
Chione subrostrata	1		
Corbula caribaea	1		
Juliacorbula aequivalvis	1		
Costoanachis sertulariarum		1	
Crepidula plana	1		
Crepidula protea		1	
Cylichna bidentata	1		
Cyrtopleura sp.			
Diodora patagonica	1		
Donax sp.			
Epitonium sp.			
Erodona mactroides		1	
Felaniella vilardeboana		1	
Finella dubia	1		
Gouldia cerina	1		
Heleobia cf. *H. australis*		1	
Iselica anomala	1		
Laevicardium sp.	1		
Limaria sp.	1		
Littoraria flava	1		
Lottia subrugosa	1		
Lunarca ovalis	1		
Macoma constricta	1		
Mactra guidoi		1	
Mactra isabelleana		1	
Nassarius cf. *N. vibex*	1		
Noetia bisulcata	1		
Nucula semiornata		1	
Odostomia sp.			
Ostrea equestris	1		
Parvanachis sp.			
Phlyctiderma semiaspera	1		
Pitar rostratus		1	
Plicatula gibbosa	1		
Siphonaria lessoni			1
Sphenia fragilis	1		
Stramonita haemastoma	1		
Tagelus plebeius	1		
Tegula patagonica	1		
Tellina gibber	1		
Trachycardium muricatum	1		
Triphora cf. *T. medinae*		1	
Turbonilla multicostata	1		
Turbonilla sp.			

APÉNDICE X

ZAGARZAZÚ	Temperatura		
Taxones	**CA**	**ARG**	**MG**
Acteocina candei	1		
Anomalocardia brasiliana	1		
Bostrycapulus odites	1		
Brachidontes sp.			
Buccinanops globulosus		1	
Buccinanops sp.			
Bushia rushi		1	
Cooperella riosi	1		
Corbula caribaea	1		
Corbula lyoni		1	
Cylichna bidentata	1		
Cyrtopleura costata	1		
Donax sp.			
Ennucula puelcha		1	
Epitonium albidum	1		
Epitonium candeanum	1		
Epitonium georgettinum		1	
Erodona mactroides		1	
Finella dubia	1		
Gouldia cerina	1		
Heleobia cf. *H. australis*		1	
Iselica anomala	1		
Laevicardium sp.	1		
Littoraria flava	1		
Macoma constricta	1		
Macoma uruguayensis		1	
Mactra guidoi		1	
Mactra isabelleana		1	
Nucula semiornata		1	
Ostrea equestris	1		
Parvanachis sp.			
Pitar rostratus		1	
Sphenia fragilis	1		
Stramonita haemastoma	1		
Tagelus plebeius	1		
Tellina gibber	1		
Turbonilla sp.			

APÉNDICE XI

LA CORONILLA	TEMPERATURA		
Taxones	**CA**	**ARG**	**MG**
Abra aequalis	1		
Abra uruguayensis		1	
Acteocina candei	1		
Acteon sp.			
Adrana patagonica		1	
Aequipecten tehuelchus		1	
Amiantis purpurata		1	
Anatina anatina	1		
Anomalocardia brasiliana	1		
Atrina seminuda	1		
Bacteridium resticulum	1		
Barnea lamellosa		1	
Bittiolum varium	1		
Boonea jadisi	1		
Boonea seminuda	1		
Bostrycapulus odites	1		
Brachidontes rodriguezii		1	
Brachidontes sp.			
Buccinanops cochlidium		1	
Buccinanops globulosus		1	
Buccinanops sp.			
Bulla occidentalis	1		
Bushia rushii		1	
Caecum cf. *C. imbricatum*	1		
Calliostoma sp.			
Cardiomya cleryana		1	
Cerithiopsis fusiformis	1		
Chione subrostrata	1		
Cooperella riosi	1		
Corbula caribaea	1		
Corbula lyoni		1	
Corbula patagonica		1	
Costoanachis sertulariarum		1	
Crassinella lunulata	1		
Crepidula plana	1		
Crepidula protea		1	
Ctena pectinella	1		
Cyclinella tenuis	1		
Cylichna bidentata	1		
Diodora patagonica	1		
Ennucula puelcha		1	
Epitonium sp.			
Ervilia concentrica	1		
Eulimastoma engonium	1		
Eurytellina angulosa	1		
Fargoa bushiana	1		
Felaniella vilardeboana		1	
Finella dubia	1		
Gastrochaena sp.			
Gouldia cerina	1		
Heleobia cf. *H. australis*		1	

	TEMPERATURA		
Taxones	**CA**	**ARG**	**MG**
Iselica anomala	1		
Juliacorbula aequivalvis	1		
Kellia suborbicularis	1		
Laevicardium sp.	1		
Limaria sp.	1		
Lirophora paphia	1		
Lithophaga sp.			
Lucapinella henseli		1	
Lunarca ovalis	1		
Macoma uruguayensis		1	
Mactra guidoi		1	
Mactra isabelleana		1	
Mactra sp.			
Melanella sp.			
Merisca martinicensis	1		
Musculus sp.			
Mysella sp.			
Mytilus edulis			
Noetia bisulcata	1		
Notocochlis isabelleana		1	
Nucula semiornata		1	
Nucula uruguayensis		1	
Odostomella carceralis	1		
Olivella cf. *O. tehuelcha*		1	
Olivella defiorei	1		
Olivella sp.			
Ostrea equestris	1		
Ostrea puelchana		1	
Pandora bushiana	1		
Paraleptopecten bavayi	1		
Parvanachis sp.			
Peristichia agria	1		
Petricola lapicida	1		
Philine aff. *P. sagra*	1		
Phlyctiderma semiaspera	1		
Pitar cf. *P. palmeri*	1		
Pitar rostratus		1	
Plicatula gibbosa	1		
Scapharca brasiliana	1		
Scapharca chemnitzii	1		
Seila adamsi	1		
Semele proficua	1		
Solariorbis infracarinatus	1		
Solariorbis sp.			
Solen sp.			
Sphenia fragilis	1		
Tagelus plebeius	1		
Tegula patagonica		1	
Teinostoma sp.	1		
Tellina gibber	1		
Trachycardium muricatum	1		
Transennella sp.			
Triphora cf. *T. medinae*		1	

	TEMPERATURA		
Taxones	**CA**	**ARG**	**MG**
Turbonilla abrupta	1		
Turbonilla arnoldoi	1		
Turbonilla atypha		1	
Turbonilla brasiliensis	1		
Turbonilla deboeri	1		
Turbonilla farroupilha	1		
Turbonilla multicostata	1		
Turbonilla penistoni	1		
Turbonilla rhabdota	1		
Turbonilla sp.			
Turbonilla turris	1		
Turbonilla uruguayensis		1	
Turridae indet.			
Urosalpinx haneti		1	
Volvulella persimilis	1		
Zidona dufresnei		1	

APÉNDICE XII

	LÍMITE DISTRIBUCIÓN	
Taxones	**Norte**	**Sur**
Abra aequalis	35	-23
Abra uruguayensis	-35	-35
Acteocina candei	35	-36
Acteon sp.		
Adrana patagonica	-22,93	-41
Aequipecten tehuelchus	-21	-53
Amiantis purpurata	-19	-43
Anatina anatina	35	-28
Anomalocardia brasiliana	18	-33
Atrina seminuda	35	-35
Bacteridium resticulum		
Barnea lamellosa	-34	-43
Bittiolum varium	38	-30
Boonea jadisi	27,86	-35
Boonea seminuda	46,5	-35
Bostrycapulus odites	-5	-45,8
Brachidontes rodriguezii	-34	-42
Brachidontes sp.		
Buccinanops cochlidium	-23	-42,58
Buccinanops globulosus	-35	-46
Buccinanops sp.		
Bulla occidentalis	34,5	-33
Bushia rushii	-34	-42,58
Caecum cf. *C.imbricatum*	30	-24
Calliostoma sp.		
Cardiomya cleryana	-22	-54
Cerithiopsis fusiformis	33,8	-22,4
Chione subrostrata	-23	-23
Cooperella riosi	26	-33
Corbula caribaea	42	-49
Corbula lyoni	-19	-49
Corbula patagonica	-23	-43
Costoanachis sertulariarum	35	-54
Crassinella lunulata	42	-35
Crepidula plana	48	-43
Crepidula protea	20	-42
Ctena pectinella	25	-35
Cyclinella tenuis	37	-28
Cylichna bidentata	39	-35
Cyrtopleura costata	42	-28
Cyrtopleura sp.		
Diodora patagonica	11	-45
Donax sp.	18	-35
Ennucula puelcha	-22,93	-55,5
Epitonium albidum	26	-40
Epitonium candeanum	32	-35
Epitonium georgettinum	-23,37	-44,27
Epitonium sp.		
Erodona mactroides	-26	-35
Ervilia concentrica	35	-6
Eulimastoma engonium	35,34	-22,4

	LÍMITE DISTRIBUCIÓN	
Taxones	**Norte**	**Sur**
Eurytellina angulosa	25	-33
Fargoa bushiana	42	-28,4
Felaniella vilardeboana	-21	-42
Finella dubia	35	-28
Gastrochaena sp.	35	-38,5
Gouldia cerina	35	-30
Heleobia cf. *H. australis*	-24	-41
Iselica anomala	28	-35
Juliacorbula aequivalvis	26,5	-24
Kellia suborbicularis	68	-42,58
Laevicardium sp.	37	-33
Limaria sp.	35	-28
Lirophora paphia	20	-29
Lithophaga sp.		
Littoraria flava	22,07	-29
Lottia subrugosa	-4	-35
Lucapinella henseli	-23	-53
Lunarca ovalis	42	-35
Macoma constricta	29,5	-28
Macoma uruguayensis	-29	-39
Mactra guidoi	-21	-43
Mactra isabelleana	-23	-42
Mactra sp.		
Melanella sp.		
Merisca martinicensis	26,5	-23
Musculus sp.	35	-42,58
Mysella sp.		
Mytilus edulis	68	-55,5
Nassarius cf. *N. vibex*	41,6	-27,6
Noetia bisulcata	34	-35
Notocochlis isabelleana	-22,4	-42,58
Nucula semiornata	-23	-53,5
Nucula uruguayensis		
Odostomella carceralis	-23,19	-23,19
Odostomia sp.		
Olivella cf. *O. tehuelcha*	-23,69	-43
Olivella defiorei	-23	-27
Olivella sp.		
Ostrea equestris	37	-42
Ostrea puelchana	-22	-42
Pandora bushiana	35	-29
Paraleptopecten bavayi	18	-35
Parvanachis sp.		
Peristichia agria	35,13	-23
Petricola lapicida	26,5	-39
Philine aff. *P. sagra*	35	-13
Phlyctiderma semiaspera	35	-42
Pitar cf. *P. palmeri*	-10	-23
Pitar rostratus	-22	-38,7
Plicatula gibbosa	35,5	-34
Scapharca brasiliana	35	-33
Scapharca chemnitzii	28	-33
Seila adamsi	41,6	-33

	LÍMITE DISTRIBUCIÓN	
Taxones	**Norte**	**Sur**
Semele proficua	35	-42,58
Siphonaria lessoni	-32	-55,22
Solariorbis infracarinatus	30	-6
Solariorbis sp.		
Solen sp.		
Sphenia fragilis	30,8	-35
Stramonita haemastoma	37,1	-35
Tagelus plebeius	42	-54
Tegula patagonica	-23	-54
Teinostoma sp.	30,1	-20
Tellina gibber	-23	-43
Trachycardium muricatum	35	-42
Transennella sp.		
Triphora cf. *T. medinae*	-35	-35
Turbonilla abrupta	22	-22
Turbonilla arnoldoi	29	-18
Turbonilla atypha	-34	-35
Turbonilla brasiliensis	-7,8	-32
Turbonilla deboeri	12,5	-23
Turbonilla farroupilha	-22,4	-32
Turbonilla multicostata	35	-41,77
Turbonilla penistoni	32,3	-23
Turbonilla rhabdota	18,64	-25,8
Turbonilla sp.		
Turbonilla turris	18,3	-28,73
Turbonilla uruguayensis	-32	-41,27
Turridae indet.		
Urosalpinx haneti	-21	-39
Volvulella persimilis	35,35	-38,02
Zidona dufresnei	-23	-42

ANEXO PUBLICACIONES

I: 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.

II: Rojas, A., Verde, M., Urteaga, D., Scarabino, F. & Martínez, S. 2014a. The first predatory drillhole on a fossil chiton plate: an occasional prey item or an erroneous attack? Palaios, 29: 414 – 419.

III: Rojas, A. & Martínez, S. 2016. Marine Isotope Stage 3 (MIS 3) versus Marine Isotope Stage 5 (MIS 5) fossiliferous marine deposits from Uruguay. En: Gasparini, G. M., Rabassa, J., Deschamps, M. C. & Tonni, E. P. (Eds.): Marine Isotope Stage 3 in Southern South America 60 KA B.P.-30 KA B.P. Springer Earth System Sciences, 249- 278.

Disponible en ligne sur ScienceDirect
www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France
EM|consulte
www.em-consulte.com/en

GEOBIOS

Geobios 44 (2011) 377–386

Original article

Late Pleistocene and Holocene chitons (Mollusca, Polyplacophora) from Uruguay: Palaeobiogeography and palaeoenvironmental reconstruction in mid latitudes of the southwestern Atlantic ☆

Chitons (Mollusca, Polyplacophora) du Pléistocène tardif et de l'Holocène d'Uruguay : paléobiogéographie et reconstruction paléoenvironnementale aux latitudes moyennes de l'Atlantique du sud-ouest

Alejandra Rojas [a,*], Diego Urteaga [b]

[a] *Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciencias, 598-2-5252646, Iguá 4225, CP 11400, Montevideo, Uruguay*
[b] *Museo Argentino de Ciencias Naturales, Bernardino Rivadavia, 54-11-49826670 ext. 138, Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR, Buenos Aires, Argentina*

Received 28 December 2009; accepted 27 September 2010
Available online 29 April 2011

Abstract

Here we present a revision of the fossil record of chitons (Mollusca, Polyplacophora) of Late Pleistocene and Holocene marine deposits of Uruguay and discuss their potential for palaeoenvironmental reconstruction. Chitons were recorded as isolated valves in bivalve- and gastropod-rich assemblages. They are represented by the species *Chaetopleura angulata* (Spengler), *C. isabellei* (d'Orbigny), *C. asperrima* (Gould) and *Ischnochiton striolatus* (Gray). The last two species are recorded for the first time as fossils not only in Uruguay but also in South America. Exclusively recorded for the Late Pleistocene is the warm water species *I. striolatus*, whose current southern range limit is located in Santa Catarina, Brazil. Higher temperatures than at present are inferred for the Uruguayan coast during the Late Pleistocene, probably driven by the southward influence of the warm Brazilian Current along the eastern margin of South America. Chitons from Holocene deposits show a wider geographic distribution along the Uruguayan coast in comparison to current distributions. They are recorded where an estuarine and eurihaline fauna lives today, which suggests the former existence of marine conditions. This is explained by the westward displacement of the marine front in the Uruguayan coast during the Holocene transgressive events. Chitons have proven to be useful palaeoenvironmental proxies for the reconstruction of salinity and temperature trends in the Uruguayan coast during the climatic oscillations of the Late Pleistocene and Holocene epochs. As such, their patterns of distribution are related to the recent physical evolution of the Southwestern Atlantic Ocean.
© 2011 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Keywords: Quaternary; Palaeoenvironments; South America; Sea level oscillations; *Chaetopleura*; *Ischnochiton*

Résumé

Nous présentons ici une révision du registre fossile des chitons (Mollusca, Polyplacophora) de dépôts marins du Pléistocène tardif et de l'Holocène d'Uruguay, et discutons leur potentiel en matière de reconstruction paléoenvironnementale. Ces chitons sont enregistrés sous forme de valves isolées, au sein d'assemblages riches en bivalves et gastéropodes. Quatre espèces sont identifiées : *Chaetopleura angulata* (Spengler), *C. isabellei* (d'Orbigny), *C. asperrima* (Gould) et *Ischnochiton striolatus* (Gray). Les deux dernières espèces sont enregistrées pour la première fois comme fossiles, non seulement en Uruguay, mais également en Amérique du Sud. L'espèce d'eau chaude *I. striolatus*, dont la limite actuelle d'extension vers le Sud est située à Santa Catarina, Brésil, n'est enregistrée qu'au Pléistocène tardif. Des températures supérieures à l'actuel sont inférées pour la côte uruguayenne à cette époque, probablement dues à l'influence du Courant Brésilien chaud descendant vers le Sud le long de la marge Est de l'Amérique du Sud. Comparée à l'actuel, les chitons des dépôts holocènes montrent une distribution géographique plus large le long de la côte uruguayenne. Ils sont enregistrés là où se trouve aujourd'hui une faune estuarienne et euryhaline, ce qui suggère l'existence préalable de conditions marines liées au

☆ Corresponding editor: Gilles Escarguel.
* Corresponding author.
E-mail address: alepaleo@gmail.com (A. Rojas).

0016-6995/$ – see front matter © 2011 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.
doi:10.1016/j.geobios.2010.09.002

déplacement du front marin vers l'Ouest durant les événements transgressifs holocènes. Les chitons montrent leur utilité en tant qu'indicateur paléoenvironnemental pour la reconstruction des profils de salinité et de température de la côte uruguayenne durant les oscillations climatiques du Pléistocène tardif et de l'Holocène. Leur distribution est reliée à l'évolution physique récente de la partie sud-occidentale de l'Océan Atlantique.
© 2011 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Quaternaire ; Paléoenvironnements ; Amérique du Sud ; Niveau de la mer ; *Chaetopleura* ; *Ischnochiton*

1. Introduction

Chitons are an ancient group of marine molluscs that live exclusively on rocks or other hard substrates, with the majority of species living in intertidal to shallow subtidal habitats (Kaas and Van Belle, 1985). The fossil record of chitons remains poorly known as their occurrence as fossils is sporadic and occasional, especially when compared with the more diverse molluscan classes Bivalvia and Gastropoda. The oldest remains of this group extend back to the Upper Cambrian (Smith, 1960) and with the exception of some infrequent preservational conditions (e.g., Dell'Angelo et al., 2003; Pojeta et al., 2003; Vendrasco et al., 2004), most palaeontological records are based on disarticulated and isolated plates. The fossil record of chitons is also a poorly investigated topic and it has not been adequately assessed with respect to geographic areas or geologic time (Puchalski et al., 2008). Thus, new data on fossil chitons can be relevant to weigh their importance in past communities, and a good case in point is the scarcely studied but biogeographically interesting Southwestern Atlantic Ocean region. Indeed, the palaeobiogeography of chitons from Pleistocene and Holocene assemblages of the Uruguayan coast could aid in the reconstruction of palaeoenvironmental conditions of this coast in the recent past and provide a snapshot of the evolution of this highly dynamic area.

The knowledge of living chitons from Uruguay is far from well-known. The main reason for this is the omission of chitons in faunistic studies, reduced sampling efforts and sampling adequacy, as well as the scarcity of local specialists to account for the diversity, distribution and ecology of living chitons along the Uruguayan coast (Scarabino, 2003). Most authors have recorded living chitons only in the counties of Maldonado and Rocha along the eastern shores of Uruguay (Barattini, 1951; Castellanos, 1951; Barattini and Ureta, 1961; Layerle and Scarabino, 1984) (Fig. 1(2)). The western record of chitons in the Río de la Plata estuary is from Carranza and Rodríguez (2007) who mention the presence of *Chaetopleura angulata* (Spengler, 1797) in Banco Inglés, a shallow-water sandy bank located 10 km south-east of Montevideo (Fig. 1(2)). Recent chitons living along the Uruguayan coast were summarized by Scarabino (2003) in a taxonomic list that took into account the available literature for *C. angulata*, *C. asperrima* (Couthouy MS, Gould, 1852), *C. carrua* Righi, 1970, *C. isabellei* (d'Orbigny, 1839), and *Connexochiton moreirai* (Righi, 1973).

With the exception of the finding of an intermediate valve assigned to *Chaetopleura* sp. in a borehole core of the late Miocene Camacho Formation (Figueiras and Broggi, 1971; Sprechmann, 1978), the Uruguayan fossil record of chitons is restricted to deposits of late Quaternary age. Until now, little attention has been paid to these late Quaternary fossil chitons as they constitute only a minor proportion of all invertebrates preserved in these assemblages. Instead, most taxonomic compilations (De Mata, 1947; Figueiras, 1962, 1967; Clavijo et al., 2005) as well as palaeoecological and palaeoenvironmental inferences (Teisseire, 1928; Sprechmann, 1978; Martínez, 1990; Martínez et al., 2001, 2006; Rojas, 2007) have come from the much more abundant and diverse bivalve and gastropod taxa. Chitons have only been briefly and superficially mentioned as part of these assemblages when their plates were occasionally found in the marine shell-beds. De Mata (1947) and later Figueiras (1962) recorded the presence of *C. angulata* (as *C. tehuelcha* d'Orbigny, 1841) from the Areneras de Carrasco locality in Canelones county. Sprechmann (1978) mentioned the presence of *Chaetopleura isabellei* and *Chaetopleura* sp. in a borehole core in Puerto de La Paloma, Rocha county. Finally, Piñeiro et al. (1992) and Rojas (2007) reported as Polyplacophora indet. the chiton plates recorded in Punta Rasa (Maldonado county) and La Coronilla (Rocha county), respectively (Fig. 1(3)). Until then, only the two most conspicuous species of chitons – *C. angulata* and *C. isabellei* – had been reported for the Quaternary marine deposits of Uruguay. Thus, we expected that a detailed analysis of previously collected fossil chitons from the Uruguayan Quaternary deposits along with new material collected for this study could provide a valuable untapped source of data on the diversity and palaeobiogeography of chitons along the Uruguayan coast.

In the correlated Quaternary marine deposits of the adjacent Atlantic area of Argentina, chitons have also been reported as associated taxa from shell-beds. They come from Holocene sediments along the northeastern coast of Buenos Aires Province (Aguirre, 1990), from Bahía Blanca (Farinati, 1995) and along the northern coast of the Beagle Channel in Tierra del Fuego (Gordillo et al., 1992; Gordillo and Schwabe, 2009). The presence of chiton remains in Pleistocene deposits (locally referred to as ''Belgranense'') was reported by Bordas (1957) for the Buenos Aires Province. The aim of this paper is to provide a review and first compilation of the fossil record of chitons from the littoral Quaternary deposits of Uruguay. We describe the species that occur in these deposits, assess their chronological and palaeobiogeographic distribution along the Uruguayan coast, and test their potential utility for palaeoenvironmental reconstruction in mid latitudes of the Southwestern Atlantic Ocean.

2. Geological setting and study area

The studied chitons come from the Quaternary deposits included in the Chuy and/or Villa Soriano formations in

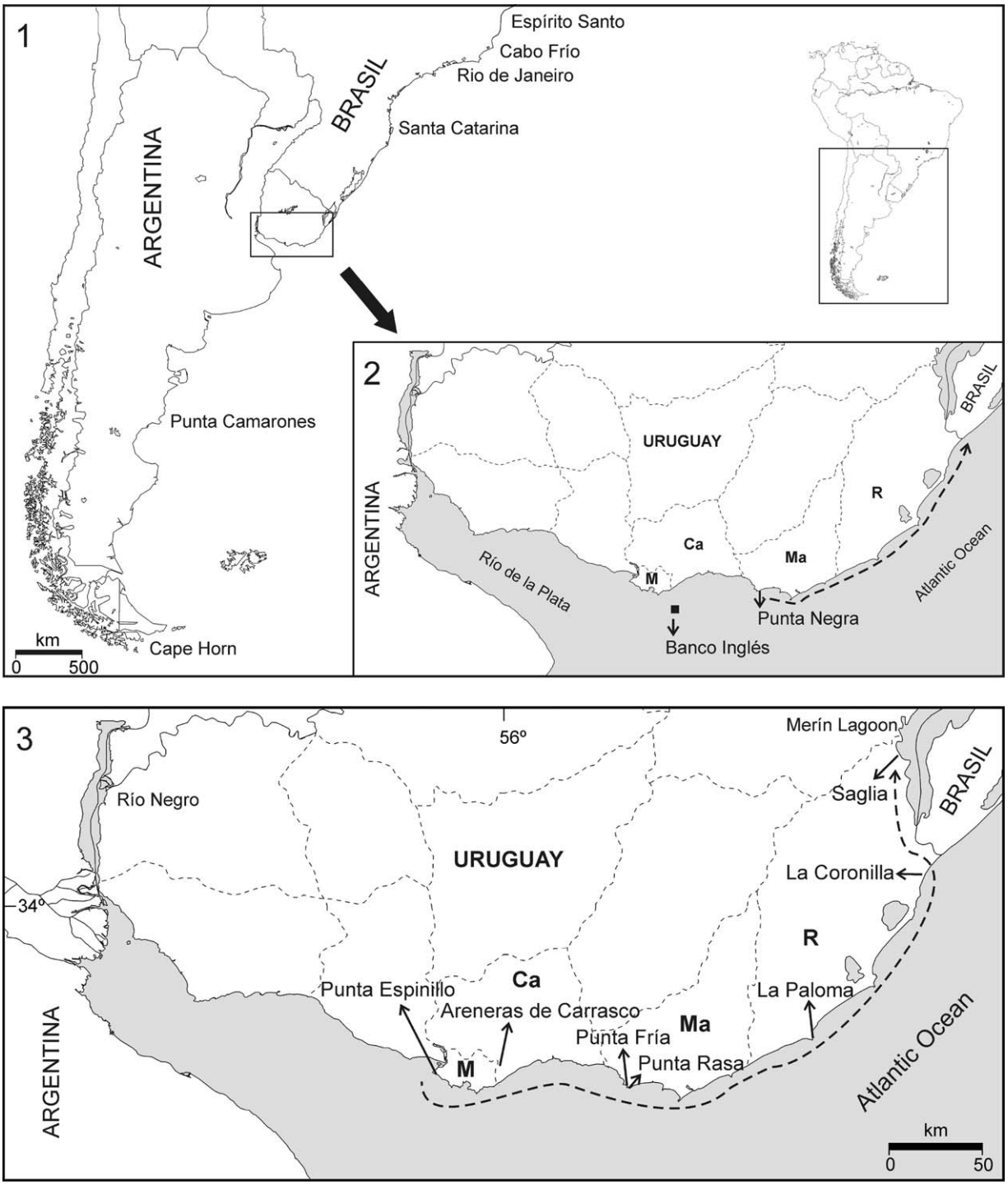


Fig. 1. **1**. Geographic location of current distribution limits of the chiton species recorded along the western margin of South America. **2**. Current geographic distribution of chitons along the Uruguayan coast. Dotted line indicates simplified range from Punta Negra toward the east. **3**. Geographic location of the Quaternary deposits that yielded chiton plates. Dotted line indicates the extension of the coastal geographic distribution of chitons during the Holocene. M: Montevideo; Ca: Canelones; Ma: Maldonado; R: Rocha counties.

Uruguay (Goñi and Hoffstetter, 1964; Goso, 1972). They originated from transgressive events that characterized this period of global-scale climatic oscillations. The poor definition of these lithostratigraphic units, their wide and overlapping lithologic characterization, and the use of non-lithologic criteria to recognize them, hinder their identification (see Martínez and Ubilla, 2004 for further details). Disregarding this situation, Quaternary marine deposits crop out patchily in a narrow strip along the present Uruguayan coastline and extend approximately from the mouth of the Río Negro in the west to the margins of the Merín Lagoon in the east (Fig. 1(3)). The molluscan assemblages are included in clays to coarse sands (Martínez et al., 2001, 2006; Rojas, 2007). From a chronostratigraphic viewpoint, they represent a few Upper

Pleistocene deposits (with minimum radiocarbon ages available of ca. 30,000–35,000 ^{14}C years before present) and more abundant and widespread Holocene deposits that range discontinuously in age between approximately 10,000 and 1800 cal. years before present. These fossiliferous deposits have been correlated with adjacent Atlantic units from Argentina and Brazil (Goñi and Hoffstetter, 1964; Forti Esteves, 1974; Martínez, 1990; Aguirre and Whatley, 1995).

The study area comprises the Uruguayan coastal waters currently dominated by the fluvio-marine gradient of the Río de la Plata and Atlantic Ocean (Fig. 1(2)). The Río de la Plata estuary receives from the west a freshwater discharge from the Paraná and Uruguay rivers, and from the east the marine waters of the Atlantic Ocean (Urien, 1972). It is divided by a submerged shoal (Barra del Indio) into an inner fluvial system and an outer mixohaline brackish system (Mianzan et al., 2001). The biogeography of the living biota responds to this gradient with a west to east dominance of freshwater, estuarine and marine taxa, respectively (Masello and Menafra, 1998; Giménez et al., 2005; Brazeiro et al., 2006). The limits and position of the salinity zones vary according to wind balance, river discharge and season (Guerrero et al., 1997).

In the marine front, the large-scale dynamics of the Southwestern Atlantic Ocean are dominated by the southward flowing Brazilian Current and the northward flowing Malvinas (Falkland) Current. The former transports tropical and subtropical waters along the continental margin of South America, while the latter transports cold subantarctic waters along the Argentinean shelf (Olson et al., 1988; Odebrecht and Castello, 2001). Both currents meet at the Brazil-Malvinas Confluence Zone (between 25°S and 45°S), resulting in highly variable physicochemical and biological attributes on the shelf and slope. The temperature gradients related to these water masses outline the current malacological provinces of the Southwestern Atlantic, the warm water Brazilian Province, the confluence Argentinean Province and the cold Magallanic Province (i.e. Scarabino, 1977; Briggs, 1995; Martínez and del Río, 2002). Coastal studies in Brazil, Argentina and Uruguay have shown that faunal compositions include a combination of species of warm-temperate and cool-temperate affinities. In this scenario, the Río de la Plata acts as an ecologic barrier and represents a broad ecotone between the southern and northern areas (Masello and Menafra, 1998; Scarabino et al., 2006a, 2006b).

3. Material and methods

The chiton remains studied herein are housed in the Colección de Invertebrados Fósiles de la Facultad de Ciencias (FCDPI), in Montevideo, Uruguay. The material was obtained in bulk samples of about 3 dm^3 by previous authors (Piñeiro et al., 1992; Martínez et al., 2001, 2006; Rojas, 2007) and additional material was recovered during further fieldwork. Samples were sieved in water and the residues dried at room temperature; some specimens were further cleaned using an ultrasonic bath. Chiton remains were photographed using a Nikon D100 digital camera equipped with a Nikkor 28–85 mm macro lens and a Philips XL30 scanning electron microscope at the Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN); they were measured by means of a digital caliper. All specimens available were determined (when possible) to species level. The systematics follows Sirenko (2006).

The area covered by the prospective studies (previous and this work) represents much of the geographic extension of the Quaternary littoral deposits of Uruguay (see above). The localities yielding chiton plates are shown in Fig. 1(3). Two of them (Punta Espinillo and Areneras de Carrasco) were radiocarbon dated by Acceleration Mass Spectrometry at the NSF Arizona AMS Facility, University of Arizona, United States. Ages are shown in Table 1 and were calibrated using the program CALIB REV5.0.2 (Stuiver and Reimer, 1993) with the Hughen et al. (2004) calibration datasets with a 19 ± 13 delta R assumed.

4. Systematic palaeontology

Class POLYPLACOPHORA Gray, 1821
Order CHITONIDA Thiele, 1910
Family CHAETOPLEURIDAE Plate, 1899
Genus ***Chaetopleura*** Shuttleworth, 1853
Chaetopleura isabellei (d'Orbigny, 1839)
Fig. 2(1–3)

Material: 8 head, 66 intermediate and 2 tail valves (FCDPI 2877, 2895, 3152, 4794, 4797, 4850, 4858, 4928, 4994).

Occurrence: Punta Espinillo, Areneras de Carrasco, Punta Fría, Punta Rasa, Saglia, La Coronilla (Fig. 1(3)).

Measurements: see Table 2.

Table 1
Chiton species recorded in Quaternary marine deposits of Uruguay by locality and age.

Chiton species[a]	Locality	^{14}C age	95.4% (2σ) cal. age BP	Lab. Nr.	Taxon dated	Age source
1	Punta Espinillo	3501 ± 40	3251–3465	AA83199	*Natica isabelleana*	This work
1, 2, 3	Areneras de Carrasco	7379 ± 44	7710–7928	AA83200	*Anomalocardia brasiliana*	This work
1	Punta Fría	2490 ± 70	1858–2276	LP-817	*Tegula patagonica*	Martínez et al. (2006)[b]
1, 2	Punta Rasa	-	-	-	-	-
2	Saglia 1	3530 ± 50	3148–3468	LP-907	*Erodona mactroides*	Martínez et al. (2006)
2	Saglia 2a	4460 ± 70	4312–4786	LP-893	*Erodona mactroides*	Martínez et al. (2006)
1, 2	Saglia 2b	4800 ± 70	4798–5241	LP-901	*Erodona mactroides*	Martínez et al. (2006)
1, 2, 3, 4	La Coronilla	29.500 ± 600	Min. age	LP-884	*Ostreola equestris*	Martínez et al. (2001)
		35.500 ± 1900	Min. age	LP-824	*Mactra isabelleana*	Martínez et al. (2001)

[a] 1: *C. isabellei*; 2: *C. angulata*; 3: *C. asperrima*; 4: *I. striolatus*.
[b] Martínez et al. (2006) referred as "Punta Rasa" the age obtained for Punta Fría by mistake.

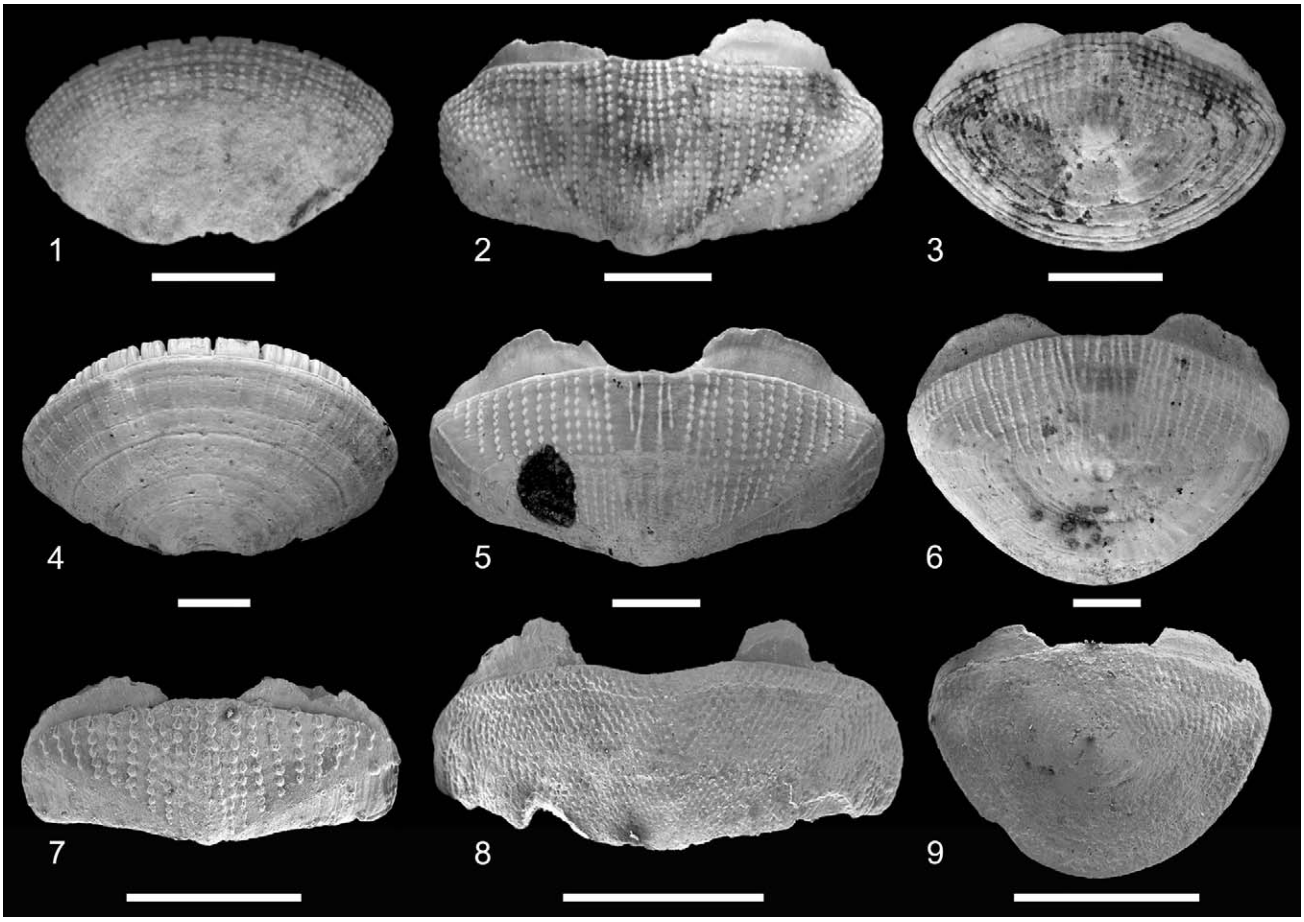


Fig. 2. Chiton species recorded from Late Pleistocene and Holocene deposits of Uruguay. 1–3. *Chaetopleura isabellei*. 1. Head valve (FCDPI 4794). 2. Intermediate valve. 3. Tail valve (FCDPI 4858). 4–6. *Chaetopleura angulata*. 4. Head valve. 5. Intermediate valve. 6. Tail valve (FCDPI 4857). 7. *Chaetopleura asperrima*. Intermediate valve (FCDPI 4859). 8, 9. *Ischnochiton striolatus*. 8. Intermediate valve (FCDPI 4861). 9. Tail valve (FCDPI 4934). Scale bars: 2 mm.

Description: head valve semicircular, front slope straight, posterior margin widely V-shaped. Intermediate valve less long than half the width; anterior margin concave at the jugum (convex on valve II), slightly sinuose on the pleural area, obviously narrowing from the last third toward the sides; side margin truncated, posterior margin sinuose: convex near to the lateral margin and slightly concave from the first third toward the jugum; apices inconspicuous; lateral areas moderately raised. Tail valve semicircular; front margin nearly straight at the jugum, slightly sinuose at the pleurae; posterior margin regularly convex; mucro median, prominent; postmucronal slope can be straight or convex.

Central area of intermediate valves and anteromucronal area of tail valve with hemispherical granules aligned in mostly complete longitudinal rows (14 to 23 per side), somewhat bending toward the jugum near the diagonal line, sometimes anastomosing at the jugum. Lateral areas of intermediate valves, head valve and postmucronal area of tail valve bearing cylindrical pustules which exceptionally bear a pore on top and are aligned radially, converging toward the apex or toward the mucro (30 to 47 on head valve, 5 to 13 per side on intermediate valves, about 17 on the tail valves that could not be counted). This alignment is more evident close to the margins, where pustules are more numerous and smaller.

Apophyses short, wide, rounded, regularly narrowing toward the sides, connected across the jugum by a very short, straight jugal plate, notched at the sides; slit formula 11/1/11-12, slit rays, teeth blunt, dorsally rugose but not grooved, inequidistant, eaves narrow and solid.

Remarks: this species was originally illustrated in 1839 and described in 1841, although the complete expedition report was published several years later (d'Orbigny, 1847). Present distribution ranging from Rio de Janeiro (Brazil) to Punta Camarones (Argentina; Fig. 1(1)); living in the intertidal zone and down to a depth of 70 m (Kaas and Van Belle, 1987; Ríos, 2009).

Chaetopleura angulata (Spengler, 1797)
Fig. 2(4–6)

Material: 6 head, 53 intermediate and 18 tail valves (FCDPI 2479, 3073, 3098, 3477, 4793, 4795, 4796, 4857, 4891, 4927).

Occurrence: Areneras de Carrasco, Punta Rasa, Saglia, La Coronilla (Fig. 1(3)).

Measurements: see Table 2.

Description: head valve semicircular, front slope slightly convex, posterior margin widely V-shaped. Intermediate valve twice as wide as long; anterior margin convex, straight or concave in the jugal area, convex or sinuose at the pleurae,

Table 2
Valve measurements of the chitons recorded in Quaternary marine deposits of Uruguay (in mm).

	Intermediate valve					Head valve			Tail valve		
	Width	Length	High	Elevation	L:W ratio	Width	Length	L:W ratio	Width	Length	L:W ratio
Ischnochiton striolatus (Gray, 1828)											
n	3	3	2	2	3				1	1	1
Mean	3.93	1.40	1.75	0.47	0.35	-	-	-	3.60	2.50	0.69
Min	3.00	1.00	1.60	0.41	0.33	-	-	-	-	-	-
Max	4.60	1.70	1.90	0.53	0.37	-	-	-	-	-	-
Chaetopleura isabellei (d'Orbigny, 1839)											
n	24	24	24	24	24	6	6	6	2	2	2
Mean	7.58	3.14	3.26	0.43	0.42	5.87	2.97	0.51	7.00	3.95	0.56
Min	4.90	2.20	2.40	0.39	0.30	4.80	2.60	0.48	6.30	3.00	0.48
Max	11.50	5.50	5.13	0.55	0.62	6.20	3.31	0.54	7.70	4.90	0.64
Chaetopleura asperrima (Couthouy MS; Gould, 1852)											
n	20	20	20	20	20						
Mean	5.70	2.07	2.28	0.40	0.36	-	-	-	-	-	-
Min	4.00	1.40	1.50	0.30	0.27	-	-	-	-	-	-
Max	7.00	2.80	3.30	0.50	0.47	-	-	-	-	-	-
Chaetopleura angulata (Spengler, 1797)											
n	23	23	23	23	23	3	3	3	18	18	18
Mean	9.10	3.69	3.99	0.42	0.39	9.95	5.89	0.59	5.41	3.12	0.56
Min	3.70	1.10	1.40	0.29	0.17	8.85	4.66	0.53	3.70	1.70	0.45
Max	15.60	8.10	7.10	0.59	0.52	10.60	7.00	0.67	11.50	8.00	0.70

which are tapering toward the sides; side margins truncated; posterior margin sinuose, apices hardly perceptible. Lateral areas moderately raised. Tail valve semicircular, length more than half the width anterior margin evenly convex; mucro central, rather prominent; postmucronal slope convex, straight or concave.

Central area of intermediate valves and anteromucronal area of tail valve bearing pustules arranged in longitudinal, mostly complete, occasionally branched rows (11 to 38 per side) somewhat posteriorly converging. These pustules are totally fused on the jugum, but only fused at the base on the pleurae. Lateral area of intermediate valve, head valve and postmucronal area of tail valve with fused pustules forming radiating, occasionally branched rows (3 to 5) converging toward the apex/mucro.

Apophyses wide, rounded, almost rectangular on tail valve, narrowing toward the side margin, connected across the jugum by a very short jugal plate with a light notch at the sides. Slit formula 10/1/9-11, slit rays, teeth dorsally grooved, outer margin pectinated, eaves solid.

Remarks: some authors (Rochebrune, 1889; Kaas, 1954; Righi, 1967; Castellanos, 1988) have expressed doubts about the natural amphiatlantic distribution of this species prior to humans, inferring that it might have been been accidentally carried by boats since the XVI century. Present distribution ranging from Cabo Frío (Brazil) to Cape Horn (Fig. 1(1)), as well as from the west and north coast of the Iberian Peninsula to France. This species has been collected in depths of 0-50 m (Kaas and Van Belle, 1987; Ríos, 2009).

Chaetopleura asperrima (Gould, 1852)
Fig. 2(7)

Material: 35 intermediate valves (FCDPI 4847, 4859, 4929, 4932).

Occurrence: Areneras de Carrasco, La Coronilla (Fig. 1(3)).

Measurements: see Table 2.

Description: intermediate valve shorter than half the width; front margin straight at the jugum, sinuose at the pleurae; side margins rounded or truncated; posterior margin slightly concave, apex more or less conspicuous. Lateral areas only slightly raised if raised at all.

Central area of intermediate valves bearing robust ovate granules, stouter toward the sides, arranged in longitudinal rows (about 9 to 17 per side), eventually anastomosing on the jugal area. Concentrical growth lines can occur between the granules. Lateral areas of intermediate valves with highly elevated cylindrical pustules, usually bearing a large pore on the top. Those pustules become smaller toward the apex. They are arranged in radiating rows, converging toward the apex, although in many cases they show no arrangement.

Apophyses wide, regularly rounded, well developed, connected across the jugum by a very short convex jugal plate. Insertion plates seem to be smooth; teeth blunt; slit formula ?/1/?. Cone of aesthetes openings under jugal area; eaves solid.

Remarks: Kaas and Van Belle (1985) and Ferreira (1983) found it much like *C. isabellei* but considered it to be a valid species with some doubt. Thus, it is provisionally included here

among the chiton taxa recorded in the Quaternary deposits of Uruguay, while further studies are ongoing in order to clarify its taxonomic status. Present distribution between Espírito Santo (Brazil) and Maldonado (Uruguay) (Fig. 1(1, 2)); it has been collected in the intertidal zone, down to a depth of almost 50 m (Kaas and Van Belle, 1987; Ríos, 2009).

Family ISCHNOCHITONIDAE Dall, 1889
Genus ***Ischnochiton*** Gray, 1847
Ischnochiton striolatus (Gray, 1828)
Fig. 2(8, 9)

Material: 5 intermediate valves and 1 tail valve (FCDPI 4861, 4934).

Occurrence: La Coronilla (Fig. 1(3)).

Measurements: see Table 2.

Description: intermediate valve broadly rectangular, shorter than half the width; front margin concave in the jugal part, straight to slightly convex at the pleurae; side margins more or less rounded; hind margin almost straight, lateral areas weakly raised. Tail valve less than semicircular; length more than half the width; front margin convex; mucro central; hind slope concave.

Weak tegmental sculpture, central areas of intermediate valves and anteromucronal area of tail valve bearing fine granules arranged in lines starting perpendicular to the diagonal line converging toward and across the jugum, becoming slightly stronger near the diagonal ridge, thus forming a quincunx. Lateral areas of intermediate valves and postmucronal area of tail valve roughly granulose, somewhat scaly; concentric grooves barely perceptible.

Aphophyses short, inequilaterally triangular; jugal sinus straight about one third of valve's width; insertion plates short; slit formula ?/1/11, slits inequidistant, slit rays distinct; intermediate valves have several aesthetes openings which are arranged forming a triangle along the jugal area of articulamentum; teeth sharp, smooth; eaves narrow, solid.

Remarks: present distribution between Bogue Inlet, North Carolina (34° 40'N) and Santa Catarina, Brazil (27° 40'S) (Fig. 1(1)). Intertidal to shallow subtidal (Kaas and Van Belle, 1990; Ríos, 2009).

5. Discussion

Four species of Polyplacophora lived on the Uruguayan coast during the late Quaternary. This number suggests a low richness when compared to the southernmost South American fossil chiton assemblage reported by Gordillo and Schwabe (2009), but this richness increases when compared with the fossil record of chitons in adjacent Atlantic areas of Argentina. For example, in northeastern Buenos Aires Province only *C. isabellei* was recorded in Holocene sediments (Aguirre, 1990), while further south in Bahía Blanca, this species was found together with *C. angulata* (Farinati, 1995). Until now, no chitons were reported from adjacent Brazilian Quaternary deposits.

Considering the living chitons in Uruguayan waters, Scarabino (2003) listed five species. Later, Demicheli and Scarabino (2006) reconsidered the nominal *Chaetopleura* species and argued that, apart from *C. angulata*, the members of this genus in this region were still in need of a detailed revision. In particular, *C. carrua* and *C. asperrima* each needs to be confirmed as distinct from *C. isabellei*, and if so, each of their respective ranges needs to be documented. The presence of *C. moreirai* in Uruguayan waters cannot be confirmed (F. Scarabino, pers. comm. 2009) because the material found by Layerle and Scarabino (1984) is no longer available for study. Also, the lack of any new specimens of *C. moreirai* from sampling of extant fauna in the originally prospected area, makes its record at least suspicious.

Unlike the neontologic information available, this study provides a reliable geographic and temporal context for the specimens and species represented along the coast of Uruguay during the Late Pleistocene and Holocene. It confirms the presence of *C. isabellei* in both epochs (Table 1). The fossil record of *C. isabellei* and *C. angulata* along the Uruguayan coast increases their geographic range as they were found at localities from which they have not been previously reported (e.g. Punta Espinillo, Punta Fría, Punta Rasa, Saglia and La Coronilla). *I. striolatus* is reported from the Pleistocene of Uruguay for the first time, and *C. asperrima* is newly recorded from Holocene mollusc assemblages. The findings presented here also constitute the first fossil record of these two species for South America.

5.1. Palaeobiogeography and palaeoenvironmental reconstruction

The palaeobiogeographic distribution of chitons along the Uruguayan coast during the late Pleistocene and Holocene can be compared to the corresponding extant species, to qualitatively show shifts in salinity gradients related to the Río de la Plata, as well as shifts in temperature due to changing Southwestern Atlantic current regimes.

5.1.1. Pleistocene

Pleistocene chitons are only present in La Coronilla (Fig. 1(3)), represented by the four species recorded in this study. For this deposit only minimum radiocarbon ages are available (Martínez et al., 2001; Table 1). The bivalve and gastropod taxa preserved are indicative of warmer conditions than today, thus Martínez et al. (2001) and Rojas (2007) inferred a probable Last Interglacial (OIS 5e) range of dates for the assemblage, between 130,000 and 119,000 years BP (Hearty et al., 2007).

The presence of *I. striolatus* in this assemblage has some paleoenvironmental implications as it lives in warmer water than that off the present Uruguayan coast. This species is found from intertidal to sublittoral depths (Gracia et al., 2005; Rodrigues and Absalão, 2005) with a present southern distribution limit along the Southwestern Atlantic at Santa Catarina, Brazil (Ríos, 2009). Our record of this species as fossil could imply that the coast of Uruguay had warmer temperatures than today during the Late Pleistocene. Then, the current absence of *I. striolatus* from the living benthic

communities of the Uruguayan coast (Scarabino, 2003; Ríos, 2009), represents a more recent northward range retraction. The presence of 10 co-occurring bivalves and gastropods in the La Coronilla assemblage with a similar biogeographic pattern (Rojas, 2007) further supports this scenario. Similar changing climatic conditions in the Pleistocene had also triggered equivalent biogeographic responses of molluscan faunas in other geographic areas (Valentine and Jablonski, 1993; Roy et al., 1995; Kitamura and Ubukata, 2003).

The mechanism proposed to explain this scenario is the displacement of the convergence zone of the Brazil and Malvinas currents toward higher latitudes (Martínez et al., 2001; Rojas, 2007), which would account for the fact that chiton species might have experienced shifts in their range limits, probably due to their adaptation to particular thermal regimes.

The changing current regime along the western Atlantic coast of South America could represent widespread southward range extensions along the northern coast of Argentina, reflected in the composition of Pleistocene invertebrate assemblages. However, the still limited sampling effort for Pleistocene deposits along the Buenos Aires coast (Aguirre and Whatley, 1995) prevents any reconstruction of this kind at the moment.

The absence of *I. striolatus* from Holocene assemblages (see below) could indicate a weaker influence of the warm Brazilian Current along the Uruguayan coast in this time interval. Although sampling failure and/or taphonomic agents might account for this, the greater abundance, degree of knowledge and sampling effort in the Holocene deposits of Uruguay (Sprechmann, 1978; Martínez et al., 2006; Rojas, 2007) favors the shifting climatic regime hypothesis.

5.1.2. Holocene

Chitons from the Holocene assemblages of Punta Espinillo, Areneras de Carrasco, Punta Fría, Punta Rasa and Saglia (Fig. 1(3)) are represented by three species of the genus *Chaetopleura*: *C. angulata*, *C. isabellei* and *C. asperrima*. Radiocarbon ages are available for all localities with the exception of Punta Rasa (Table 1). The ages available for Saglia suggest that *C. isabellei* and *C. angulata* lived at the current western border of the Merín Lagoon between approximately 5200 to 3150 cal. years BP, and that marine conditions prevailed where a freshwater lagoon presently occurs.

The current western limit of distribution of chitons along the Uruguayan coast (*C. angulata*, cited as *Stereochiton felipponei* by Figueiras and Sicardi, 1968) is located at Punta Negra in Maldonado county (Fig. 1(2)). Very close to this locality occurs the youngest record of fossil chitons, at Punta Rasa and Punta Fría approximately at 2200–1800 cal. years BP (Fig. 1(3)). However, the past western boundary of distribution of chitons is located at Punta Espinillo at ca. 3200–3500 cal. years BP, stretching their coastal distribution limit along the Uruguayan coast by approximately 120 km into the Río de la Plata (Fig. 1(2, 3)). A similar pattern occurs at Areneras de Carrasco, the oldest Holocene chiton-bearing deposit (ca. 7700–7900 cal. years BP).

These findings significantly expand the geographic range occupied by chitons along the Uruguayan coast during at least part of the Holocene. As described above, the main physical variable that accounts for the current biogeographic distribution along the Uruguayan coast is salinity (Masello and Menafra, 1998; Giménez et al., 2005; Brazeiro et al., 2006). Along this gradient, Punta Espinillo and Areneras de Carrasco are located within the current estuarine range of the Río de la Plata (Calliari et al., 2003; Giménez et al., 2005). As stated earlier, chitons have only been reported from the shores of the eastern Maldonado and Rocha counties, where the coast receives a strong marine influx from the Atlantic Ocean (Fig. 1(2)). The only exception to this is the record by Carranza and Rodríguez (2007) of *C. angulata* at Banco Inglés, 10 km south-east off the coast of Montevideo, whose presence can be explained by the highly variable salinity of the area through the occurrence of a quasi-permanent salt wedge regime that generates a bottom salinity front (Guerrero et al., 1997; Mianzan et al., 2001).

Since polyplacophorans are a strictly marine group (stenopolyhaline sensu Kaas and Van Belle, 1985), their palaeobiogeography points to the existence of conditions with higher salinity during part of the Holocene that allowed the colonization and establishment of taxa west of their known current coastal distribution. This evidence supports a westward advance of the marine front on the Uruguayan coast inferred also by the palaeoecological analysis of bivalve and gastropod assemblages from these and other Holocene littoral deposits (Martínez et al., 2001, 2006; Rojas, 2007).

The low number of assemblages containing chiton remains and the absence of a continuum of absolute ages precludes a more accurate analysis of salinity changes throughout the Holocene. The data currently available are also not sufficient to carry out a species level biogeographic characterization of the Uruguayan coast for the recent past. However, this study shows qualitatively that the palaeoecology and palaeobiogeography of chitons has a potential to provide insights for the reconstruction of the palaeoenvironmental changes occurring in the South-western Atlantic Ocean.

6. Conclusions

C. angulata, *C. isabellei* and *C. asperrima* lived along the Uruguayan coast during transgressive Holocene events, which together with *I. striolatus* occupied the coast in the Late Pleistocene. The two latter species are reported for the first time for the South American fossil record.

For the Late Pleistocene the warm water *I. striolatus* indicates higher temperatures than the present for the Uruguayan coast, probably driven by the southward influence of the warm Brazilian Current along the western margin of South America.

The Holocene geographic distribution of chitons along the Uruguayan coast was wider than at present. The presence of chitons implies the existence of marine conditions where today only estuarine and euryhaline species live, and this likely reflects the westward displacement of the marine front during Holocene transgressive events.

The palaeobiogeography and ecologic requirements of chitons make them useful as palaeoenvironmental proxies for the reconstruction of salinity and temperature trends during the Late Pleistocene and Holocene along the Uruguayan coast.

While the recorded chiton species are the same as those present today along the eastern Uruguayan coast except for *I. striolatus*, this study highlights the need for further refinement in the geographic distribution of living chitons in the area.

Acknowledgements

Sergio Martínez and Fabrizio Scarabino collected some of the samples that yielded the chitons here studied. Juan Carlos Zaffaroni made his personal collection available for comparison and Guido Pastorino did the same with his photographic camera. Sven Nielsen provided useful comments that improved earlier versions of the manuscript and Gabriel Francescoli helped with the French language, as also did Miguel Griffin with the English. We acknowledge the University of Arizona and the National Science Foundation for the AMS radiocarbon datings. Thanks to Douglas J. Eernisse and Sandra Gordillo for constructive and helpful reviews that improved the quality of this manuscript. This is a contribution to PEDECIBA Biología and to the CSIC C614 and ANII/FCE2007_034 research grants to A.R.

References

Aguirre, M., 1990. Asociaciones de moluscos bentónicos marinos del Cuaternario Tardío en el noreste bonaerense. Ameghiniana 27, 161–177.

Aguirre, M., Whatley, R.C., 1995. Late Quaternary marginal marine deposits and palaeoenvironments from northeastern Buenos Aires Province, Argentina: a review. Quaternary Science Reviews 14, 223–254.

Barattini, L.P., 1951. Malacología uruguaya. Enumeración sistemática y sinonímica de los moluscos del Uruguay. Publicaciones Científicas del SOYP (Servicio Oceanográfico y de Pesca) 6, 179–293.

Barattini, L.P., Ureta, E.H., 1961. La fauna de las costas uruguayas del este (invertebrados). Publicaciones del Museo Dámaso Antonio Larrañaga, Montevideo.

Bordas, A., 1957. Argumentos palaeontológicos y climáticos para establecer relaciones estratigráficas del Pleistoceno-Holoceno de Argentina. Ameghiniana 1, 51–79.

Brazeiro, A., Borthagaray, A.I., Giménez, L., 2006. Patrones geográficos de diversidad bentónica en el litoral rocoso de Uruguay. In: Menafra, R., Rodríguez, L., Scarabino, F., Conde, D. (Eds.), Bases Para la Conservación y el Manejo de la Costa Uruguaya. Vida Silvestre, Montevideo, pp. 171–178.

Briggs, J.C., 1995. Global Biogeography. Developments in Palaeontology and Stratigraphy 14. Elsevier, Amsterdam.

Calliari, D., Defeo, O., Cervetto, G., Gómez, M., Giménez, L., Scarabino, F., Brazeiro, A., Norbis, W., 2003. Marine life of Uruguay: critical update and priorities for future research. Gayana 67, 341–370.

Carranza, A., Rodríguez, M., 2007. On the benthic molluscs of Banco Inglés (Río de la Plata, Uruguay). Animal Biodiversity and Conservation 3, 161–168.

Castellanos de, Z.A., 1951. Poliplacóforos del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Comunicaciones del Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales anexo al Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Ciencias Zoológicas) 1 (16), 1–31.

Castellanos de, Z.A., 1988. Catálogo Descriptivo de la Malacofauna Marina Magallánica 1. Los Placóforos. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, La Plata.

Clavijo, C., Scarabino, F., Rojas, A., Martínez, S., 2005. Lista sistemática de los moluscos marinos y estuarinos del Cuaternario del Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay 9 (88), 381–411.

Dall, W.H., 1889. A preliminary catalogue of the shell-bearing marine mollusks and brachiopods of the southeastern coast of the United States, with illustrations of many of the species. Bulletin of the US National Museum 37, 1–221.

Dell'Angelo, B., Gallorini, H., Taviani, M., 2003. First Neogene record of an articulated polyplacophoran. Journal of Palaeontology 77, 1193–1194.

De Mata, O., 1947. La formación holocena en el Departamento de Montevideo (República Oriental del Uruguay). Imprenta Nacional, Montevideo.

Demicheli, M., Scarabino, F., 2006. Invertebrados bentónicos de La Paloma (Rocha, Uruguay). In: Menafra, R., Rodríguez, L., Scarabino, F., Conde, D. (Eds.), Bases Para la Conservacion y el Manejo de la Costa Uruguaya. Vida Silvestre, Montevideo, pp. 189–198.

d'Orbigny, A., 1832. 1832–1847. 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 et 1833. Éditions Pitois-Levrault, Paris.

Farinati, E.A., 1995. El género *Chaetopleura* Shuttleworth, 1853 (Mollusca, Polyplacophora) en sedimentos holocenos de Bahia Blanca, Argentina. Ameghiniana 32, 267–270.

Ferreira, A.J., 1983. The genus Chaetopleura Shuttleworth, 1853 (Mollusca: Polyplacophora) in the Warm-Temperate and Tropical Eastern Pacific, Southern California to Peru, with the description of two new species. The Veliger 25, 203–224.

Figueiras, A., 1962. Sobre nuevos hallazgos de moluscos subfósiles de la Transgresión Querandina. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay 1 (3), 53–68.

Figueiras, A., 1967. Contribución al conocimiento de los moluscos marinos del Holoceno uruguayo. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay 2 (12), 61–76.

Figueiras, A., Broggi, J., 1971. Estado actual de nuestros conocimientos sobre los moluscos fósiles del Uruguay (Parte III – Continuación). Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay 3 (21), 131–154.

Figueiras, A., Sicardi, O.E., 1968. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. Parte II. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay 2 (15), 255–275.

Forti Esteves, I.R., 1974. Bioestratigrafia e palaeoecologia (Mollusca) do Quaternario da Planicie costeira do Rio Grande do Sul (Brasil). Annais do 27 Congresso Brasileiro de Geologia 133–149.

Giménez, L., Borthagaray, A.I., Rodríguez, M., Brazeiro, A., Dimitriadis, C., 2005. Scale-dependent patterns of macrofaunal distribution in soft-sediment intertidal habitats along a large-scale estuarine gradient. Helgoland Marine Research 59, 224–236.

Goñi, J.C., Hoffstetter, R., 1964. Uruguay. Lexique stratigraphique. International, 5 Amérique Latine 9[a]. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.

Gordillo, S., Schwabe, E., 2009. First Quaternary fossil record of Polyplacophorans from southern South America. Geobios 42, 265–271.

Gordillo, S., Bujalesky, G.G., Pirazzoli, P.A., Rabassa, J.O., Saliege, J.F., 1992. Holocene raised beaches along the northern coast of the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 99, 41–54.

Gould, A.A., 1852. Mollusca and shells. United States Exploring Expedition, vol. 12. C. Sherman, Philadelphia.

Goso, H., 1972. Cuaternario. Technical report. Programa de Estudio y Levantamiento de Suelos. Ministerio de Ganadería y Agricultura, Montevideo.

Gracia, A., Díaz, J.M., Ardila, N.E., 2005. Quitones (Mollusca, Polyplacophora) del Mar Caribe Colombiano. Biota Colombiana 6, 117–125.

Gray, J.E., 1821. A natural arrangement of Mollusca, according to their internal structure. London Medical Repository 15, 229–239.

Gray, J.E., 1828. Spicilegia Zoologica; or Original Figures and Short Systematic Descriptions of New and Unfigured Animals. Family Chitonidae. Treuttel, Wurtz and Co., W. Wood, London.

Gray, J.E., 1847. A list of the genera of recent Mollusca, their synonymia and types. Proceedings of the Zoological Society of London 15, 129–206.

Guerrero, R.A., Acha, E.M., Framiñan, M.B., Lasta, C.A., 1997. Physical oceanography of the Río de la Plata Estuary, Argentina. Continental Shelf Research 17 (7), 727–742.

Hearty, P.J., Hollin, J.T., Neumann, A.C., O'leary, M.J., McCulloch, M., 2007. Global sea-level fluctuations during the Last Interglaciation (MIS 5e). Quaternary Science Reviews 26, 2090–2112.

Hughen, K.A., Baillie, M.G.L., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Bertrand, C., Blackwell, P.G., Buck, C.E., Burr, G., Cutler, K.B., Damon, P.E., Edwards, R.L., Fairbanks, R.G., Friedrich, M., Guilderson, T.P., Kromer, B., McCormac, F.G., Manning, S., Bronk Ramsey, C., Reimer, P.J., Reimer, R.W., Remmele, S., Southon, J.R., Stuiver, M., Talamo, S., Taylor, F.W., van der Plicht, J., Weyhenmeyer, C.E., 2004. Marine04 marine radiocarbon age calibration, 0–26 cal kyr BP. Radiocarbon 46, 1059–1086.

Kaas, P., 1954. Notes on Loricata 2. On the occurence of *Chaetopleura fulva* (Wood) on the eastern coast of Latin America. Basteria 18, 14–19.

Kaas, P., Van Belle, R.A., 1985. Monograph of living chitons (Mollusca, Polyplacophora). 1 Order Neoloricata: Lepidopleurina. E.J. Brill, Leiden.

Kaas, P., Van Belle, R.A., 1987. Monograph of Living Chitons (Mollusca: Polyplacophora). 3 Suborder Ischnochitonina, Ischnochitonidae: Chaetopleurinae, and Ischnochitoninae (pars). Additions to vols 1 and 2. E.J. Brill, Leiden.

Kaas, P., Van Belle, R.A., 1990. Monograph of Living Chitons (Mollusca: Polyplacophora). 4 Suborder Ischnochitonina: Ischnochitonidae: Ischnochitoninae (continued). Additions to vols 1, 2 and 3. E.J. Brill, Leiden.

Kitamura, A., Ubukata, T., 2003. The sequence of local recolonization of warm-water marine molluscan species during a deglacial warming climate phase: a case study from the early Pleistocene of the Sea of Japan. Palaeogeography, Palaeoclimtology, Palaeoecology 199, 83–94.

Layerle, C., Scarabino, V., 1984. Moluscos del frente marítimo uruguayo entre 9 y 78 m de profundidad: análisis biocenológico. Contribuciones (Departamento de Oceanografía, Facultad de Humanidades y Ciencias) 1 (9), 1–17.

Martínez, S., 1990. Taphonomy and Palaeoecology of Holocene mollusks from the western margin of the Merin Lagoon (Villa Soriano Fm., Uruguay). Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 7 (121), 135.

Martínez, S., del Río, C.J., 2002. Late Miocene molluscs from the Southwestern Atlantic Ocean (Argentina and Uruguay): a palaeobiogeographic analysis. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 188, 167–187.

Martínez, S., Rojas, A., Ubilla, M., Verde, M., Perea, D., Piñeiro, G., 2006. Molluscan assemblages from the marine Holocene of Uruguay: composition, geochronology, and palaeoenvironmental signals. Ameghiniana 43, 385–397.

Martínez, S., Ubilla, M., 2004. El Cuaternario de Uruguay. In: Veroslavsky, G., Ubilla, M., Martínez, S. (Eds.), Cuencas Sedimentarias de Uruguay: Geología, Palaeontología y Recursos Naturales, Cenozoico. DIRAC, Montevideo, pp. 195–228.

Martínez, S., Ubilla, M., Verde, M., Perea, D., Rojas, A., Gueréquiz, R., Piñeiro, G., 2001. Palaeoecology and geochronology of Uruguayan coastal marine pleistocene deposits. Quaternary Research 55, 246–254.

Masello, A., Menafra, R., 1998. Comunidades macrobentónicas de la zona costera uruguaya y áreas adyacentes. In: Wells, P.G., Daborn, G.R. (Eds.), El Río de la Plata – Una revisión ambiental. Un informe del Proyecto ECOPLATA. Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, pp. 117–167.

Mianzan, H., Lasta, C., Acha, M., Guerrero, R., Macchi, G., Bremen, C., 2001. The Río de la Plata Estuary, Argentina-Uruguay. In: Seeliger, U., Kjerfve, B. (Eds.), Coastal Marine Ecosystems of Latin America. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 185–204.

Odebrecht, C., Castello, J.P., 2001. The Convergence Ecosystem in the Southwest Atlantic. In: Seeliger, U., Kjerfve, B. (Eds.), Coastal Marine Ecosystems of Latin America. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 147–165.

Olson, D.B., Podestá, G.P., Evans, R.H., Brown, O.B., 1988. Temporal variations in the separation of Brazil and Malvinas Currents. Deep-Sea Research 35, 1971–1990.

Piñeiro, G., Scarabino, F., Verde, M., 1992. Una nueva localidad fosilífera del Holoceno marino de Uruguay (Punta Rasa, Departamento de Maldonado). Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay 7, 61–62.

Plate, L.H., 1898–1901. Die anatomie und phylogenie der chitonen. Fauna chilensis. Zoologische Jahrbücher Supplement 5, 156–216.

Pojeta, J., Eernisse, D.J., Hoare, R.D., Henderson, M.D., 2003. *Echinochiton dufoei*: a new spiny Ordovician chiton. Journal of Paleontology 77, 646–654.

Puchalski, S.S., Eernisse, D.J., Johnson, C.C., 2008. The effect of sampling bias on the fossil record of chitons (Mollusca, Polyplacophora). American Malacological Bulletin 25, 87–95.

Righi, G., 1967. Sobre Polyplacophora do litoral brasileiro. Papéis Avulsos de Zoologia 20, 85–98.

Righi, G., 1970. Mollusques Polyplacophores. Résultats scientifiques des campagnes de la "Calypso" (9). Campagne de La Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961–1962). Annales de l'Institut Océanographique de Monaco 47, 107–114.

Righi, G., 1973. Adições aos Polyplacophora brasileiros (Mollusca). Papéis avulsos de Zoologia (São Paulo) 26, 259–273.

Ríos, E., 2009. Compendium of Brazilian Sea Shells. Evangraf, Rio Grande do Sul.

Rochebrune de, A.T., 1889. Polyplacophores. In: Rochebrune, A.T., Mabille, J. (Eds.), Mission Scientifique du Cap Horn 1882–1883, 6 (Zoologie). Gauthiers-Villars et fils, Paris, pp. 131–143.

Rodrigues, L.R.G., Absalão, R.S., 2005. Shell colour polymorphism in the chiton *Ischnochiton striolatus* (Gray, 1828) (Mollusca: Polyplacophora) and habitat heterogeneity. Biological Journal of the Linnean Society 85, 543–548.

Rojas, A., 2007. Moluscos de aguas cálidas del Cuaternario Marino del Uruguay. M.Sc. thesis, PEDECIBA, Universidad de la República (unpublished).

Roy, K., Jablonski, D., Valentine, J.W., 1995. Thermally anomalous assemblages revisited: patterns in the extraprovincial latitudinal range shifts of Pleistocene marine mollusks. Geology 23, 1071–1074.

Scarabino, F., 2003. Lista sistemática de los Aplacophora, Polyplacophora y Scaphopoda de Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay 8 (78–79), 191–196.

Scarabino, F., Zafaroni, J.C., Carranza, A., Clavijo, C., Nin, M., 2006a. Gasterópodos marinos y estuarinos de la costa uruguaya: faunística, distribución, taxonomía y conservación. In: Menafra, R., Rodríguez, L., Scarabino, F., Conde, D. (Eds.), Bases Para la Conservacion y el Manejo de la Costa Uruguaya. Vida Silvestre, Montevideo, pp. 143–155.

Scarabino, F., Zaffaroni, J.C., Clavijo, C., Carranza, A., Nin, M., 2006b. Bivalvos marinos y estuarinos de la costa uruguaya: faunística, distribución, taxonomía y conservación. In: Menafra, R., Rodríguez, L., Scarabino, F., Conde, D. (Eds.), Bases Para la Conservacion y el Manejo de la Costa Uruguaya. Vida Silvestre, Montevideo, pp. 157–169.

Scarabino, V., 1977. Moluscos del Golfo San Matías (Provincia de Río Negro, República Argentina). Inventario y claves para su identificación. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay 4, 177–285.

Shuttleworth, R.J., 1853. Diagnosen neuer Mollusken. 4, Ueber den Bau der Chitoniden, mit Aufzählung der die Antillen und die Canarischen Inseln bewohnenden Arten. Mitteilungen der naturforschenden Gesellshaft in Bern 286/291, 169–207.

Sirenko, B.I., 2006. New Outlook on the System of Chitons (Mollusca: Polyplacophora). Venus 65, 27–49.

Smith, A.G., 1960. Amphineura. In: Moore, R.C. (Ed.), Treatise on Invertebrate Palaeontology, Part 1: Mollusca 1. Geological Society of America, New York, pp. 141–176.

Spengler, L., 1797. Udførlig Beskrivelse over det mangeskallede Konchylie–Slægt, af Linneus kaldet Chiton; med endeel nye Arter og Barieteter. Skrivter af Naturhistorie-Selskabet 4, 62–103.

Sprechmann, P., 1978. The palaeoecology and palaeogeography of the Uruguayan coastal area during the Neogene and Quaternary. Zitteliana 4, 3–72.

Stuiver, M., Reimer, P.J., 1993. Extended ^{14}C database and revised CALIB radiocarbon calibration program. Radiocarbon 35, 215–230.

Teisseire, A., 1928. Contribución al estudio de la geología y la palaeontología de la República Oriental del Uruguay. Región de Colonia. Anales de la Universidad 122 (series 37), 319–469.

Thiele, J., 1909–1910. Revision des Systems der Chitonen. Zoologica Stuttgart 22, 1–70.

Urien, C.M., 1972. Río de la Plata estuary environments. Geological Society of America Memoir 133, 213–234.

Valentine, J.W., Jablonski, D., 1993. Fossil communities: Compositional variation at many time scales. In: Ricklefs, R.E., Schluter, D. (Eds.), Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. University of Chicago Press, Chicago, pp. 341–349.

Vendrasco, M.J., Wood, T.E., Runnegar, T.N., 2004. Articulated Palaeozoic fossil with 17 plates greatly expands disparity of early chitons. Nature 429, 288–291.

Print-on-Demand Facsimile of Online Articles

PALAIOS

Emphasizing the Impact of Life on Earth's History

August 2014 Volume 29, No. 8



An International Journal of SEPM
(Society for Sedimentary Geology)

PALAIOS
Emphasizing the impact of life on Earth's history

PALAIOS, 2014, v. 29, 414–419
Research Article
DOI: http://dx.doi.org/10.2110/palo.2014.030

THE FIRST PREDATORY DRILLHOLE ON A FOSSIL CHITON PLATE: AN OCCASIONAL PREY ITEM OR AN ERRONEOUS ATTACK?

ALEJANDRA ROJAS,[1] MARIANO VERDE,[1] DIEGO URTEAGA,[2] FABRIZIO SCARABINO,[3] AND SERGIO MARTÍNEZ[1]
[1]*Departamento de Evolución de Cuencas, Instituto de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400, Montevideo, Uruguay*
[2]*Museo Argentino de Ciencias Naturales, Bernardino Rivadavia, Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR, Buenos Aires, Argentina*
[3]*Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Constituyente 1476, Montevideo, Uruguay*
e-mail: alejandra@fcien.edu.uy

ABSTRACT: **Drillholes represent direct evidence of ecological interactions in the fossil record. Most of them have been interpreted as predatory in origin and enable the analysis of behavioral information of both predator and prey. Drillholes have been found in a variety of fossil organisms, but this is the first report of a bored fossil chiton plate. It was found in the La Coronilla deposit, a Late Pleistocene invertebrate assemblage from southeastern Uruguay. The drillhole belongs to the ichnospecies *Oichnus simplex* and is attributed to a muricid gastropod, which could likely have been the ocenebrinid *Urosalpinx haneti*, recorded in the fossil assemblage. The drillhole features all traits for a predatory origin. However, the rareness of this particular interaction between chitons and gastropods in the fossil record and in the recent, could signify an event of arbitrary drilling. The reported occurrence here raises the question as to whether this behavior represents an understudied ecological interaction between polyplacophorans and gastropods.**

INTRODUCTION

Among signals of paleoecological interactions throughout the fossil record are small round holes on shells. These are one of the common trace fossils found in biological hard substrates with the oldest records reported in the late Precambrian (Bengtson and Zhao 1992; Hua et al. 2003). They can be found through the Paleozoic and Mesozoic, and have become more abundant in the fossil record since the Late Cretaceous (Vermeij 1987; Kowalewski et al. 1998; Harper 2003a; Kelley and Hansen 2003).

Drillholes have been thoroughly studied in terms of the evidence they provide for predator-prey interactions. They bring specific behavioral information such as prey preference, drill site selectivity, stereotypy, and rates of success or failure in the attacks (e.g., Taylor 1970; Hoffman and Martinell 1984; Kelley 1988; Arua 1989; Złotnik 2001; Signorelli et al. 2006). Together with other evidence of predation, the drilling record has allowed paleontologists to explore predation through time and to weigh its importance in evolutionary processes (Vermeij 1977; Kitchell 1986; Kowalewski et al. 1998; Harper 2003b; Kelley and Hansen 2003). Studies on drilling predation in the fossil record have also benefited from research concerning this interaction in the recent through field observation and laboratory experiments (e.g., Nebelsick and Kowalewski 1999; Simões et al. 2007; Visaggi et al. 2013). The mechanism of perforation, prey selection, prey-predator size relationships, and predator behavior have been extensively analyzed (Carriker et al. 1967; Carriker 1969a, 1981; Kitchell 1986; Hart and Palmer 1987; Palmer 1988; Urrutia and Navarro 2001; Harper and Peck 2003; Yanes and Tyler 2009). Moreover, many studies have incorporated morphometric analysis to aid in the identification of the tracemaker (e.g., Kowalewski 1993; Grey et al. 2005; Dietl and Kelley 2006). Besides overwhelming evidence for predation, some boreholes have been attributed or reinterpreted as other kinds of paleoecological interactions such as parasitism (Neumann and Wisshak 2009). Boreholes, especially older ones, have been reanalyzed as domiciles (Wilson and Palmer 2001) or taphonomic artifacts (Lescinsky and Benninger 1994).

Drillholes are produced by several gastropod taxa, octopods, nematodes, and flatworms (see Bromley 1981; Kowalewski 2002), with very small holes not being attributed to any producer. In the literature, most attention has been on gastropods as borers (see Sohl 1969; Carriker 1981; Kabat 1990; Kowalewski 1993; Kelley and Hansen 2003). Drilled taxa include foraminiferans, brachiopods, echinoderms, bivalves, gastropods, scaphopods, crabs, barnacles, and ostracods (see Bromley 1981; Kowalewski 1993; Kelley et al. 2003). Polyplacophorans have only been reported to be drilled in the recent by octopods (Mather and Nixon 1990), which inject venom through the holes. The resulting drillholes reported by these authors are small and ovoid in shape. Taylor and Morton (1996) also mention that muricid gastropods drilled chitons as minor prey items, although we could not confirm that this was through the chiton shell (J.D. Taylor, personal communication, 2014). Chitons live on rocks or other hard substrates mostly in intertidal to shallow subtidal environments (e.g., Kaas and Van Belle 1985), a habitat shared with several drilling predators. No description or reports of drilled chitons has been found in the fossil literature. Thus, the aim of this paper is to report the first drillhole on a fossil chiton plate, to comment on the most plausible tracemaker and to interpret its possible origin and significance.

STUDY AREA AND GEOLOGICAL SETTING

The drilled plate comes from the littoral fossil assemblage at La Coronilla locality, Rocha County in Uruguay (Fig. 1). The deposit outcrops in the abrasion platform of La Coronilla beach and may be assigned to the Villa Soriano or Chuy Formation (see Martínez and Ubilla 2004). It is composed of a greenish-grayish sandy claystone in which the fossils are well preserved. Taxa with delicate shells and

Published Online: November 2014
Copyright © 2014, SEPM (Society for Sedimentary Geology) 0883-1351/14/029-414/$03.00

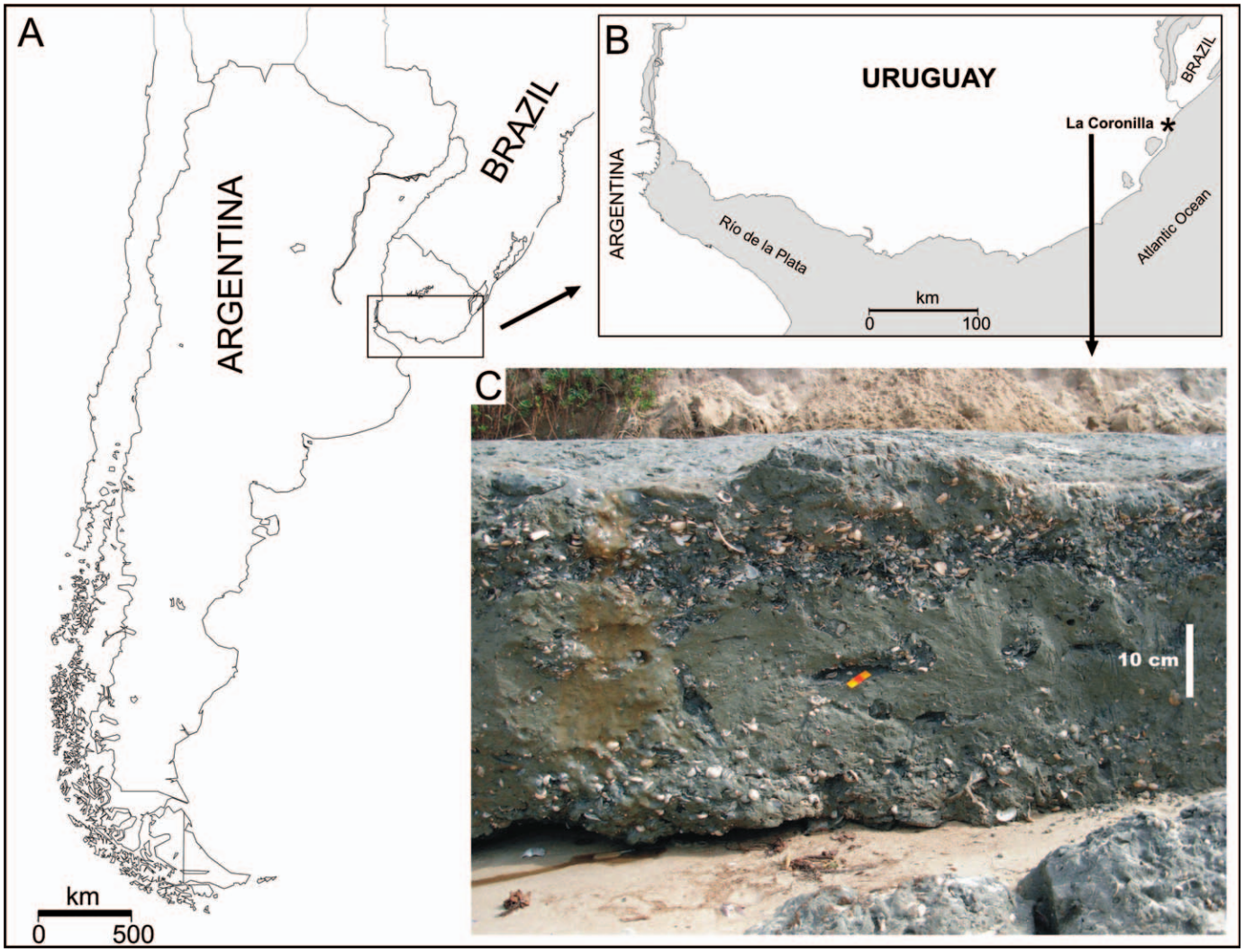


FIG. 1.—Geographic location of the La Coronilla fossil assemblage. **A)** Map of southern South America showing the location of Uruguay. **B)** Enlargement of the boxed area from view A showing the location in Uruguay of the study area. **C)** Image of the fossil bed from which the chiton valve was collected.

specimens in life position are commonly found. These features, along with the almost complete absence of fragmentation and abrasion of the shells and the lack of size sorting, suggest a predominantly autochthonous–parautochthonous assemblage without significant transport. The fossil assemblage is dominated by bivalves and gastropods and was first studied by Martínez et al. (2001) and more recently by Rojas (2007). It also contains remains of other taxa including crustaceans, corals, bryozoans, annelids, echinoids, chitons, and fish (Rojas 2007; Rojas and Urteaga 2011). A list of bivalve and gastropod taxa in this assemblage is provided in Martínez et al. (2001). Lorenzo and Verde (2004) reported drillholes only on oysters (mostly juveniles). These drillholes were attributed to muricids although no body fossils of these gastropods were found at that time in the fossil assemblage.

The La Coronilla assemblage has been dated, using radiocarbon dating as 29,500 ± 600 years BP and 35,500 ± 1900 years BP by Martínez et al. (2001), thus placing the study interval in the Late Pleistocene. The molluscan fauna includes warm water taxa not found today on the Uruguayan coast but living northward in Brazilian waters. Thus, the warm character of the fossil fauna indicates warmer conditions than present day. Based on this evidence Martínez et al. (2001) proposed a Late Interglacial (MIS 5e) age for the assemblage.

THE BOREHOLE

One of the samples analyzed from the La Coronilla fossil assemblage yielded a drilled intermediate valve of *Chaetopleura angulata* (Spengler, 1797) (Fig. 2). This species lives in shallow subtidal habitats up to 50 m depth on the Atlantic coast of South America from Rio de Janeiro to Cape Horn and the sub-Antarctic islands, and also on the Atlantic coast of Western Europe (Rochebrune and Mabille 1891; Kaas 1954; Leloup 1956; Castellanos 1988). The borehole is assigned to the ichnospecies *Oichnus simplex* Bromley 1981. The ichnogenus *Oichnus* has been recently considered a junior synonym of *Sedilichnus* Müller, 1977 (Zonneveld and Gingras 2014). However, we will refer to *Oichnus* in this paper due to the extensive usage of this name in the literature. The axis of the boring is almost perpendicular to the shell surface and penetration occurred from the shell exterior. Its overall shape is subcylindrical (with subparallel walls in longitudinal section), showing a decrease in diameter at the inner opening. The external diameter is 1.7 mm and the internal one is 1.2 mm. The boring openings are characterized by smooth edges. Shell thickness is 1.4 mm. Scanning electron microscope images do not show the presence of radula marks but only the ultrastructure of the shell (Fig. 3). The specimen is stored in the Paleontological Collection at Facultad de Ciencias, Universidad de la República, in Montevideo, Uruguay (FCDPI 4891).

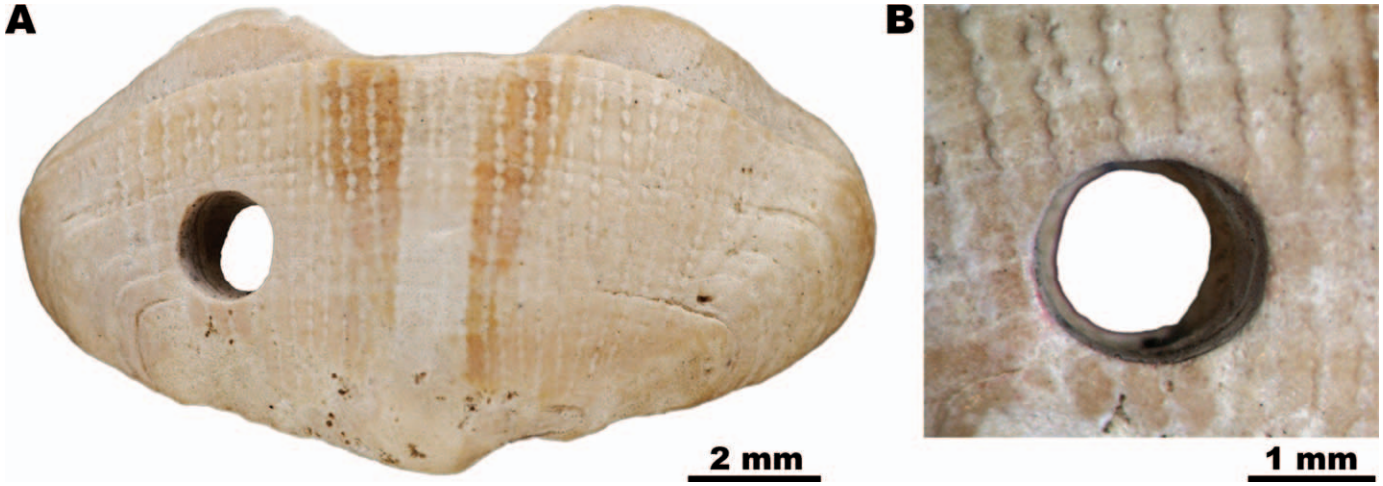


FIG. 2.—Drillhole on *Chaetopleura angulata* intermediate valve, FCDPI 4891. **A)** Image of the complete chiton valve. **B)** Close-up of the external surface of the valve showing the slightly larger external opening and slightly smaller internal opening of the drillhole.

DISCUSSION

The Nature of the Drillhole and Tracemaker

Regarding the nature of the borehole, abiotic factors such as abrasion as reported by Gorzelak et al. (2013) can be discounted for several reasons. First, the deposit in which the specimen was collected is fine grained and thus does not likely reflect significant transport or strong mechanical abrasion. The taphonomic characteristics of the fossil assemblage also preclude an abrasion-induced hole. Finally, the shape, as well as the ratio between its size and thickness, suggests that the valve would have been broken well before an abrasion-produced drillhole could have developed.

When considering potential biological factors, diverse ecological interactions between polyplacophorans and other organisms occur. Among these, the bivalve *Lithophaga aristata* has been reported to bore non-predatory holes in chiton plates (Bullock and Boss 1971). After the initial penetration of the shell, the bivalve bores horizontally, with the resulting holes dissimilar to the one described herein.

Predatory interactions must also be considered. Chitons are a source of food for several marine taxa, including other mollusks, crabs, sea stars, and some vertebrates (e.g., Talmadge 1974; DeBevoise 1975; Bernárdez et al. 2000; Tan 2003). The size and overall features of the boring discussed herein are coincident with those produced by carnivorous gastropods and octopods in a variety of shelled prey (e.g., Carriker and Yochelson 1968; Wodinsky 1969; Bromley 1981, 1993; Kowalewski 1993; Harper 2002; Todd and Harper 2011). The presence of microrasping traces would provide direct evidence of the boring activity of these organisms (see Schiffbauer et al. 2008). However, its absence in the drillhole reported here may be due to the etching action that takes place during the drilling process, which can erase previous radular marks from the walls of the hole (Carriker 1969b; Tyler and Schiffbauer 2012).

The chiton shell discussed herein is thick enough to avoid the common difficulties of identification between naticid and muricid drillholes (see Carriker and Yochelson 1968; Bromley 1981). Modern muricid gastropods typically produce cylindrical boreholes, whereas those drilled by naticids have a spherical, paraboloid nature (typically assigned to *O. parabaloides*), tapering from a larger external opening to a much smaller internal opening (Fretter and Graham 1961; Bromley 1981).

Chitons are epifaunal, hard substrate dwellers. Muricids commonly prey on epifauna, preferring those living on hard bottoms. On the contrary, most naticids are infaunal and prey on mollusks within the sediment (see Carriker and Yochelson 1968; Kelley and Hansen 2003) although rare instances of naticid epifaunal predation also occur. Thus, the ecological setting and the morphology of the trace fossil renders a naticid gastropod an unlikely producer of the trace.

Considering other inhabitants of the epifaunal zone, many octopuses share habitats with chitons in shallow waters and chitons have indeed been reported to be part of the diet of some *Octopus* species (Pilson and Taylor 1961; Wodinsky 1969; Ambrose 1984; Mather and Nixon 1990). The record of this isolated drilled plate could be attributed to the attack of a generalist predator, such as one of many octopod species. However, the presence of soft-bodied octopods in fossil assemblages like that of La Coronilla can only be assured by the unequivocal identification of their traces on shelled prey. Octopods are the only known producers of macroscopic *O. ovalis*, a distinctive ovoid drillhole (Bromley 1993; Harper 2002) that differs from the circular borehole in the chiton plate described here. However, octopods can also produce borings that are circular in outline and cylindrical in morphology (see Wodinsky 1969; Bromley 1993; Harper, 2002). According to Bromley (1993), circular octopod drillholes normally exhibit a rounded external edge and a somewhat more irregular form than the predation holes produced by muricid gastropods. A short groove or gutter on the external periphery of the hole may also be present, a feature absent in muricid or naticid borings (Bromley 1993). *Oichnus simplex* on the bivalve *Venericor clarendonensis* from the early Eocene of England have been attributed to octopuses by Todd and Harper (2011). These drillholes have slightly irregular margins; particularly that of the inner perforation. Thus, we consider an octopod an unlikely producer of the trace as the borehole presented here lacks the characteristics described for circular octopod drillholes.

The sharp circular outline and smooth edges of the drillhole presented here are more likely to have been produced by a muricid gastropod than a naticid or an octopod. In fact, we recently found *Urosalpinx haneti* (Petit de la Saussaye, 1856) in the mollusk assemblage at La Coronilla, a muricid which belongs to the subfamily Ocenebrinae. Although we found no literature concerning the drillholes produced by this particular taxon, the borehole we report here is similar to material described by Carriker (1969a) based on modern observations of the North American species *Urosalpinx cinerea* on *Crassostrea virginica*. Thus, taking into consideration all of the information available, it is proposed herein that *U. haneti,* or a similar muricid, produced the drillhole observed. We were able to examine *Oichnus* specimens found on oysters in the La Coronilla assemblage reported by Lorenzo and Verde (2004). Although the authors classify all of them as *O. paraboloides*, those placed on thick shells are morphologically similar to that reported here, and should instead be

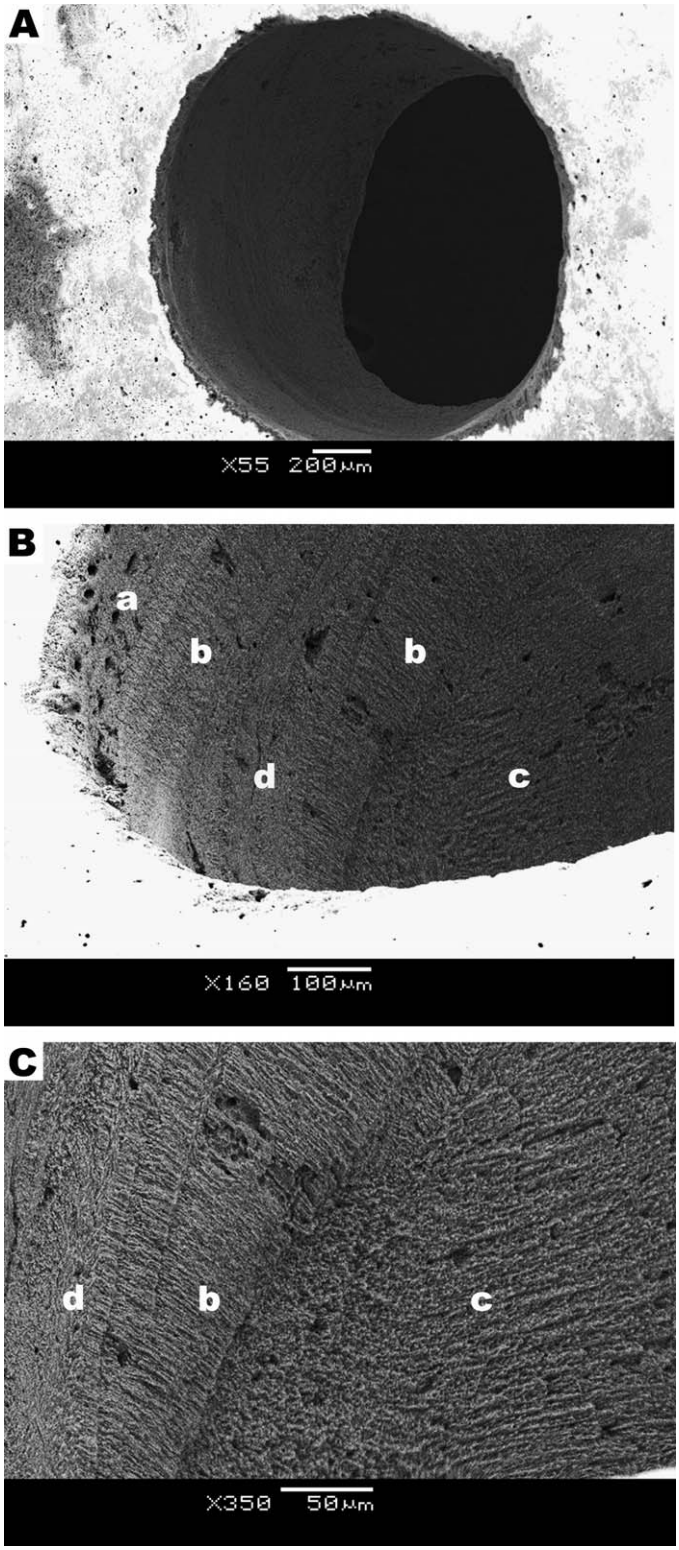


FIG. 3.—Uncoated scanning electron microscope images of the drillhole. **A)** Image of the drillhole. **B)** Close-up of the external surface of the valve and drillhole wall. **C)** Close-up of the drillhole wall showing the ultrastructure of the chiton shell (according to Laghi and Russo 1978) and the absence of radular marks. a = Tegmentum; b = Myostracum paleale; c = Hypostracum; d = Articulamentum.

included within *O. simplex*. These traces were also probably produced by *U. haneti* or a similar muricid. The geographic distribution of *U. haneti* ranges from Espírito Santo, Brazil to Puerto Belgrano, Argentina (Costa 1993). It occurs from the intertidal zone to a depth of 22 m, over and under rocks, lodged in crevices (Costa 1993). However, the current presence of this species on the coast of Argentina is doubtful (see Aguirre 1993). Ríos (1994) identified this species on rocky and calcareous aggregations feeding on mussels and oysters. In Uruguay, *U. haneti* lives today in consolidated substrates of the Atlantic coast, probably not beyond a depth of 20 m (see Scarabino et al. 2006). Demicheli and Scarabino (2006) reported the mytilid *Mytilus edulis* as the first prey recorded for this species in Uruguayan waters.

Although chitons have not been reported to be preyed upon by *U. haneti*, polyplacophorans have been found in the diet of muricids mostly by the analysis of gut content and/or field observation (e.g., Lewis 1960; Talmadge 1975; Hoffman and Weldon 1978; Taylor and Morton 1996; Tan 2003). Talmadge (1975) observed the attack of *Cryptochiton stelleri* by *Ocenebra lurida* (=*Ocinebrina lurida*) by rasping pits in the girdle of this chiton that bears internal valves. Similarly, Hoffman and Weldon (1978) noted that specimens of *Purpura patula* (=*Plicopurpura patula*) flipped over the chiton *Acanthochiton granulata* (=*Acanthopleura granulata*), reaching the viscera by making a hole through the foot. It is noteworthy that the authors use "drilling (eaten) a hole" (Hoffman and Weldon 1978, p. 364) to describe the behavior even though they refer to soft parts. Taylor and Morton (1996) mention that minor prey items such as the chiton *Acanthopleura japonica* (=*Liolophura japonica*) were drilled during feeding by the muricid *Thais clavigera* (=*Reishia clavigera*). Unfortunately, the specimens referenced in that paper are no longer available to compare the drillholes and to confirm that these were made through the shell of the chiton (J.D. Taylor, personal communication, 2013).

The Cause of the Drilling: Predation or Anomalous Behavior?

All morphological features are concordant with predation as the origin of the borehole (penetration from the shell exterior, perpendicular penetration of the shell surface, regular circular shape (e.g., Carriker and Yochelson 1968; Kowalewski 2002)). However, if we consider the novelty of this finding in the fossil record, the explanation for the cause of the drilling may not be that straightforward, particularly if we extrapolate from modern observations. Polyplacophorans and gastropods overlap in the littoral zone where predator-prey interactions are a fruitful subject of ecological research, but reports on their trophic relationship remain scarce and poorly described, with drillholes being rare as the result of this interaction. In addition, considering that muricids are versatile predators (see Harper and Peck 2003) that could more easily have access to the soft parts of a chiton than to other prey, why bore through a thick shell? The fossil assemblage at La Coronilla includes abundant oysters, many of which exhibit drillholes (Lorenzo and Verde 2004; A. Rojas, personal observation, 2013). Therefore, muricid gastropods probably had a high availability of other more abundant victims to prey upon. In this scenario, the putative attack to the chiton can be considered fortuitous or opportunistic with the lucky preservation of the bored chiton plate.

Still, there is another possibility to consider. The fossil record of drillholes and the study of recent predation show some anomalous behaviors. While describing the attack of *U. cinerea* on *C. virginica*, Carriker (1969a, p. 61) says that "in a dense mixed population of living and dead oysters, it will occasionally bore through a dead shell, and infrequently from the inside out, apparently unable to distinguish clearly the living from the non-living animals because of their close proximity". Simões et al. (2007) considered erroneous attack on empty dead shells as one possible explanation for the rare occurrence of drillholes on brachiopod shells. Also, the same behavior has been documented for

other marine invertebrates like crabs (Walker and Yamada 1993). Thus, in the light of the novelty of this finding, the drilled chiton plate could have been the result of arbitrary drilling on a shell by a nonselective/opportunistic scavenger or predator rather than an instance of targeted predation.

Finally, predatory or not, the drillhole reported herein represents putative evidence of an ecological interaction between chitons and muricid gastropods that extends back to the Pleistocene. Focused studies in fossil assemblages as well as in recent littoral marine communities will resolve whether this record represents an exceptional or an understudied behavior between two relatively common marine molluscan taxa.

CONCLUSIONS

The analysis of the La Coronilla Late Pleistocene invertebrate assemblage in Uruguay yielded a drilled *C. angulata* intermediate plate. The borehole is identified as *O. simplex*. The morphology of the boring and the faunal and environmental context support the interpretation that this trace fossil was produced by a muricid gastropod. The tracemaker could have been the ocenebrinid *U. haneti* of which body fossils are found in the La Coronilla assemblage. Although the drillhole may have had a predatory origin, the rarity of this finding indicates that it may have originated from arbitrary drilling by a nonselective scavenger or predator. Further material and focused analyses of modern marine settings are necessary to assess whether this behavior represents evidence of understudied ecological interactions between chitons and gastropods.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank Richard Bromley for the initial motivation to publish this record. Julia Sigwart shared information and provided a useful bibliography. John D. Taylor kindly answered questions about his experience concerning muricids and chitons. Oscar Iribarne and Manuel Haimovici commented on the habits of octopods in the region. Andrea Corona provided hard-to-find articles. We are also grateful to the NGO Karumbé that allowed us to make important observations at La Coronilla outcrop. Nora Lorenzo provided raw data about the drillholes previously studied from this fossil assemblage. We thank Emily Robinson for the English language corrections. Earlier versions of the manuscript were greatly improved by Sandra Gordillo, Christy Visaggi, and Coeditor John-Paul Zonneveld; our sincere gratitude to them. The authors acknowledge support by Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) Biología and Agencia Nacional de Investigación e Innovación research grant ANII/FCE2007_034 to A.R.

REFERENCES

Aguirre, M.L., 1993, Palaeobiogeography of the Holocene molluscan fauna from northeastern Buenos Aires Province, Argentina: its relation to coastal evolution and sea level changes: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 102, p. 1–26.

Ambrose, R.F., 1984, Food preferences, prey availability, and the diet of *Octopus bimaculatus* Verrill: Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1984, v. 11, p. 29–44.

Arua, J., 1989, Gastropod predators and their dietary preference in an Eocene molluscan fauna from Nigeria: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 72, no. 3–4, p. 283–290.

Bengtson, S., and Zhao, Y., 1992, Predatorial borings in late Precambrian mineralized exoskeletons: Science, v. 257, p. 367–369.

Bernárdez, C., Freire, J., and González-Gurriarán, E., 2000, Feeding of the spider crab *Maja squinado* in rocky subtidal areas of the Ría de Arousa (Galicia, NW Spain): Marine Biological Association of the United Kingdom, Journal, v. 80, p. 95–102.

Bromley, R.G., 1981, Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells: Acta Geologica Hispanica, v. 16, p. 55–64.

Bromley, R.G., 1993, Predation habits of octopus past and present and a new ichnospecies, *Oichnus ovalis*: Geological Society of Denmark, Bulletin, v. 40, p. 167–173.

Bullock, R.C., and Boss, K.J., 1971, *Lithophaga aristata* in the shell plates of chitons (Mollusca): Breviora, v. 369, p. 1–10.

Carriker, M.R., 1969a, The shell penetrating mechanism of the oyster drill *Urosalpinx*, a review: Proceedings of the Conference on Shellfish Culture 1968, p. 61–68.

Carriker, M.R., 1969b, Excavation of boreholes by the gastropod *Urosalpinx*: an analysis by light and scanning electron microscopy: American Zoologist, v. 9, p. 917–933.

Carriker, M.R., 1981, Shell penetration and feeding by naticacean and muricacean predatory gastropods: a synthesis: Malacologia, v. 20, p. 403–422.

Carriker, M.R., and Yochelson, E.L., 1968, Recent gastropod boreholes and Ordovician cylindrical borings: Professional Papers of the United States Geological Survey, v. 593B, p. B1–B23.

Carriker, M.R., Van Zandt, D., and Charlton, G., 1967, Gastropod *Urosalpinx*: pH of accessory boring organ while boring: Science, v. 158, no. 3803, p. 920–922.

Castellanos, Z.J.A. de, 1988, Catálogo descriptivo de la malacofauna marina magallánica 1. Los Placóforos: La Plata, Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, 30 p.

Costa, F.H.A., 1993, *Urosalpinx haneti*, a south-western Atlantic Ocenebrinae redescribed: Conchiglia, v. 25, p. 57–62.

DeBevoise, A.E., 1975, Predation on the chiton *Cyanoplax hartwegii* (Mollusca: Polyplacophora): Veliger, v. 18 (Suppl.), p. 47–50.

Demicheli, M., and Scarabino, F., 2006, Invertebrados bentónicos de La Paloma (Rocha, Uruguay), *in* Menafra, R., Rodríguez, L., Scarabino, F., and Conde, D., eds., Bases para la conservacion y el manejo de la costa uruguaya: Montevideo, Vida Silvestre, p. 189–198.

Dietl, G.P., and Kelley, P.H., 2006, Can naticid gastropod predators be discriminated by the holes they drill?: Ichnos, v. 13, p. 1–6.

Fretter, V., and Graham, A., 1962, British Prosobranch Molluscs: Their Functional Anatomy and Ecology: London, Ray Society, 755 p.

Gorzelak, P., Salamon, M.A., Trzęsiok, D., and Niedźwiedzki, R., 2013, Drill holes and predation traces versus abrasion-induced artifacts revealed by tumbling experiments: PLoS ONE, v. 8, no. 3, p. 1–5.

Grey, M., Boulding, E.G., and Brookfield, M.E., 2005, Shape differences among boreholes drilled by three species of naticid gastropods: Journal of Molluscan Studies, v. 71, p. 253–256.

Harper E.M., 2002, Plio-Pleistocene octopod drilling behavior in scallops from Florida: PALAIOS, v. 17, no. 3, p. 292–296.

Harper, E.M., 2003a, The Mesozoic marine revolution, *in* Kelley, P.H., Kowalewski, M., and Hansen, T.A., eds., Predator-Prey Interactions in the Fossil Record: Topics in Geobiology, vol. 20: New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers, p. 433–455.

Harper, E.M., 2003b, Assessing the importance of drilling predation over the Palaeozoic and Mesozoic: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 201, p. 185–198.

Harper, E.M., and Peck, L.S., 2003, Predatory behaviour and metabolic costs in the Antarctic muricid gastropod *Trophon longstaffi*: Polar Biology, v. 26, p. 208–217.

Hart, M.W., and Palmer, A.R., 1987, Stereotypy, ontogeny and heritability of drill site selection in thaidid gastropods: Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, v. 107, p. 101–120.

Hoffman, A., and Martinell, J., 1984, Prey selection by gastropods in the Pliocene of Emporda (Northeast Spain): Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte, v. 7, p. 393–399.

Hoffman, D.L., and Weldon, P.J., 1978, Flight responses of two intertidal gastropods (Prosobranchia: Trochidae) to sympatric predatory gastropods from Barbados: The Veliger, v. 20, p. 361–366.

Hua, H., Pratt B.R., and Zhang, L., 2003, Borings in *Cloudina* shells: Complex predator-prey dynamics in the terminal Neoproterozoic: PALAIOS, v. 18, p. 454–459.

Kaas, P., 1954, Notes on Loricata 2. On the occurence of *Chaetopleura fulva* (Wood) on the eastern coast of Latin America: Basteria, v. 18, no. 1–2, p. 14–19.

Kaas, P., and Van Belle, R.A., 1985, Monograph of living chitons (Mollusca, Polyplacophora). 1. Order Neoloricata: Lepidopleurina: Leiden, E.J. Brill, 240 p.

Kabat, A.R., 1990, Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring predation: Malacologia, v. 32, no. 1, p. 155–193.

Kelley, P.H., 1988, Predation by Miocene gastropods of the Chesapeake Group: stereotyped and predictable: PALAIOS, v. 3, p. 436–448.

Kelley, P.H., and Hansen, T.A., 2003, The fossil record of drilling predation on Bivalves and Gastropods, *in* Kelley, P.H., Kowalewski, M., and Hansen, T.A., eds., Predator-Prey Interactions in the Fossil Record: Topics in Geobiology, vol. 20: New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers, p. 113–139.

Kelley, P.H., Kowalewski, M., and Hansen, T.A., eds., 2003, Predator-Prey Interactions in the Fossil Record: Topics in Geobiology, vol. 20: New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers, 464 p.

Kitchell, J.A., 1986, The evolution of predator–prey behavior: naticid gastropods and their molluscan prey, *in* Nitecki, M., and Kitchell, J.A., eds., Evolution of Animal Behavior, Paleontological and Field Approaches: New York, Oxford University Press, p. 88–110.

Kowalewski, M., 1993, Morphometric analysis of predatory drillholes: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 102, p. 69–88.

Kowalewski, M., 2002, The fossil record of predation: an overview of analytical methods: Paleontological Society Papers, v. 8, p. 3–42.

Kowalewski, M., Dulai, A., and Forsich, F.T., 1998, A fossil record full of holes: the Phanerozoic history of drilling predation: Geology, v. 26, p. 1091–1094.

Laghi, G.F., and Russo, F., 1978, Struttura e architettura delle piastre di *Chiton olivaceus* Spengler (Polyplacophora, Mollusca): Bollettino della Società Paleontologica Italiana, v. 17, p. 272–291.

Leloup, E., 1956, Polyplacophora. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948–49: Lunds Universitets Arsskrift, v. 15, p. 1–94.

Lescinsky, H.L., and Benninger, L., 1994, Pseudo-borings and predator traces: artifacts of pressure-dissolution in fossiliferous shales: PALAIOS, v. 9, p. 599–604.
Lewis, J.B., 1960, The fauna of rocky shores of Barbados, West Indies: Canadian Journal of Zoology, v. 38, p. 391–435.
Lorenzo, N., and Verde, M., 2004, Estructuras de bioerosión en moluscos marinos de la Formación Villa Soriano (Pleistoceno tardío–Holoceno) de Uruguay: Revista Brasileira de Paleontología, v. 7, p. 319–328.
Martínez, S., and Ubilla, M., 2004, El Cuaternario de Uruguay, *in* Veroslavsky, G., Ubilla, M., and Martínez, S., eds., Cuencas sedimentarias de Uruguay: Geología, palaeontología y recursos naturales, Cenozoico: Montevideo, DIRAC, p. 195–228.
Martínez, S., Ubilla, M., Verde, M., Perea, D., Rojas, A., Guérèquiz, R., and Piñeiro, G., 2001, Paleoecology and geochronology of Uruguayan coastal marine Pleistocene deposits: Quaternary Research, v. 55, p. 246–254.
Mather, J.A., and Nixon, M., 1990, *Octopus vulgaris* drills *Chiton*: Journal of Cephalopod Biology, v. 1, p. 113–116.
Nebelsick, J.H., and Kowalewski, M., 1999, Drilling predation on recent clypeasteroid echinoids from the Red Sea: PALAIOS, v. 14, p. 127–144.
Neumann, C., and Wisshak, M., 2009, Gastropod parasitism on Late Cretaceous to early Paleocene holasteroid echinoids: evidence from *Oichnus halo* isp. n.: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 284, p. 115–119.
Palmer, A.R., 1988, Feeding biology of *Ocenebra lurida* (Prosobranchia: Muricacea): diet, predator-prey size relations, and attack behaviour: Veliger, v. 31, p. 192–203.
Pilson, M.E.Q., and Taylor, P.B., 1961, Hole drilling by *Octopus*: Science, v. 134, p. 1366–1368.
Ríos, E., 1994, Seashells of Brazil: Rio Grande, Editora Fundaçao Universidade do Rio Grande, 368 p.
Rochebrune, A.T.d., and Mabille, J., 1891, Mollusques, *in* Mission Scientifique du Cap Horn (1882–1883) 6(8): Paris, Gauthier-Villars, 143 p.
Rojas, A., 2007, Moluscos de aguas cálidas del Cuaternario Marino del Uruguay: Unpublished M.S. thesis, PEDECIBA, Universidad de la República, Montevideo, 134 p.
Rojas, A., and Urteaga, D., 2011, Late Pleistocene and Holocene chitons (Mollusca, Polyplacophora) from Uruguay: palaeobiogeography and palaeoenvironmental reconstruction in mid latitudes of the Southwestern Atlantic: Geobios, v. 44, p. 377–386.
Scarabino, F., Zaffaroni, J.C., Carranza, A., Clavijo, C., and Nin, M., 2006, Gasterópodos marinos y estuarinos de la costa uruguaya: faunística, distribución, taxonomía y conservación, *in* Menafra, R., Rodríguez, L., Scarabino F., and Conde, D., eds., Bases para la conservacion y el manejo de la costa uruguaya: Montevideo, Vida Silvestre, p. 143–155.
Schiffbauer, J.D., Yanes, Y., Tyler, C.L., Kowalewski, M., and Leighton, L.R., 2008, The microstructural record of predation: a new approach for identifying predatory drill holes: PALAIOS, v. 23, p. 810–820.
Signorelli, J.H., Pastorino, G., and Griffin, M., 2006, Naticid boreholes on a Tertiary cylichnid gastropod from Southern Patagonia: Malacologia, v. 48, no. 1–2, p. 299–304.
Simões, M.G., Coelho Rodrigues, S., and Kowalewski, M., 2007, Comparative analysis of drilling frequencies in recent brachiopod-mollusk associations from the southern Brazilian shelf: PALAIOS, v. 22, no. 2, p. 143–154.
Sohl, N.F., 1969, The fossil record of shell boring by snails: American Zoologist, v. 9, p. 725–734.
Talmadge, R.T., 1975, A note on *Ocenebra lurida* (Middendorff): Veliger, v. 17, p. 414.
Tan, K.S., 2003, Feeding ecology of common intertidal Muricidae (Mollusca: Neogastropoda) from the Burrup Peninsula, Western Australia, *in* Wells, F.E., Walker, D.I., and Jones, D.S., eds., The Marine Flora and Fauna of Dampier, Western Australia: Perth, Western Australian Museum, p. 173–192.
Taylor, J.D., 1970, Feeding habits of predatory gastropods in a Tertiary (Eocene) molluscan assemblage from the Paris basin: Palaeontology, v. 23, p. 254–260.
Taylor, J.D., and Morton, B., 1996, The diets of predatory gastropods in the Cape d'Aguilar Marine Reserve, Hong Kong: Asian Marine Biology, v. 13, p. 141–166.
Todd, J.A., and Harper, E.M., 2011, Stereotypic boring behaviour inferred from the earliest known octopod feeding traces: early Eocene, southern England: Lethaia, v. 44, p. 214–222.
Tyler, C.L., and Schiffbauer, J.D., 2012, The fidelity of microstructural drilling predation traces to gastropod radula morphology; paleoecological applications: PALAIOS, v. 27, no. 9, p. 658–666.
Urrutia, G., and Navarro, J.M., 2001, Patterns of shell penetration by *Chorus giganteus* juveniles (Gastropoda, Muricidae) on the mussel *Semimytilus algosus*: Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, v. 258, p. 141–153.
Vermeij, G.J., 1977, The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers: Paleobiology, v. 3, p. 245–258.
Vermeij, G.J., 1987, Evolution and Escalation: An Ecological History of Life: Princeton, New Jersey, Princeton University Press, 527 p.
Visaggi, C.C., Dietl, G.P., and Kelley, P.H., 2013, Testing the influence of sediment depth on drilling behaviour of *Neverita duplicata* (Gastropoda: Naticidae), with a review of alternative modes of predation by naticids: Journal of Molluscan Studies, v. 79, no. 4, p. 310–322.
Walker, S.E., and Yamada, S.B., 1993, Implications for the gastropod fossil record of mistaken crab predation on empty mollusc shells: Palaeontology, v. 36, p. 735–741.
Wilson, M.A., and Palmer, T.J., 2001, Domiciles, not predatory borings: a simpler explanation of the holes in Ordovician shells analyzed by Kaplan and Baumiller, 2000: PALAIOS, v. 16, p. 524–525.
Wodinsky, J., 1969, Penetration of the shell and feeding on gastropods by *Octopus*: American Zoologist, v. 9, no. 3, p. 997–1010.
Yanes, Y., and Tyler, C.L., 2009, Drilling predation intensity and feeding preferences by *Nucella* (Muricidae) on limpets inferred from a dead-shell assemblage: PALAIOS, v. 24, p. 280–289.
Złotnik, M., 2001, Size-related changes in predatory behaviour of naticid gastropods from the middle Miocene Korytnica Clays, Poland: Acta Palaeontologica Polonica, v. 46, p. 87–97.
Zonneveld, J-P. and Gingras, M.K., 2014, *Sedilichnus*, *Oichnus*, *Fossichnus* and *Tremichnus*: "Small round holes in shells" revisited: Journal of Paleontology, v. 88, no. 5, p. 895–905.

Received 10 April 2014; accepted 24 August 2014.

Springer Earth System Sciences

Germán Mariano Gasparini
Jorge Rabassa
Cecilia Deschamps
Eduardo Pedro Tonni *Editors*

Marine Isotope Stage 3 in Southern South America, 60 ka B.P.–30 ka B.P.

Springer

Springer Earth System Sciences

Series editors

Philippe Blondel, Bath, UK
Eric Guilyardi, Paris, France
Jorge Rabassa, Ushuaia, Argentina
Clive Horwood, Chichester, UK

More information about this series at http://www.springer.com/series/10178

Germán Mariano Gasparini
Jorge Rabassa · Cecilia Deschamps
Eduardo Pedro Tonni
Editors

Marine Isotope Stage 3 in Southern South America, 60 ka B.P.–30 ka B.P.

Springer

Editors
Germán Mariano Gasparini
División Paleontología Vertebrados,
Museo de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo,
Universidad Nacional de La Plata
La Plata, Buenos Aires
Argentina

Cecilia Deschamps
División Paleontología Vertebrados,
Museo de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo,
Universidad Nacional de La Plata
La Plata, Buenos Aires
Argentina

Jorge Rabassa
Laboratorio de Geomorfología y Cuaternario
CADIC-CONICET, Universidad Nacional
de Tierra del Fuego
Ushuaia, Tierra del Fuego
Argentina

Eduardo Pedro Tonni
División Paleontología Vertebrados,
Museo de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo,
Universidad Nacional de La Plata
La Plata, Buenos Aires
Argentina

ISSN 2197-9596 ISSN 2197-960X (electronic)
Springer Earth System Sciences
ISBN 978-3-319-39998-0 ISBN 978-3-319-40000-6 (eBook)
DOI 10.1007/978-3-319-40000-6

Library of Congress Control Number: 2016943439

© Springer International Publishing Switzerland 2016
This work is subject to copyright. All rights are reserved by the Publisher, whether the whole or part of the material is concerned, specifically the rights of translation, reprinting, reuse of illustrations, recitation, broadcasting, reproduction on microfilms or in any other physical way, and transmission or information storage and retrieval, electronic adaptation, computer software, or by similar or dissimilar methodology now known or hereafter developed.
The use of general descriptive names, registered names, trademarks, service marks, etc. in this publication does not imply, even in the absence of a specific statement, that such names are exempt from the relevant protective laws and regulations and therefore free for general use.
The publisher, the authors and the editors are safe to assume that the advice and information in this book are believed to be true and accurate at the date of publication. Neither the publisher nor the authors or the editors give a warranty, express or implied, with respect to the material contained herein or for any errors or omissions that may have been made.

Printed on acid-free paper

This Springer imprint is published by Springer Nature
The registered company is Springer International Publishing AG Switzerland

Contents

Introduction 1
Germán Mariano Gasparini, Jorge Rabassa, Cecilia Deschamps and Eduardo Pedro Tonni

The Heinrich and Dansgaard–Oeschger Climatic Events During Marine Isotopic Stage 3 7
Jorge Rabassa and Juan Federico Ponce

On the Origin of the Dansgaard–Oeschger Events and Its Time Variability 23
Silvia Duhau and Cornelis de Jager

The Influence of the Geomagnetic Field in Climate Changes 49
María Julia Orgeira, Ana María Sinito and Rosa Hilda Compagnucci

Abrupt Climate Changes During the Marine Isotope Stage 3 (MIS 3) 81
Eduardo Andrés Agosta and Rosa Hilda Compagnucci

Active Deformation, Uplift and Subsidence in Southern South America Throughout the Quaternary: A General Review About Their Development and Mechanisms 107
Andrés Folguera, Guido Gianni, Lucía Sagripanti, Emilio Rojas Vera, Bruno Colavitto, Darío Orts and Víctor Alberto Ramos

The Marine Isotopic Stage 3 (MIS 3) in Valleys of the Undulated Pampa, Buenos Aires Province, Argentina 129
Adriana María Blasi, Carola Castiñeira Latorre, Gabriela Catalina Cusminsky and Ana Paula Carignano

Sea Level Changes During Marine Isotopic Stage 3 (MIS 3) in Argentina 147
Federico Ignacio Isla and Enrique Jorge Schnack

Paleogeographic Evolution of the Atlantic Coast of South America During Marine Isotope Stage 3 (MIS 3) 155
Juan Federico Ponce and Jorge Rabassa

The Continental Record of Marine Isotope Stage 3 (MIS 3; ~60–25 ka) in Central Argentina: Evidence from Fluvial and Aeolian Sequences 167
Marcelo Zárate, Adriana Mehl and Alfonsina Tripaldi

Marine Isotope Stage 3 (MIS 3) and Continental Beds from Northern Uruguay (Sopas Formation): Paleontology, Chronology, and Climate 183
Martín Ubilla, Andrea Corona, Andrés Rinderknecht, Daniel Perea and Mariano Verde

The Brazilian Intertropical Fauna from 60 to About 10 ka B.P.: Taxonomy, Dating, Diet, and Paleoenvironments 207
Mário André Trinidade Dantas and Mario Alberto Cozzuol

Continental Vertebrates During the Marine Isotope Stage 3 (MIS 3) in Argentina 227
Germán Mariano Gasparini, Esteban Soibelzon, Cecilia Deschamps, Analía Francia, Elisa Beilinson, Leopoldo Héctor Soibelzon and Eduardo Pedro Tonni

Marine Isotope Stage 3 (MIS 3) Versus Marine Isotope Stage 5 (MIS 5) Fossiliferous Marine Deposits from Uruguay 249
Alejandra Rojas and Sergio Martínez

Vegetation and Climate in Southern South America during Marine Isotope Stage 3 (MIS 3): an Overview of Existing Terrestrial Pollen Records 279
Ana María Borromei and Lorena Laura Musotto

Response of Diatoms to Late Quaternary Climate Changes 299
Marcela Alcira Espinosa

Silicophytolith Studies in South America and Argentina: Scope and Limitations for Paleoenvironmental Reconstruction of the Marine Isotope Stage 3 (MIS3) 321
Margarita Osterrieth, María Fernanda Alvarez, Mariana Fernández Honaine and Georgina Erra

Index 353

Marine Isotope Stage 3 (MIS 3) Versus Marine Isotope Stage 5 (MIS 5) Fossiliferous Marine Deposits from Uruguay

Alejandra Rojas and Sergio Martínez

Abstract Uruguay has several marine deposits of undoubtedly Late Pleistocene age, but there is conflicting evidence when comparing ages obtained by different methods. While ^{14}C datings suggest younger ages (related to Marine Isotope Stage 3—MIS 3), OSL, where available, indicate older times (related to Marine Isotope Stage 5—MIS 5). The analysis of the abundant molluscan fauna and the presence of extralimital warm water taxa points to a higher than present water temperature for the Uruguayan coast. The referred discrepancies are discussed and a MIS 5 age is preferred according to all available evidence.

Keywords Marine Isotope Stage 3 (MIS 3) · Marine Isotope Stage 5 (MIS 5) · Late Pleistocene · Molluscs · Bivalves · Gastropods · Paleoecology · Paleobiogeography · Extralimital species · Uruguay

1 Introduction

The Pleistocene Epoch was a time of global climatic and sea level changes that had a profound impact in the marine and continental realms, influencing the configuration of our present-day biota. The information for the reconstruction of these oscillations comes from different sources that include ice cores and a wide spectrum of continental and marine records. It is widely recognized the existence throughout the Pleistocene of numerous glacial–interglacial cycles characterized by cold (stadials) and warm (interestadials) lapses (e.g., Emiliani 1955; Shackleton 1969; Crowley and North 1991; Winograd et al. 1997). In recent years and especially for the Late Pleistocene, a great improvement in the knowledge of the timing and

A. Rojas (✉) · S. Martínez
Departamento de Paleontología, Instituto de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, CP 11400 Montevideo, Uruguay
e-mail: alejandra@fcien.edu.uy

S. Martínez
e-mail: smart@fcien.edu.uy

© Springer International Publishing Switzerland 2016

G.M. Gasparini et al. (eds.), *Marine Isotope Stage 3 in Southern South America, 60 ka B.P.–30 ka B.P.*, Springer Earth System Sciences,
DOI 10.1007/978-3-319-40000-6_14

magnitude of these climatic changes in both hemispheres comes from ice cores from Greenland and Antarctica (e.g., Petit et al. 1999; North Greenland Ice Core Project Members 2004; EPICA Community Members 2004, 2006; Jouzel et al. 2007; Orombelli et al. 2010). These high resolution sources of information allowed the recognition of the pronounced and abrupt Dansgaard–Oeschger (D–O) warming events in Greenland and the more gradual Antarctic Isotope Maxima (AIM) in Antarctica (EPICA Community Members 2006; Huber et al. 2006) superimposed to the traditional isotopic stages. These millenial-scale changes were also recognized in other records (e.g., Barker et al. 2009).

The Marine Isotope Stage 5 (MIS 5) had an average duration between 130 and 71 ka B.P. and was a lapse of warm conditions with the warmest peak considered to be the Last Interglacial or MIS 5e (Zubakov and Borzenkova 1990; Winograd et al. 1997; Petit et al. 1999; Shackleton et al. 2003; Jouzel et al. 2007). The Last Interstadial or Marine Isotopic Stage 3 (MIS 3) had an average duration between 60 and 27 ka B.P. and was characterized by overall lower temperatures than present and than MIS 5 and by the record of numerous D–O events (Huber et al. 2006; Van Meerbeeck et al. 2009, 2011; Buiron et al. 2012; Long and Stoy 2013).

One of the sources of information that have contributed to the reconstruction of the environmental changes occurred in our near past come from littoral fossiliferous assemblages around the world. Pleistocene marine assemblages have been studied from the Pacific coast of North America (e.g., Valentine and Jablonski 1993; Roy et al. 1995; Powell et al. 2004), Mexico (De Diego-Forbis et al. 2004), Atlantic islands at different latitudes (Muhs et al. 2002; Ávila et al. 2009), Pacific Islands (Muhs et al. 2002), Japan (Amano 1994; Kitamura and Ubukata 2003), Australasia (Murray-Wallace and Belperio 1991; Murray-Wallace et al. 2000; Murray-Wallace 2002), Antarctica (Berkman et al. 1998), and Europe (Zazo et al. 2003; Nielsen et al. 2006; Garilli 2011). In South America, Pleistocene marine deposits are known from the Pacific coast (e.g., Ortlieb et al. 1990; Rivadeneira and Carmona 2008), Beagle Channel (Rabassa et al. 2009) and Atlantic coast, mostly from Argentina (see Aguirre and Whatley 1995; Isla et al. 2000; Aguirre 2003; Aguirre et al. 2011; Gordillo and Isla 2011; Charó et al. 2013, 2014) and in a lesser extent from Brazil (e.g., Lopes and Simone 2012; Lopes et al. 2013).

In Uruguay, undoubtedly Pleistocene fossil assemblages were first recognized by Martínez et al. (2001) in the Puerto de Nueva Palmira (western Uruguay, Colonia County) and La Coronilla (eastern Uruguay, Rocha County). Subsequently, Rojas (2007) provided a new analysis of the molluscan content of these two assemblages and included another one located at Zagarzazú (Colonia County). More recently, Martínez et al. (2013) provided a biogeographic analysis of Pleistocene and Holocene molluscan faunas of the Southwestern Atlantic, including Brazilian, Argentinean, and Uruguayan data.

After the first characterization of the Pleistocene molluscan assemblages from Uruguay provided by Martínez et al. (2001), new data on the faunal composition, biogeographic inferences, and geochronological context have become available. Thus, the aims of this contribution are (a) to update the paleontological content of the Late Pleistocene fossil assemblages from Uruguay, (b) to provide a

paleoecologic and biogeographic analysis of the faunal elements that are useful for paleoenvironmental reconstruction, and (c) to discuss these results in the light of the MIS 3 versus MIS 5 temporal and climatic scenario.

2 Geographical Setting

The Late Pleistocene fossiliferous deposits found so far in Uruguay are three, two of them located in the western coast, and the remaining in the eastern coast (Fig. 1). The Puerto de Nueva Palmira outcrop can nowadays be found in the area occupied by the port of the city of Nueva Palmira. About 12 km to the south the Zagarzazú site crops out in the abrasion platform of the beach. Finally, the La Coronilla fossil assemblage crops out in the abrasion platform of the homonymous beach in the Rocha County (eastern Uruguay). The Zagarzazú and La Coronilla deposits are frequently covered by sand.

The study area comprises the Uruguayan coastal waters currently dominated by the fluviomarine gradient of the Río de la Plata and Atlantic Ocean. The Río de la Plata estuary between Argentina and Uruguay receives from the west, freshwater

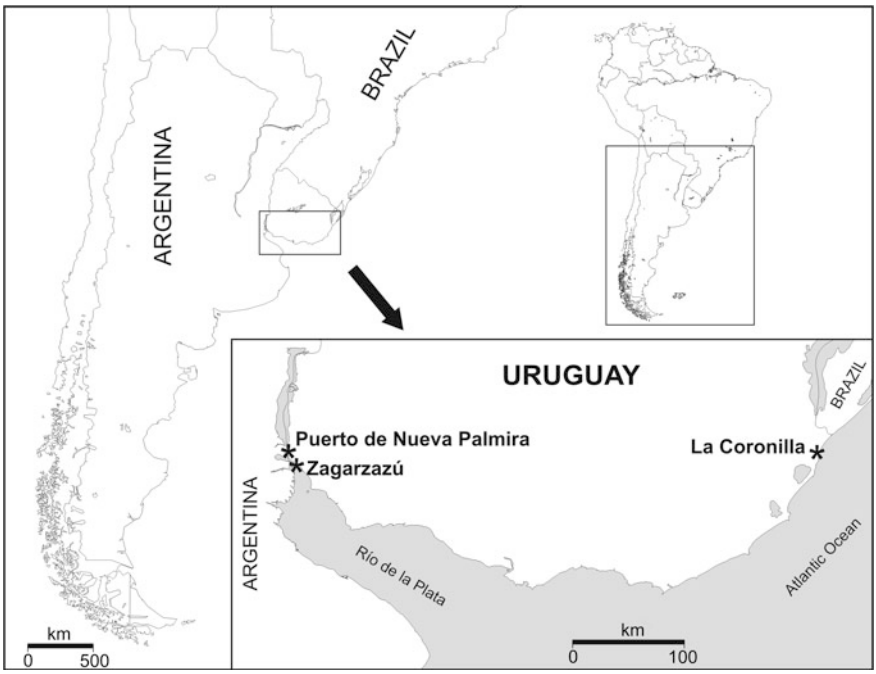


Fig. 1 Geographic location of the Late Pleistocene fossil assemblages of Puerto de Nueva Palmira, Zagarzazú, and La Coronilla

and sediment discharge coming from the Paraná and Uruguay rivers and from the east, the marine waters of the Atlantic Ocean (Urien 1972). It is divided by a submerged shoal (Barra del Indio) into an inner fluvial system and an outer mixohaline brackish system (Mianzan et al. 2001). The biogeography of the living biota responds to this gradient with a west to east dominance of freshwater, estuarine, and marine taxa, respectively (Masello and Menafra 1998; Giberto et al. 2004; Giménez et al. 2005; Brazeiro et al. 2006). The Río de la Plata estuary is a highly variable environment at different timescales and the boundaries and position of the salinity zones vary according to wind balance, river discharge, season, and phenomena such as El Niño Southern Oscillation (ENSO) (e.g., Guerrero et al. 1997; Acha et al. 2008; Möller et al. 2008; Nagy et al. 2008).

The large-scale dynamics of the Southwestern Atlantic Ocean are dominated by the northward flowing Malvinas (Falkland) Current and the southward flowing Brazilian Current. The former transports cold subantarctic waters along the Argentinean shelf whereas the latter carries tropical and subtropical waters along the continental margin of South America (Olson et al. 1988; Piola et al. 2000; Odebrecht and Castello 2001). Both currents meet approximately between 25° S and 45° S at the Brazil–Malvinas Confluence Zone, producing a complex oceanographic area with highly variable physicochemical and biological attributes on the shelf and slope. The temperature gradient developed by these water masses outline the current malacological provinces of the Southwestern Atlantic: the warm water Brazilian Province, the confluence Argentinean Province, and the cold Magallanic Province (e.g., Scarabino 1977; Briggs 1995; Martínez and del Río 2002; Martínez et al. 2013). Studies in Brazil, Argentina, and Uruguay showed that the faunal composition of the Argentinean Province includes a combination of species of warm-temperate and cool-temperate affinities, besides endemic ones. In this scenario, the Río de la Plata and its freshwater discharge acts as an ecological barrier and represents a broad ecotone between the southern and northern areas (Masello and Menafra 1998; Scarabino et al. 2006a, b).

3 Geological Setting

The Quaternary marine deposits of Uruguay have their origin in the transgressive–regressive events characteristic of this period of global-scale climatic oscillations. The fossiliferous deposits have been correlated with adjacent Atlantic units from Argentina and Brazil by various authors (Goñi and Hoffstetter 1964; Forti-Esteves 1974; Martínez 1990; Aguirre and Whatley 1995).

From the lithostratigraphic viewpoint they are included in the Chuy and/or Villa Soriano formations (Goñi and Hoffstetter 1964; Goso 1972). The Villa Soriano Formation represents the fossiliferous deposits that Caorsi and Goñi (1958) named "Arcillas grises del Vizcaíno" which were later formalized as a lithostratigraphic unit by Goso (1972). These deposits crop out along a narrow stripe parallel to the present coastline of Uruguay, from the Río Negro to the Merín Lagoon margins.

Lithologically, this unit has wide grain-size variability, from clay to medium sands and occasionally gravel and pebbles (Preciozzi et al. 1988). Most authors consider as a characteristic of this unit the abundant fossiliferous content (e.g., Serra 1943; Caorsi and Goñi 1958); thus, in a sort of circular reasoning, most fossils have been attributed to this unit. The age of the Villa Soriano Formation has been a matter of discussion. Bossi (1966) and Preciozzi et al. (1988) considered it as of Late Pleistocene–Holocene age, meanwhile Figueiras (1962), Bossi et al. (1975), and Sprechmann (1978) considered it only of Holocene age. Martínez et al. (2006) assigned to the Villa Soriano Formation the fossiliferous deposits radiocarbon dated as Holocene. This unit has been correlated with the "Querandinense" deposits from Argentina (Goñi and Hoffstetter 1964; Aguirre and Whatley 1995) and with the Patos Group in Rio Grande do Sul State, Brazil (Martínez 1988).

The Chuy Formation was defined by Delaney (1963), although the first published mention corresponds to Goñi and Hoffstetter (1964). This unit was originally described as composed by yellow reddish medium sands. Later on, other lithological types, not included in its definition, were added to its characterization. According to Navarro (1990), the Chuy Formation extends from the Río Santa Lucía basin to the east of Uruguay. Its scarce fossil remains were reported from wells by Sprechmann (1978). The stratigraphic relationships of this unit indicate that it belongs to the Pleistocene (Goñi and Hoffstetter 1964; Goso 1972; Sprechmann 1978).

The poor definition of these lithostratigraphic units, their wide and overlapping lithological characterization, and the use of nonlithological criteria to recognize them, hinders their identification in the field and consequently the placement of fossil remains (see Martínez and Ubilla 2004; Martínez et al. 2013, for further details). Thus, the assignment of the Late Pleistocene fossiliferous deposits studied here to the Villa Soriano Formation or the Chuy Formation is problematic and not useful for practical purposes at the moment.

4 Description of the Outcrops and Previous Work

4.1 Puerto de Nueva Palmira

The fossiliferous deposit is located at around 12 m of altitude and is approximately 2 m thick (Figs. 2 and 3a–c). The lithology is medium to coarse sand with embedded clasts which maximum diameter can reach approximately 4 cm. Shells are mostly randomly distributed and densely packed. Bivalves are frequently disarticulated, although specimens with articulated valves rarely occur. Abrasion and fragmentation are very common, revealing some degree of local transport. The assemblage likely represents the accumulation of shells in multiple high energy events in a proximal environment influenced by waves (Martínez et al. 2001; Rojas 2007).

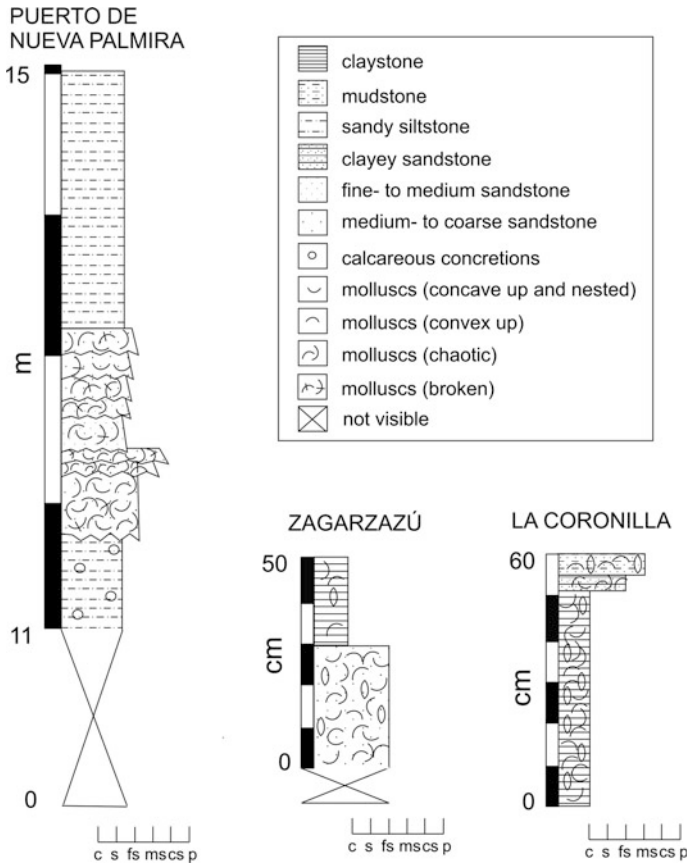


Fig. 2 Stratigraphic sections of the studied deposits

The Puerto de Nueva Palmira fossil assemblage is one of the most mentioned in the literature concerning the Quaternary marine deposits from Uruguay. Since the first reports about this deposit, some physical changes in the area have occurred. For example, the port was built with the consequent modification of the original landscape. Teisseire (1927, 1928) reported the molluscan fauna of a deposit which he refers as located on the cliff of the cemetery of Nueva Palmira (formerly nearby the port) with an altitude of 7–10 m. This author mentions the presence of *Anomalocardia brasiliana*, *Bullia cochlidium*, *Cardium muricatum*, *Mactra isabelleana*, *Pitar rostratum*, *Thais haemastoma, Bullia deformis,* and *Fissuridea patagonica*. The present authors believe that this deposit studied by Teisseire and subsequent authors may be equivalent to the deposit referred here, because Teisseire (1927), Kraglievich (1928), and Fontana (1930) mentioned that in the cliff of the cemetery a new port (a Free Trade Zone) was being constructed at that time. The last author corrected the altitude assigned by Teisseire (1928) to 15 m and

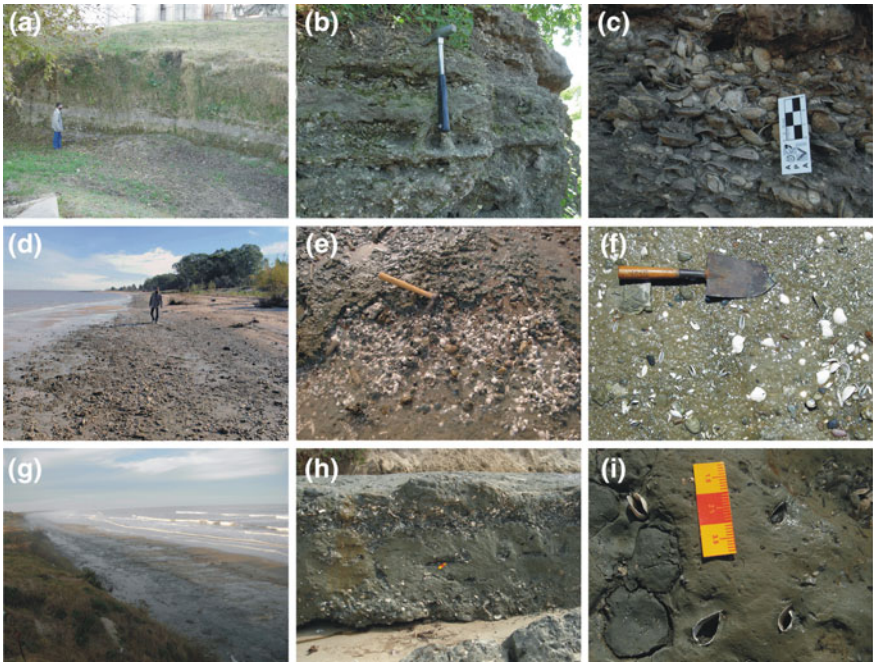


Fig. 3 Photographs of the fossiliferous Pleistocene outcrops. **a–c** Puerto de Nueva Palmira; **d–f** Zagarzazú; **g–i** La Coronilla. Images (**f**) and (**i**) show *Tagelus plebeius* in life position

reported the presence, at approximately 6 m a.s.l., of varied fossil shells with gastropods that needed to be studied. He also commented (as Kraglievich 1928: Fig. 6) about the abundant representation of *Corbula mactroide* (sic). Both authors based on this bivalve, correlated this deposit with the "Querandinense" units. After that, Frenguelli (1930) referred to the deposit of the Puerto de Nueva Palmira, which he assigned to the "Belgranense" stage (Pleistocene) based upon its nature, position, aspect, and paleontological content. This author reported the presence of *Littoridina charruana*, *Bulla striata*, *Bittium varium*, *Purpura haemastoma*, *Bullia globulosa*, *Ostrea spreta*, *Ostrea puelchana*, *A. brasiliana,* and *M. isabelleana*. Regarding the presence of *Corbula mactroides* in this deposit, Frenguelli (1930) suggested that Kraglievich (1928) had misidentified this species with *M. isabelleana* which is very abundant there. But Kraglievich (1932) reaffirmed that the species found was *Corbula mactroides*. Later on, Roselli (1939) mentioned this deposit and commented on the diverse opinions regarding its assignment to the "Belgranense" or "Querandinense" episodes. Serra (1943) presented a stratigraphic section of the outcrop and made comments about the most abundant fossils, *M. isabelleana* and *Purpura haemastoma*. Calcaterra (1971) expressed doubts on the proposed age for this deposit based upon its elevation (more than 12 m a.s.l.) and the thickness of the overlying sediments. He also listed the presence of *M. isabelleana*, *T. haemastoma*, *Arca* sp., *Crassostrea* sp., and *Buccinanops*

sp. Francis (1975) referred to the coastal cliff of Nueva Palmira and, besides listing some molluscan species, he made reference to the historical controversy between Kraglievich and Frenguelli on the presence or absence of *Erodona mactroides* in this outcrop, which he was not able to find. He was surprised about the elevation of the deposit in relation to others typically attributed to the "Querandinense". Roselli (1976) thoroughly described the deposit and stuck to the interpretation proposed by Frenguelli (1930) concerning the Late Pleistocene age of the deposit. This author provided a list of taxa that includes *Mactra* (*Mactratoma*) *isabelleana*, *A. brasiliana*, *Thais* (*Stramonita*) *haemastoma*, *Buccinanops globulosus*, *Buccinanops cochlidium*, *Buccinanops deformis*, *Plicatula spondyloidea*, *Ostrea spreta*, *Arca bisulcata*, *Ostrea puelchana*, *Tagelus* (*Tagelus*) *gibbus*, *Diodora patagonica*, *Urosalpinx rushi*, *Littoridina australis*, *Nassarium* sp., *Brachidontes dominguensis*, *Trachycardium muricatum*, *Balanus* sp., *Pitar* (*Pitar*) *rostrata*, *Clamys* sp., *Glycymeris longior*, *Siphonaria* (*Pachysiphonaria*) *lessoni*, *Crepidula dilatada* ¿var. patagonica?, *Calliostoma* sp., *Erodona mactroides*, *Mactra* sp., ¿*Olivancillaria*?, ¿*Chione*?, *Drupa* (*Drupa*) *necocheana,* and two terrestrial gastropods. Afterward, the paleontology, geochronology, and paleoenvironmental conditions of the locality were studied by Martínez et al. (2001). Supplementary information may be found in Rojas (2007).

4.2 Zagarzazú

This fossiliferous deposit is located in the abrasion platform of the Zagarzazú resort approximately 0.5–1 m above mean sea level (a.m.s.l.; Figs. 2 and 3d–f). Its exposure depends on the littoral dynamics, and sometimes it may be covered by sand or water. It is composed of fine sands at the base and green clays at the top. Fossil shells are present in both levels. The fossil preservation is variable, but mostly good. Bivalve shells in life position are frequent (Fig. 3f) and complete, whole specimens with delicate shells can be found, although disarticulated and broken remains do occur as well. Few shells showing abrasion were found. The depositional environment is inferred as proximal, under low energy conditions (Rojas 2007).

The scientific knowledge of the Zagarzazú assemblage is very recent. Verde (2003) and Rojas (2003) presented preliminary reports about the ichnofossils and molluscan content. Rojas (2007) did a more extensive analysis of the molluscan fauna, paleoenvironmental conditions, and available radiometric dating.

4.3 La Coronilla

This deposit is located at the abrasion platform of the La Coronilla beach, 0.5–1 m a.s.l. (Figs. 2 and 3g–i). Similarly to the Zagarzazú locality, its exposure depends

on the littoral dynamics as it is frequently covered by sand or water. It is lithologically composed of a greenish-grayish sandy claystone in which fossils are well preserved. Taxa with delicate shells occur. It is frequent the preservation of shells in life position (Fig. 3i). Fragmentation of the shells is common but not abrasion. These features and the lack of shell size sorting suggest a predominantly autochthonous–parautochthonous assemblage without significant transport (Rojas 2007; Rojas et al. 2014). Shell fragmentation can be related to the activity of biological agents. The depositional environment is inferred as proximal and mostly protected from wave action.

Previous works regarding the La Coronilla fossil fauna can be found in Martínez et al. (2001), who studied the paleontology, geochronology, and paleoenvironments. Additional information can be found in Rojas (2007). Lorenzo and Verde (2004) and Rojas et al. (2014) presented ichnological information, and Rojas and Urteaga (2011) dealt with the record of chitons in this assemblage.

5 Absolute Ages

Bracco and Ures (1998), Martínez et al. (2001), Rojas (2007), and Rojas (2010) published absolute dates for the Uruguayan Late Pleistocene assemblages, based upon conventional ^{14}C and OSL dating. These data are compiled in Table 1.

Table 1 Absolute ages available for the Late Pleistocene fossil assemblages from Uruguay

Locality	Dating method	Lab. number	Taxon	Age obtained	Source
Puerto de Nueva Palmira	^{14}C conventional	LP-738	*Mactra isabelleana*	31,000 ± 1200	Martínez et al. (2001)
Puerto de Nueva Palmira	^{14}C conventional	LP-730	*Anomalocardia brasiliana*	34,600 ± 2000	Martínez et al. (2001)
La Coronilla 1	^{14}C conventional	LP-884	*Ostrea equestris*	29,500 ± 600	Martínez et al. (2001)
La Coronilla 2	^{14}C conventional	LP-824	*Mactra isabelleana*	35,500 ± 1900	Martínez et al. (2001)
Zagarzazú	^{14}C conventional	LP-1466	*Tagelus plebeius* (life position)	35,500 ± 1900	Rojas (2007)
Puerto de Nueva Palmira (PNPL01)	OSL	UIC2632	–	80,680 ± 5500	Rojas (2010)
Zagarzazú (ZZZL01)	OSL	UIC2633	–	88,355 ± 7070	Rojas (2010)

5.1 ^{14}C Conventional

Bracco and Ures (1998) provided ^{14}C conventional ages for the Nueva Palmira site without locating the samples in a stratigraphic column or indicating the beds from which they were collected; albeit they mentioned an elevation of 8–10 m a.s.l. They mentioned two radiocarbon ages of 31,900 ± 700 years B.P. (URU 0081) obtained from nonidentified shells and another age of 35,300 ± 1,150 years B.P. (URU 0087) from carbonate clasts included in the deposit. Martínez et al. (2001) provided ^{14}C conventional ages obtained from infaunal bivalves of 31,000 ± 1,200 years B.P. (LP-738) on *M. isabelleana* and 34,600 ± 2,000 years B.P. (LP-730) on *A. brasiliana*. The X-ray diffraction analyses applied to evaluate the consistency of the samples gave reliable results for these ages.

For the La Coronilla deposit, Martínez et al. (2001) obtained ages of 29,500 ± 600 years B.P. (LP-884) on *Ostrea equestris* and 35,500 ± 1,900 years B.P. on *M. isabelleana*.

For Zagarzazú, Rojas (2007) obtained a ^{14}C conventional age of 35,500 ± 1,900 years B.P. (LP-1466) on the infaunal bivalve *Tagelus plebeius*. The specimens used for dating were collected in life position.

The datings reported by Martínez et al. (2001) and Rojas (2007) were performed at the Laboratorio de Tritio y Carbono of the Universidad de La Plata (LATYR). All these ages were considered as minimum ages; thus, fossil assemblages are thought to be older than their measured radiocarbon age (Martínez et al. 2001; Rojas 2007).

5.2 OSL Ages

In order to extend the temporal range of numerical dating and to obtain an independent source of ages for the Pleistocene deposits, the present authors have applied the Optically Stimulated Luminescense (OSL) dating technique to sandy fossiliferous deposits. As suitable deposits for this method, the Puerto de Nueva Palmira and Zargarzazú beds were selected because of their sandy lithology. Although OSL dating has been better developed in continental environments such as aeolian sediments, this dating technique has also been used for littoral marine deposits (e.g., Mallinson et al. 2008; Simms et al. 2009; Suguio et al. 2011). From a methodological point of view, sampling was made using PVC tubes wrapped with thick black tape in order to prevent light reaching the sample. Tubes were dug horizontally into the profile and samples were then extracted. The extremes of each tube were discarded in the laboratory to use only the central part of the sample. For each sample, ages were obtained on quartz grains of 150–250 μm in the Luminescence Dating Research Laboratory, Department of Earth and Environmental Sciences of the University of Illinois at Chicago. Results were provided by Rojas (2010). Ages of 80,680 ± 5,500 years B.P. and 88,355 ± 7,070 years B.P. were obtained for the

Puerto de Nueva Palmira and Zagarzazú localities, respectively. Additional data of the OSL ages can be found in Appendix.

6 Fossil Composition of the Late Pleistocene Assemblages

The Late Pleistocene fossil assemblages from Uruguay preserve a diverse and abundant bivalve and gastropod fauna (Martínez et al. 2001; Rojas 2007). In Tables 2 and 3 the present authors forwarded an update of these molluscan taxa based upon the works of Martínez et al. (2001) and Rojas (2007), due to their explicit description of sampling method employed and the availability of the specimens collected.

Table 2 Gastropod taxa found in the Late Pleistocene fossil assemblages of Uruguay

	Locality		
	Puerto de Nueva Palmira	Zagarzazú	La Coronilla
Acteocina candei	x	x	x
Bittiolum varium	x		x
Boonea jadisi			x
Boonea seminuda			x
Bostrycapulus odites	x		x
Buccinanops globulosus	x	x	
Bulla occidentalis	x		
Costoanachis sertulariarum			x
Crepidula plana			x
Crepidula protea			x
Crepidula sp.		x	
Cylichnella bidentata	x	x	x
Diodora patagonica	x		x
Epitonium albidum		x	
Epitonium georgettinum		x	
Melanella sp.			x
Fargoa bushiana			x
Finella dubia	x	x	x
Heleobia sp.	x	x	x
Iselica anomala			x
Littoraria flava		x	
Lottia subrugosa	x		
Lucapinella henseli			x

(continued)

Table 2 (continued)

	Locality		
	Puerto de Nueva Palmira	Zagarzazú	La Coronilla
Marshallora sp.	x		
Olivella tehuelcha			x
Olivella sp.	x		x
Parvanachis spp.		x	x
Siphonaria lessoni	x		
Stramonita haemastoma	x	x	
Tegula patagonica			x
Turbonilla multicostata			x
Turbonilla uruguayensis			x
Turbonilla spp.		x	x
Urosalpinx haneti			x
Vitrinellidae indet.			x
Zidona dufresnei			x

Table 3 Bivalve taxa found in the Late Pleistocene fossil assemblages of Uruguay

	Locality		
	Puerto de Nueva Palmira	Zagarzazú	La Coronilla
Abra uruguayensis			x
Adrana patagonica			x
Aequipecten tehuelchus			x
Anatina anatina			x
Anomalocardia brasiliana	x	x	x
Atrina seminuda			x
Brachidontes sp.	x	x	x
Bushia rushii	x	x	x
Cardiomya sp.			x
Corbula caribaea	x	x	x
Corbula lyoni		x	
Crassinella lunulata			x
Cyclinella tenuis			x
Cyrtopleura sp.	x	x	
Donax sp.		x	
Ennucula puelcha			x
Ennucula uruguayensis			x
Erodona mactroides	x	x	
Ervilia concentrica			x
Gastrochaena sp.			x
Gouldia cerina	x		x

(continued)

Table 3 (continued)

	Locality		
	Puerto de Nueva Palmira	Zagarzazú	La Coronilla
Laevicardium sp.			x
Limaria sp.			x
Lunarca ovalis	x		x
Macoma constricta	x	x	
Macoma uruguayensis		x	x
Mactra isabelleana	x	x	x
Merisca martinicensis			x
Musculus sp.			x
Mytilus edulis			x
Chione subrostrata	x		x
Noetia bisulcata			x
Nucula semiornata	x	x	x
Ostrea equestris	x	x	x
Phlyctiderma semiaspera	x		x
Pitar rostratus	x		x
Pitar palmeri			x
Plicatula gibbosa	x		x
Scapharca brasiliana			x
Semele proficua			x
Sphenia fragilis			x
Tagelus plebeius	x	x	x
Tellina gibber	x	x	x
Trachycardium muricatum			x
Veneridae indet.			x

Other molluscs, such as polyplacophorans, have been recorded only for the La Coronilla site (Rojas and Urteaga 2011). The chiton species found in this deposit are *Chaetopleura angulata*, *C. isabellei*, *C. asperrima,* and *Ischnochiton striolatus*.

All specimens referenced in Martínez et al. (2001), Rojas (2007), and Rojas and Urteaga (2011) are housed in the Colección Paleontológica at the Facultad de Ciencias, Universidad de la República (FCDPI), Montevideo. Some of the specimens listed by Martínez et al. (2001) and Rojas (2007) were revised in order to improve their taxonomic assignment. For instance, specimens originally assigned to *Chrysallida gemmulosa* are reclassified herein as *Fargoa bushiana*. Specimens referenced as *Turbonilla americana* by Martínez et al. (2001) are reclassified as *Turbonilla multicostata* and those classified as *Heleobia australis* are considered as *Heleobia* sp., due to the difficult identification of the different species of this genus using only their shells. Specimens assigned by Martínez et al. (2001) to *Clausinella gayi* are now thought to be another yet unidentified venerid. Although the species

Ennucula uruguayensis has been synonymized with *E. puelcha*, the present authors maintained it as a valid species, based on the observations reported by Scarabino et al. (2006b). *Crepidula* sp., listed by Martínez et al. (2001) from Puerto de Nueva Palmira is herein identified as *Bostrycapulus odites*. *Parvanachis isabellei* from Martínez et al. (2001) and *Parvanachis paessleri* from Rojas (2007) are presented here as *Parvanachis* spp. because the assignment of these specimens to a particular species of *Parvanachis* deserves caution and further comparisons.

In addition, occasional remains of other non-molluscan taxa such as balanids, decapods, ostracods, bryozoans, serpulids, corals, echinoid, and fishes have been found (Rojas 2007). Bioerosion traces on shells reported by Verde (2003) for the Zagarzazú locality include *Entobia* isp., *Gastrochaenolites* isp., and *Meandropolydora* isp. Lorenzo and Verde (2004) found *Entobia* isp., *Caulostrepsis taenicola,* and *Oichnus paraboloides* on molluscan shells from Puerto de Nueva Palmira and La Coronilla localities. Recently, Rojas et al. (2014) reported the first gastropod drill hole on a fossil chiton plate. This corresponds to the ichnospecies *Oichnus simplex* placed on an intermediate valve of *C. angulata* found in the La Coronilla site. Verde (2003) recorded ichnofossils in soft sediments from the Zagarzazú locality. These structures correspond to *Ophiomorpha nodosa* and *Thalassinoides* isp., along with other yet unidentified bivalve ichnofossils.

7 Analysis of the Molluscan Fauna

A total of 85 molluscan taxa (36 gastropods, 45 bivalves, and 4 polyplacophorans) have been recorded so far in the Late Pleistocene fossil assemblages of Uruguay. Ongoing research suggests that the molluscan diversity is even higher. La Coronilla locality has the richest assemblage, recording 70 molluscan taxa. It is followed by the Puerto de Nueva Palmira and Zagarzazú deposits that record 32 taxa and 27 taxa, respectively.

According to the available information (Clavijo et al. 2005; Martínez et al. 2006; Rojas 2007; Rojas and Urteaga 2011) the gastropods *Bittiolum varium*, *Melanella* sp., *F. bushiana*, *Iselica anomala*, *Littoraria flava*, *Lucapinella henseli*, *T. multicostata* and the Vitrinellidae specimens, the bivalves *Anatina anatina*, *Atrina seminuda*, *Cardiomya* sp., *Cyclinella tenuis*, *E. uruguayensis*, *Ervilia concentrica*, *Gastrochaena* sp., *Gouldia cerina*, *Laevicardium* sp., *Limaria* sp., *Macoma constricta*, *Musculus* sp., *Pitar palmeri,* and *Merisca martinicensis* have been exclusively recorded in Pleistocene deposits and are absent from the Holocene molluscan assemblages.

All recorded molluscs are extant and live along the western coast of the Atlantic Ocean. Only *Siphonaria lessoni* is a cold water species influenced by the Malvinas Current (Scarabino 1977) which represents approximately 1 % of the taxa recorded in the Pleistocene assemblages. Meanwhile, in the recent Uruguayan coast

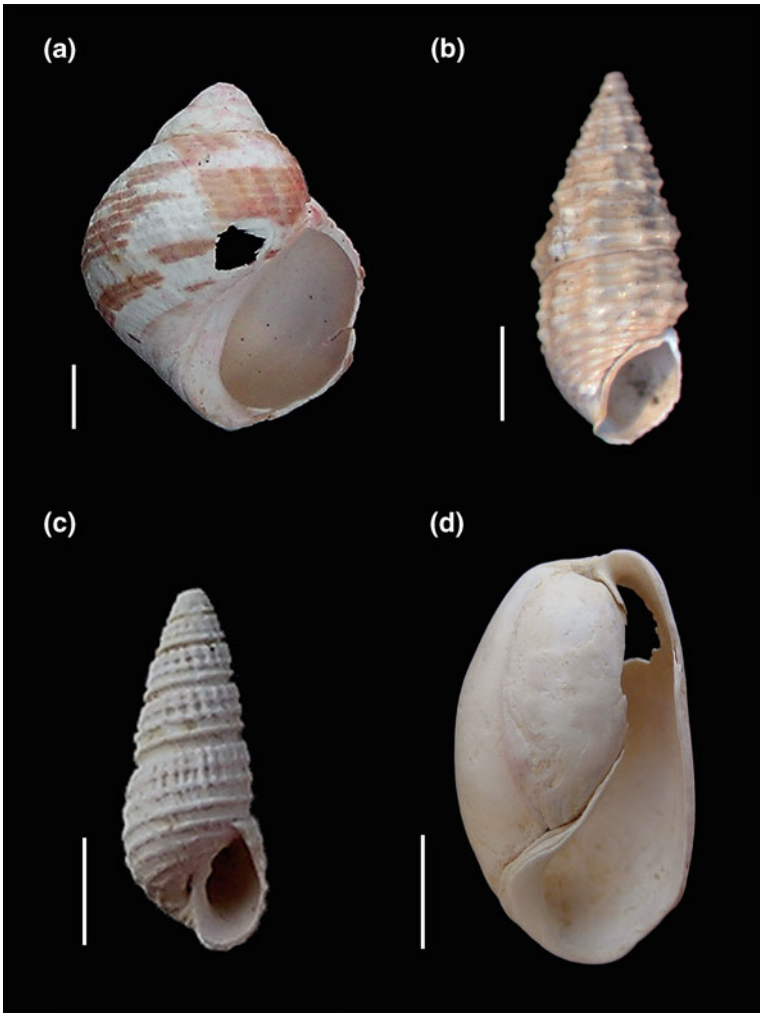


Fig. 4 Extralimital warm water gastropods from the Pleistocene fossil assemblages from Uruguay. **a** *Littoraria flava* (FCDPI 3948); **b** *Bittiolum varium* (FCDPI 6661); **c** *Fargoa bushiana* (FCDPI 4274); **d** *Bulla occidentalis* (FCDPI 3060). Scale bar **a–c** 1 mm; **d** 5 mm

approximately 19 % of the molluscan fauna are considered to be cold water species (Sicardi 1967; Sprechmann 1978).

The molluscs found in the Late Pleistocene assemblages also record 17 taxa that show a retraction in their recent biogeographic range (Figs. 4, 5, and 6). The gastropods *B. varium*, *Bulla occidentalis*, *F. bushiana,* and *L. flava*, the bivalves *A. anatina*, *A. brasiliana*, *C. tenuis*, *E. concentrica*, *G. cerina*, *Laevicardium* sp.,

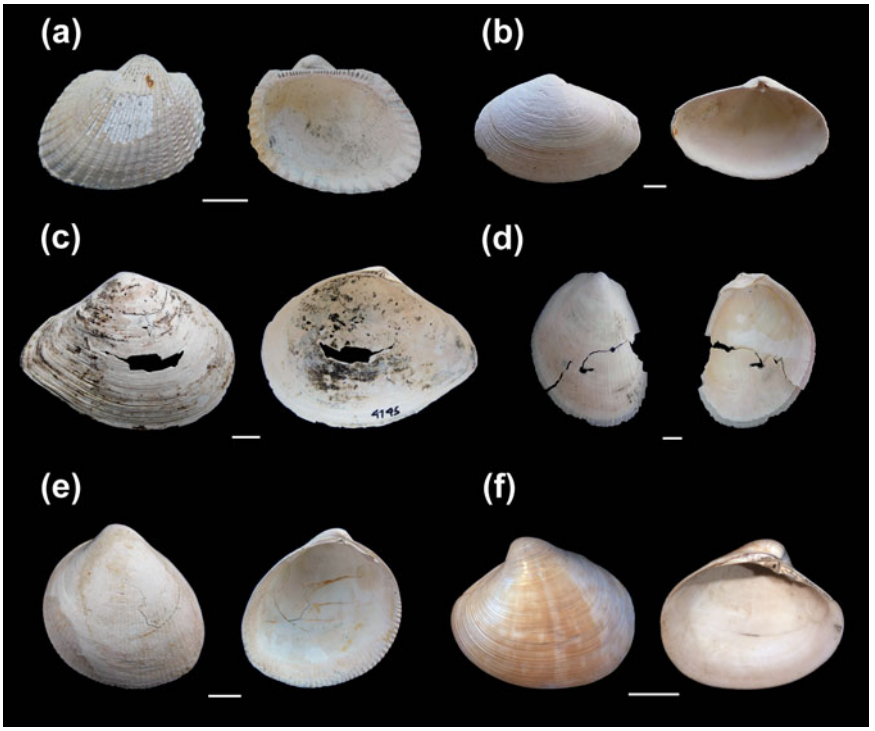


Fig. 5 Extralimital warm water bivalves from the Pleistocene fossil assemblages from Uruguay. **a** *Scapharca brasiliana* (FCDPI 4202); **b** *Ervilia concentrica* (FCDPI 4217); **c** *Macoma constricta* (FCDPI 4145); **d** *Limaria* sp. (FCDPI 2881); **e** *Laevicardium* sp. (FCDPI 4204); **f** *Pitar palmeri* (FCDPI 4222); Scale bar: **a**, **c**, **e**, **f** 5 mm; **b**, **d** 1 mm

Limaria sp., *M. constricta*, *Chione subrostrata*, *P. palmeri*, *Scapharca brasiliana,* and *M. martinicensis,* and the chiton *I. striolatus* have their southernmost boundary of distribution in Brazilian waters. Most of these taxa were recorded exclusively at the La Coronilla assemblage. From the precedent group, only *A. brasiliana* has been recorded in all Pleistocene deposits studied. *G. cerina*, *N. subrostrata,* and *B. varium* were recorded both at La Coronilla and Puerto de Nueva Palmira localities. For the moment, *B. occidentalis* has been only recorded at Puerto de Nueva Palmira, *L. flava* only in Zagarzazú and *M. constricta* is shared by Zagarzazú and Puerto de Nueva Palmira localities.

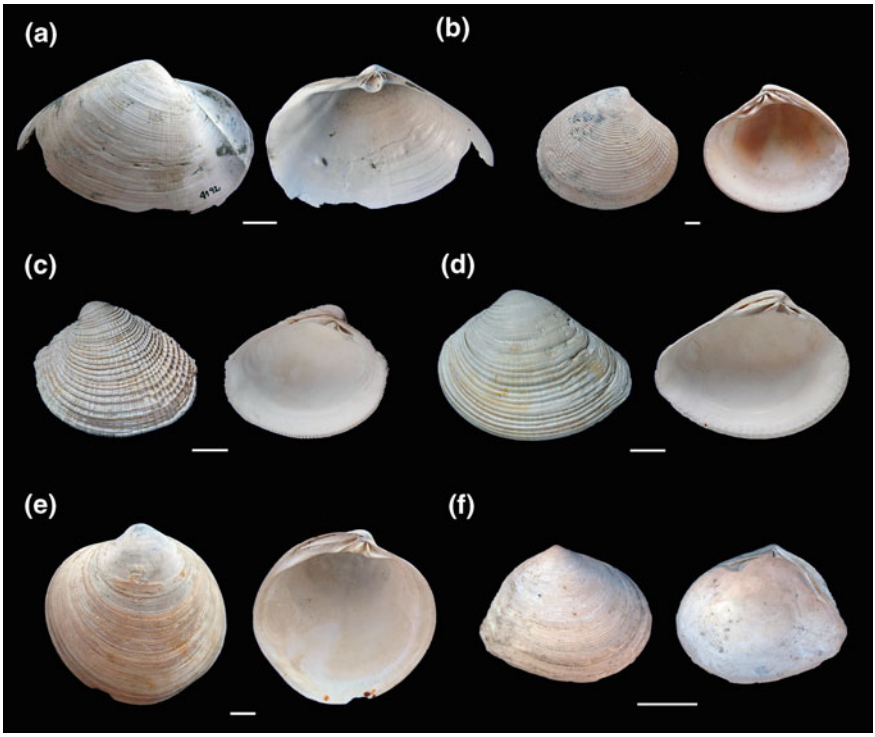


Fig. 6 Extralimital warm water bivalves from the Pleistocene assemblages from Uruguay. **a** *Anatina anatina* (FCDPI 4192); **b** *Gouldia cerina* (FCDPI 4220); **c** *Chione subrostrata* (FCDPI 4206); **d** *Anomalocardia brasiliana* (FCDPI 4205); **e** *Cyclinella tenuis* (FCDPI 4221); **f** *Merisca martinicensis* (FCDPI 4717);. Scale bar: **a** 10 mm; **b** 1 mm; **c**–**f** 5 mm

8 Discussion

Several lines of evidence must be considered in order to assign the Uruguayan Late Pleistocene fossil assemblages either to MIS 3 or MIS 5. These lines are: (a) the numerical ages obtained for the deposits, (b) sea level and deposit elevation above mean sea level, (c) the environmental conditions inferred from the identified fossils.

(a) Numerical ages

The standard radiocarbon ages obtained for the three Pleistocene fossil assemblages fall within the scope of MIS 3. These ages were considered by Martínez et al. (2001) and Rojas (2007) as minimum ages. Due to the warmer water affinities of the molluscan fauna, these authors considered that the real age of the assemblages would fall within MIS 5e. In relation to the ages reported by Martínez et al. (2001), Tonni et al. (2010) argued that the ages reported for the Puerto de Nueva Palmira and the La Coronilla deposits were finite ages and statistically distinguishable from the dating limit of the radiocarbon dating method. Thus, Tonni et al. (2010) based

their opinion only on the numerical ages, but not taking into account the paleoecological information, and considered that the Uruguayan Pleistocene deposits are representative of the final period of MIS 3.

However, the OSL ages recently obtained for the Puerto de Nueva Palmira and Zagarzazú localities are significantly older compared to those obtained by ^{14}C, falling within MIS 5a. The OSL ages, obtained from coastal deposits elsewhere, have shown to be an accurate dating method (e.g., Mallinson et al. 2008; Simms et al. 2009; Suguio et al. 2011) that indicates the time lapse occurred since the last exposure of quartz sand to sunlight. In fact, for instance, Simms et al. (2009) assigned on the basis of OSL dating to MIS 5a deposits from the northwestern Gulf of Mexico which had previously radiocarbon dated as of MIS 3.

(b) Sea level and deposits elevation

During the Late Pleistocene, sea level above or at its present position has been widely recognized for MIS 5e up to approximately 9 m a.s.l. (e.g., Stirling et al. 1998; McCulloch and Esat 2000; Shackleton 2000; Murray-Wallace 2002; Waelbroeck et al. 2002; Hearty et al. 2007; Schellmann and Radtke 2004; Siddall et al. 2007; Alley et al. 2010; Muhs et al. 2011; Dutton and Lambeck 2012). Coastal deposits of this substage usually crop out several meters above present sea level.

Regarding the MIS 5a substage, considerable controversy exists about the position of sea level in that moment. The estimates for eustatic sea level altitude range approximately from +3 (or even +6 and +10) to −30 m, relative to modern sea level (Ludwig et al. 1996; Muhs et al. 2002; Potter and Lambeck 2003; Potter et al. 2004; Wehmiller et al. 2004; Dorale et al. 2010; Abad et al. 2013; Medina-Elizalde 2013). The elevation of the MIS 5a deposits is very variable depending on the studied sites and their tectonic setting (see Coyne et al. 2007, and references therein). Although they often represent submerged outcrops, for example, Muhs et al. (2002) and Wehmiller et al. (2004) report MIS 5e and 5a deposits at similar low elevations.

There is a certain consensus that MIS 3 interestadial sea level was well below its present position, with estimates from approximately −80 to −20 m (Yokoyama et al. 2001; Murray-Wallace 2002; Siddall et al. 2003, 2008). The elevation of MIS 3 deposits around the world is variable, but they are mostly found below present sea level although they have been also reported up to 8 m a.s.l. (see Hodgson et al. 2009).

Considering the sea level scenarios throughout the Late Pleistocene and taking into account that the studied deposits are considered to be in a mostly tectonically stable area, the Pleistocene assemblages from Uruguay are likely to have been deposited during a sea level stand higher than the present one, such as the inferred for MIS 5. Regarding the height of the Uruguayan deposits, the La Coronilla and Zagarzazú deposits are located at about 0.5–1 m a.s.l., whereas the Puerto de Nueva Palmira site is placed about 12–13 m a.s.l. (Martínez et al. 2001; Rojas 2007). These elevation differences are notorious and deserve an explanation, especially considering that the Puerto de Nueva Palmira and Zagarzazú deposits are separated by only about 12 km.

Taphonomy and biological indicators suggest that the Zagarzazú assemblage was deposited in shallow waters protected from waves and probably close to the coastline, due to the presence of the *Thalassinoides–Ophiomorpha* association (see Verde 2003). The Puerto de Nueva Palmira assemblage reflects the deposition during high energy events that could represent accumulation in the more proximal foreshore. Thus, the water table could have been thicker in Zagarzazú and thinner in Puerto de Nueva Palmira deposit, explaining at least in part the height difference between both deposits. Like the Zagarzazú assemblage, the La Coronilla one is also inferred to have been deposited in a shallower water environment protected from waves. Thus the coastline at that time would have been situated inland, possibly reducing the elevation difference of the deposits. However, even considering the depth of deposition, the Puerto de Nueva Palmira assemblage is placed at an important altitude. Although there is still no published reference to neotectonics in the Uruguayan coast, Martínez et al. (2001) considered likely that neotectonics had resulted in a local uplift of the Puerto de Nueva Palmira deposit, which remains to be proved. Another possibility to take into account is that the Uruguayan Pleistocene deposits have different ages, as suggested by the available datings. Consequently, they may have been deposited during different sea-level position scenarios. For instance, the Puerto de Nueva Palmira assemblage could have been deposited during MIS 5e and the Zagarzazú deposit during MIS 5a.

(c) Paleoenvironmental inferences from the molluscan assemblages

Another line of evidence that should be considered in order to infer the most probable age of the Late Pleistocene invertebrate assemblages from Uruguay is the paleoenvironmental information provided by the fauna. As it has been mentioned above, only one species (*S. lessoni*) recorded in the Puerto de Nueva Palmira assemblage is considered to be a cold water taxon, which currently lives in rocky shores of the Uruguayan coast (e.g., Scarabino et al. 2006a; Brazeiro et al. 2006). However, the Late Pleistocene assemblages include 17 extralimital warm water molluscan taxa that currently do not reach the Uruguayan coast (Fig. 7). These molluscs represent 20 % of the taxa recorded providing a strong environmental signal. The former presence of these taxa in the Uruguayan coast points to the existence of higher temperatures than present (Martínez et al. 2001; Rojas 2007; Rojas and Urteaga 2011). The majority of the warm water molluscs recorded has their southernmost distribution boundary in Santa Catarina, Brazil. Thus, it can be inferred that the temperature regime of the Uruguayan coast when these assemblages lived could have been similar to those found today in that region of the Brazilian coast. Considering the Late Pleistocene period, the only time interval in which similar or higher temperatures than present are inferred is the substage MIS 5e. For example, taking into account Southern Hemisphere data, temperatures about 3 °C (Petit et al. 1999) or +4 to +5 °C higher than present were reconstructed from Antarctic ice cores (EPICA 2006; Jouzel et al. 2007). Bianchi and Gersonde (2002) and Cortese and Abelmann (2002) inferred +2 to +3 °C higher than present temperatures based on diatoms and radiolarians from marine sediment records in the Atlantic sector of the Southern Ocean. Also, a global dataset of ice, marine, and

terrestrial sequences suggests that global temperatures were on average 1.5 °C higher than today, also showing a strong latitudinal temperature gradient with greater warming at higher latitudes (Turney and Jones 2010).

Additionally, MIS 5e fossil assemblages worldwide commonly record extralimital warm water species. This is the case for Pacific and western Atlantic islands like Hawaii and Bermuda but also around North America and Greenland (see Muhs et al. 2002), for Mediterranean and eastern Atlantic islands assemblages (e.g., Zazo et al. 2003, 2013; Garilli 2011; Montesinos et al. 2014). Most studies considering shifting geographic ranges of species invoke weaker cold currents and stronger warm currents to explain biogeographic changes shown by calid water taxa during the warmer MIS 5e (e.g., Muhs et al. 2002, among others). Similarly, a stronger and southward reaching warm Brazilian Current has been invoked to explain the presence of warm water molluscs in the Late Pleistocene deposits from Uruguay (Martínez et al. 2001; Rojas 2007). Also, the same mechanism has been proposed for the finding of northward displaced species in Holocene Argentinean assemblages, especially those from the province of Buenos Aires (Aguirre 1991, 1993; Aguirre and Farinati 2000; Aguirre et al. 2005).

The environmental and paleobiogeographical information derived from the Late Pleistocene fossil assemblages from Uruguay fits in the environmental scenario reconstructed for MIS 5e from multiple lines of evidence. However, some issues remain to be considered. For example, the La Coronilla assemblage contains 12 extralimital warm water molluscan taxa, whereas the Puerto de Nueva Palmira records six taxa and the Zagarzazú assemblage records three taxa. As it was explained before, different depositional conditions are inferred for these three assemblages. Thus, taphonomic processes may have played a role in the preservation potential of the fauna. Another variable that must be considered is salinity. The La Coronilla assemblage is located in the Atlantic sector of the Uruguayan coast; thus, fully marine conditions are to be expected. However, the Puerto de Nueva Palmira and Zagarzazú deposits are in the western coast of Uruguay, where freshwater environments develop today. Although the salinity requirements of the taxa recorded in these assemblages suggest higher salinities in that area, a western freshwater discharge was supposed to be already working then (e.g., Potter 1998; Iriondo 2004; Veroslavsky and Ubilla 2007), lowering salinity to some extent. Thus, this difference with the La Coronilla assemblage may be playing a role in the lower species richness of the western deposits. There is still another possibility to consider. Maybe the three assemblages are not coetaneous, as suggested by the available OSL ages, implying deposition under rather different environmental conditions. Meanwhile the warmer water character of the La Coronilla fossil assemblage probably represents a MIS 5e deposit, the Puerto de Nueva Palmira, and Zagarzazú assemblages may be likely representing the occurrence of MIS 5a deposits.

Globally, there are fewer coastal records comprising MIS 5a and as mentioned above, there is conflicting evidence about the sea-level position and temperature regimes of this substage relative to the present conditions. Some studies of tectonically stable areas from the Northern Hemisphere suggest that sea level during

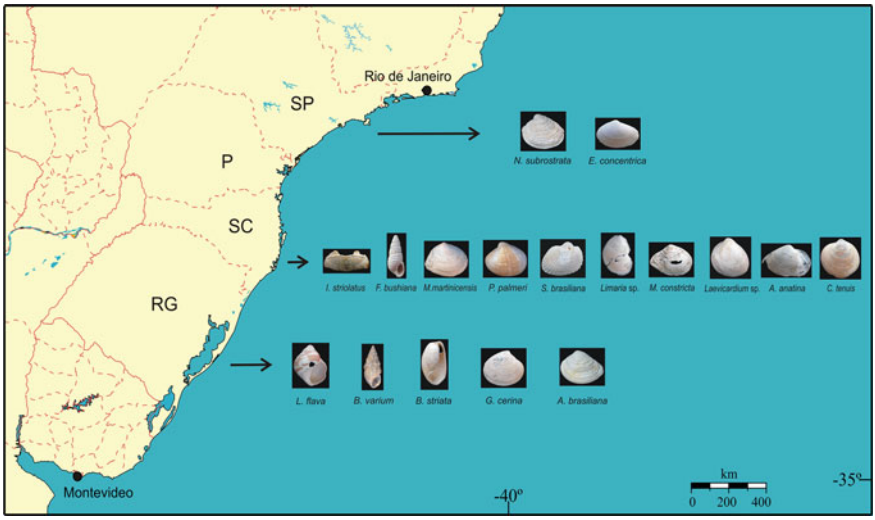


Fig. 7 Current southernmost limit of geographic distribution of the extralimital warm water molluscs found in the Late Pleistocene assemblages from Uruguay. *RG* Rio Grande do Sul; *SC* Santa Catarina; *P* Parana; *SP* São Paulo. Biogeographic data were taken from Ríos (1994, 2009), Scarabino and Zaffaroni (2004), Amaral et al. (2006), Pimenta et al. (2009), Rosenberg (2009)

MIS 5a was above the present one, with temperature regimes similar to present conditions explained by the increased melting of ice sheets (e.g., Ludwig et al. 1996; Muhs et al. 2002; Dorale et al. 2010). Some studies of pollen and diatoms from Baffin Island, Canada, show that climate was warmer than the Holocene around 80 ka B.P., implying the almost complete deglaciation of the Laurentide ice sheet (Miller et al. 1999). Regarding the Southern Hemisphere data, controversies are recorded by pollen and beetles (e.g., Burge and Shulmeister 2007; Fletcher and Thomas 2010) from Tasmania and New Zealand.

Considering the OSL ages obtained for Puerto de Nueva Palmira and Zagarzazú deposits and the fact that they record less extralimital warm water molluscs than the fossil assemblage of La Coronilla, these western assemblages could represent deposits of the less understood MIS 5a substage.

Ongoing research on the Late Pleistocene deposits from Uruguay suggests that the knowledge of the molluscan composition of the assemblages can be improved and richness seems to be higher than that reported by previous studies (Martínez et al. 2001; Rojas 2007; Martínez et al. 2013). Along with the paleoecological interpretations, new geochronological data including AMS and other dating methods such as U/Th are needed to achieve a higher resolution in the timing of the environmental and faunal changes occurred in the Uruguayan coast during the last thousand years.

9 Conclusions

Uruguay has three undoubtedly Late Pleistocene localities with marine fossiliferous deposits; the western Puerto de Nueva Palmira, Zagarzazú assemblages and the eastern La Coronilla assemblage. Conflicting ages were obtained from different dating methods. Whereas standard radiocarbon ages are related to MIS 3, OSL datings from the western deposits are older and related to MIS 5a. The paleoecological and biogeographical analyses of the abundant molluscan fauna point to a higher than present water temperature for the Uruguayan coast, due to the presence of a significant number of extralimital warm water taxa. These taxa that currently live in Brazilian waters are well represented in the La Coronilla assemblage and have a lesser representation in the Puerto de Nueva Palmira and Zagarzazú assemblages. Higher temperatures than present and widespread biogeographic changes of marine fauna have been widely recognized for MIS 5e (Last Interglacial) assemblages. Thus, all available evidence suggest that the Late Pleistocene assemblages from Uruguay were deposited during MIS 5, thus the radiocarbon dating indicating MIS 3 times should be considered as minimum ages. The La Coronilla assemblage most likely represents a MIS 5e assemblage, meanwhile Puerto de Nueva Palmira and Zagarzazú deposits could have been originated during the MIS 5a substage, as suggested by the available OSL ages and the lower representation of extralimital northern molluscs.

Acknowledgments We acknowledge the invitation by Eduardo P. Tonni and Jorge Rabassa to attend the "Simposio multidisciplinario, El estadio isotópico 3 en Argentina y el sur de América del Sur: 60.000 a 25.000 años atrás", at La Plata, Argentina, from which this publication has derived. Germán M. Gasparini kindly helped with editorial issues. We thank Fabrizio Scarabino for providing samples of the La Coronilla assemblage. Juan Carlos Zaffaroni and Alexandre Dias Pimenta helped with micromollusc determinations. Mariano Verde assisted during the fieldwork and Mariana Demicheli aided in the preparation of samples and picking of specimens. Martín Ubilla helped during OSL sampling and provided useful bibliography. We also thank the personnel at Museo Lucas Rosselli and Administración Nacional de Puertos (ANP) of Nueva Palmira for allowing the access to the Puerto de Nueva Palmira deposit. This is a contribution to "Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas" (PEDECIBA-Biología), Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC), and Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII/FCE2007_034 and ANII/FCE2007_058) for providing funding for this research.

Appendix: Data of the OSL ages obtained for Puerto de Nueva Palmira and Zagarzazú

Sample code	Lab number	Equivalent dose (Grays)[a]	U (ppm)[b]	Th (ppm)[b]	K_2O (%)[b]	H_2O (%)[c]	Cosmic dose (mGrays/year)[d]	Total dose (mGrays/year)	OSL age (year)[e]
PNPLO1	UIC2632	73.58 ± 4.78	0.6 ± 0.1	1.5 ± 0.1	0.64 ± 0.01	10 ± 3	0.016 ± 0.002	0.91 ± 0.04	80,680 ± 5,500
ZZZLO1	UIC2633	124.53 ± 8.16	0.7 ± 0.1	2.1 ± 0.1	1.34 ± 0.01	20 ± 5	0.016 ± 0.002	1.41 ± 0.06	88,355 ± 7,070

[a]Equivalent dose determined by the multiple aliquot regenerative dose method under blue (470 nm) excitation (Jain et al. 2003). Blue emissions are measured with 3-mm-thick Schott BG-39 and one, 3-mm-thick Corning 7–59 glass filters that blocks >90 % luminescence emitted below 390 nm and above 490 nm in front of the photomultiplier tube. The coarse-grained (150–250 μm) quartz fraction is analyzed

[b]U ,Th, and K20 determined by ICP-MS at Activation Laboratory Ltd., Ontario

[c]Average water content estimated from particle size characteristics assuming periodic wetting in the vadose zone

[d]Cosmic dose rate component from Prescott and Hutton (1994) based on latitude, longitude, elevation, and burial depth of samples

[e]All errors are at one sigma and ages are calculated from AD 2010. Analyses preformed by Luminescence Dating Research Laboratory, Dept. of Earth & Environmental Sciences, Univ. of Illinois-Chicago

References

Abad M, Rodríguez-Vidal J, Aboumaria K, Zaghloul MN, Cáceres LM, Ruiz F, Martínez-Aguirre A, Izquierdo T, Chamorro S (2013) Evidence of MIS 5 sea-level highstands in Gebel Mousa coast (Strait of Gibraltar, North of Africa). Geomorph 182:133–146

Acha EM, Mianzan H, Guerrero R, Carreto J, Giberto D, Montoya N, Carignan M (2008) An overview of physical and ecological processes in the Rio de la Plata. Est Cont Shelf Res 28:1579–1588

Aguirre ML (1991) Holocene macrobenthic molluscan associations from northeastern Buenos Aires Province, Argentina. Quat South Am Antarct Peninsula 7:161–195

Aguirre ML (1993) Palaeobiogeography of the Holocene molluscan fauna from northeastern Buenos Aires Province, Argentina: its relation to coastal evolution and sea level changes. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 102:1–26

Aguirre ML (2003) Late Pleistocene and Holocene palaeoenvironments in Golfo San Jorge, Patagonia: molluscan evidence. Mar Geol 194:3–30

Aguirre ML, Farinati EA (2000) Moluscos del Cuaternario marino de la Argentina. Bol Acad Nac Cienc Córdoba 64:235–333

Aguirre M, Whatley RC (1995) Late quaternary marginal marine deposits and palaeoenvironments from northeastern Buenos Aires Province, Argentina: a review. Quat Sci Rev 14:223–254

Aguirre ML, Donato M, Richiano S, Farinati EA (2011) Pleistocene and Holocene interglacial molluscan assemblages from Patagonia and Bonaerensian littoral (Argentina, SW Atlantic): palaeobiodiversity and palaeobiogeography. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 308:277–292

Aguirre ML, Negro Sirch Y, Richiano S (2005) Late Quaternary molluscan assemblages from the coastal area of Bahía Bustamante (Patagonia, Argentina): paleoecology and paleoenvironments. J South Am Earth Sci 20:13–32

Alley RB, Andrews JT, Brigham-Grette J, Clarke GKC, Cuffey KM, Fitzpatrick JJ, Funder S, Marshall SJ, Miller GH, Mitrovica JX, Muhs DR, Otto-Bliesner BL, Polyak L, White JWC (2010) History of the Greenland Ice Sheet: paleoclimatic insights. Quat Sci Rev 29:1728–1756

Amano K (1994) An attempt to estimate the surface temperature of the Japan Sea in the Early Pleistocene by using a molluscan assemblage. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 108:369–378

Amaral ACZ, Rizzo AE, Arruda EP (2006) Manual de identificação dos invertebrados marinhos da Região Sudeste-Sul do Brasil, vol 1. Edusp, Sao Paulo

Ávila SP, Madeira P, Zazo C, Kroh A, Kirby M, Marques da Silva C, Cachão M, de Frias Martins AM (2009) Palaeoecology of the Pleistocene (MIS 5.5) outcrops of Santa Maria Island (Azores) in a complex oceanic tectonic setting. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 274:18–31

Barker S, Diz P, Vautravers MJ, Pike J, Knorr G, Hall IR, Broecker WS (2009) Interhemispheric Atlantic seesaw response during the last deglaciation. Nature 457:1097–1102

Berkman PA, Andrews JT, Bjorck S, Colhoun EA, Emslie SD, Goodwin ID, Hall BL, Hart CP, Hirakawa K, Igarashi A, Ingolfsson O, Lopez-Martinez J, Lyons WB, Mabin MCG, Quilty PG, Taviani M, Yoshida Y (1998) Circum-Antarctic coastal environmental shifts during the Late Quaternary reflected by emerged marine deposits. Ant Sci 10(3):345–362

Bianchi C, Gersonde R (2002) The Southern Ocean surface between Marine Isotope Stages 6 and 5d: shape and timing of climate changes. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 187:151–177

Bossi J (1966) Geología del Uruguay. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

Bossi J, Ferrando LA, Fernández N, Elizalde G, Morales H, Ledesma JJ, Carballo E, Medina E, Ford I, Montaña JR (1975) Carta Geológica del Uruguay. Escala 1:1.000.000. Dirección de Suelos y Fertilizantes, Ministerio de Agricultura y Pesca, Montevideo

Bracco R, Ures C (1998) Las variaciones del nivel del mar y el desarrollo de las culturas prehistóricas en el Uruguay. Actas Congr Uruguayo Geol 2:16–20

Brazeiro A, Borthagaray AI, Giménez L (2006) Patrones geográficos de diversidad bentónica en el litoral rocoso de Uruguay. In: Menafra R, Rodríguez L, Scarabino F, Conde D (eds) Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre, Montevideo

Briggs JC (1995) Global biogeography. Developments in palaeontology and stratigraphy, vol 14. Elsevier, Amsterdam

Buiron D, Stenni B, Chappellaz J, Landais A, Baumgartner M, Bonazza M, Capron E, Frezzotti M, Kageyama M, Lemieux-Dudon B, Masson-Delmotte V, Parrenin F, Schilt A, Selmo E, Severi M, Swingedouw D, Udisti R (2012) Regional imprints of millennial variability during the MIS 3 period around Antarctica. Quat Sci Rev 48:99–112

Burge PI, Shulmeister J (2007) An MIS 5a to MIS 4 (or early MIS 3) environmental and climatic reconstruction from the northwest South Island, New Zealand, using beetle fossils. J Quat Sci 22:501–516

Calcaterra A (1971) Algunas observaciones sobre la fauna de moluscos de la Formación Querandina (Deptos de Colonia y Soriano, Uruguay). Com Soc Malac Uruguay 3(20):79–82

Caorsi J, Goñi J (1958) Geología Uruguaya, vol 37. Boletín Instituto Geológico Uruguayo

Charó MP, Fucks EE, Gordillo S (2013) Moluscos marinos bentónicos del Cuaternario de Bahía Anegada (sur de Buenos Aires, Argentina): variaciones faunísticas en el Pleistoceno tardío y Holoceno. Rev Mex Cienc Geol 30(2):404–416

Charó MP, Gordillo S, Fucks EE, Giaconi LM (2014) Late Quaternary molluscs from the northern San Matías Gulf (Northern Patagonia, Argentina), southwestern Atlantic: faunistic changes and paleoenvironmental interpretation. Quatern Int 352:26–47

Clavijo C, Scarabino F, Rojas A, Martínez S (2005) Lista sistemática de los moluscos marinos y estuarinos del Cuaternario del Uruguay. Com Soc Malac Uruguay 9(88):381–411

Cortese G, Abelmann A (2002) Radiolarian-based paleotemperatures during the last 160 kyr at ODP Site 1089 (Southern Ocean, Atlantic Sector). Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 182:259–286

Coyne MK, Jones B, Ford D (2007) Highstands during Marine Isotope Stage 5: evidence from the Ironshore Formation of Grand Cayman. Br West Indies Quat Sci Rev 26:536–559

Crowley TJ, North GR (1991) Paleoclimatology. Oxford University Press Inc, New York

De Diego-Forbis T, Douglas R, Gorsline D, Nava-Sanchez E, Mack L, Banner J (2004) Late Pleistocene (last interglacial) terrace deposits, Bahia Coyote, Baja California Sur, Mexico. Quatern Int 120:29–40

Delaney PJC (1963) Fisiografia e geología de superficie da Planicie Costeira do Rio Grande do Sul. Dissertation, Universidade de Sao Paulo

Dorale JA, Onac BP, Fornos JJ, Gines J, Gines A, Tuccimei P, Peate DW (2010) Sea-level highstand 81,000 years ago in Mallorca. Science 327:860–863

Dutton A, Lambeck K (2012) Ice volume and sea level during the last interglacial. Science 337:216–219

Emiliani C (1955) Pleistocene temperatures. J Geol 63:538–578

EPICA Community Members (2004) Eight glacial cycles from an Antarctic ice core. Nature 429:623–628

EPICA Community Members (2006) One-to-one coupling of glacial climate variability in Greenland and Antarctica. Nature 444:195–198

Figueiras A (1962) Sobre nuevos hallazgos de moluscos subfósiles de la Transgresión Querandina. Com Soc Malac Uruguay 1(3):53–68

Fletcher MS, Thomas I (2010) A quantitative Late Quaternary temperature reconstruction from western Tasmania, Australia. Quat Sci Rev 29:2351–2361

Fontana MA (1930) Memoria de la excursión científica a Nueva Palmira: Abril de 1927. Rev Soc Am Arq 4:119–178

Forti Esteves IR (1974) Bioestratigrafia e palaeoecologia (Mollusca) do Quaternario da Planicie costeira do Rio Grande do Sul (Brasil). Annais do Congresso Brasileiro de Geologia 28:133–149

Francis JC (1975) Esquema bioestratigráfico regional de la República Oriental de Uruguay. Actas 1er Congr Arg Paleont Biostr 2:539–568

Frenguelli J (1930) Apuntes de Geología Uruguaya. Bol Inst Geol Perf 11:1–47
Garilli V (2011) Mediterranean quaternary interglacial molluscan assemblages: palaeobiogeographical and palaeoceanographical responses to climate change. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 312:98–114
Giberto DA, Bremeca CS, Acha EM, Mianzan H (2004) Large-scale spatial patterns of benthic assemblages in the SW Atlantic: the Río de la Plata estuary and adjacent shelf waters. Est Coast Shelf Sci 61:1–13
Giménez L, Borthagaray AI, Rodríguez M, Brazeiro A, Dimitriadis C (2005) Scale-dependent patterns of macrofaunal distribution in soft-sediment intertidal habitats along a large-scale estuarine gradient. Helgol Mar Res 59:224–236
Goñi JC, Hoffstetter R (1964) Uruguay. Lexique stratigraphique. international, 5 Amerique Latine, 9a. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris
Gordillo S, Isla FI (2011) Faunistic changes between the Middle/Late Pleistocene and the Holocene on the Atlantic coast of Tierra del Fuego: molluscan evidence. Quat Int 233:101–112
Goso H (1972) Cuaternario. Technical report, Programa de Estudio y Levantamiento de Suelos, Ministerio de Ganadería y Agricultura, Montevideo
Guerrero RA, Acha EM, Framiñan MB, Lasta CA (1997) Physical oceanography of the Río de la Plata Estuary, Argentina. Cont Shelf Res 17(7):727–742
Hearty PJ, Hollin JT, Neumann AC, O'Leary MJ, McCulloch M (2007) Global sea-level fluctuations during the Last Interglaciation (MIS 5e). Quat Sci Revs 26:2090–2112
Hodgson DA, Verleyen E, Vyverman W, Sabbe K, Leng MJ, Pickering MD, Keely BJ (2009) A geological constraint on relative sea level in Marine Isotope Stage 3 in the Larsemann Hills, Lambert Glacier region, East Antarctica (31366–33228 cal yr BP). Quat Sci Rev 28:2689–2696
Huber C, Leuenberger M, Spahni R, Flückiger J, Schwander J, Stocker TF, Johnsen S, Landais A, Jouzel J (2006) Isotope calibrated Greenland temperature record over Marine Isotope Stage 3 and its relation to CH_4. Earth Planet Sci Lett 243:504–519
Iriondo M (2004) The littoral complex at the Paraná River mouth. Quat Int 114:143–154
Isla FI, Rutter NW, Schnack EJ, Zarate MA (2000) La transgresión Belgranense en Buenos Aires. Una revisión a cien años de su definición. Rev Cuaternario Cienc Ambientales 4:3–14
Jain M, Bøtter-Jensen L, Singhvi AK (2003) Dose evaluation using multiple-aliquot quartz OSL: test of methods and a new protocol for improved accuracy and precision. Radiat Meas 37 (1):67–80
Jouzel J, Masson-Delmotte V, Cattani O, Dreyfus G, Falourd S, Hoffmann G, Minster B, Nouet J, Barnola JM, Chappellaz J, Fischer H, Gallet JC, Johnsen S, Leuenberger M, Loulergue L, Luethi D, Oerter H, Parrenin F, Raisbeck G, Raynaud D, Schilt A, Schwander J, Selmo E, Souchez R, Spahni R, Stauffer B, Steffensen JP, Stenni B, Stocker TF, Tison JL, Werner M, Wolff EW (2007) Orbital and millennial Antarctic climate variability over the past 800,000 years. Science 317:793–796
Kitamura A, Ubukata T (2003) The sequence of local recolonization of warm-water marine molluscan species during a deglacial warming climate phase: a case study from the early Pleistocene of the Sea of Japan. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 199:83–94
Kraglievich L (1928) Apuntes sobre la Geología y Paleontología de la República Oriental del Uruguay. Rev Am Arq 2:5–61
Kraglievich L (1932) Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. Anales Mus Hist Nat Montvideo 2(3):257–320
Long J, Stoy P (2013) Quantifying the periodicity of Heinrich and Dansgaard-Oeschger events during Marine Oxygen Isotope Stage 3. Quat Res 79:413–423
Lopes RP, Simone LRL (2012) New fossil records of Pleistocene marine mollusks in southern Brazil. Rev Bras Paleontol 15(1):49–56
Lopes RP, Simone LRL, Dillenburg SR, Schultz CL, Pereira JC (2013) A Middle Pleistocene marine molluscan assemblage from the southern coastal plain of Rio Grande do Sul State, Brazil. Rev Bras Paleontol 16(3):343–360

Lorenzo N, Verde M (2004) Estructuras de bioerosión en moluscos marinos de la Formación Villa Soriano (Pleistoceno tardío—Holoceno) de Uruguay. Rev Bras Paleontol 7:319–328
Ludwig KR, Muhs DR, Simmons KR, Halley RB, Shinn EA (1996) Sea-level records at 80 ka from tectonically stable platforms: Florida and Bermuda. Geology 24(3):211–214
Mallinson D, Burdette K, Mahan S, Brook G (2008) Optically stimulated lumninescense age controls on late Pleistocene and Holocene coastal lithosomes, North Carolina, USA. Quat Res 69:97–109
Martínez S (1988) Moluscos fósiles holocenos de la margen occidental de la Laguna Merín (Formación Villa Soriano, Uruguay). Com Soc Malacol Uruguay 6:409–418
Martínez S (1990) Taphonomy and Palaeoecology of Holocene mollusks from the western margin of the Merin Lagoon (Villa Soriano Fm., Uruguay). Quat South Am Antarct Peninsula 7:121–135
Martínez S, Ubilla M (2004) El Cuaternario de Uruguay. In: Veroslavsky G, Ubilla M, Martínez S (eds) Cuencas sedimentarias de Uruguay: Geología, palaeontología y recursos naturales, Cenozoico. DIRAC, Montevideo
Martínez S, del Río CJ (2002) Late Miocene molluscs from the Southwestern Atlantic Ocean (Argentina and Uruguay): a palaeobiogeographic analysis. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 188:167–187
Martínez S, del Río C, Rojas A (2013) Biogeography of the quaternary molluscs of the Southwestern Atlantic Ocean. Springer Briefs in Earth System Sciences, South America and the southern hemisphere
Martínez S, Rojas A, Ubilla M, Verde M, Perea D, Piñeiro G (2006) Molluscan assemblages from the marine Holocene of Uruguay: composition, geochronology, and paleoenvironmental signals. Amegh 43(2):385–397
Martínez S, Ubilla M, Verde M, Perea D, Rojas A, Guérèquiz R, Piñeiro G (2001) Paleoecology and geochronology of Uruguayan coastal marine Pleistocene deposits. Quat Res 55:246–254
Masello A, Menafra R (1998) Comunidades macrobentónicas de la zona costera uruguaya y áreas adyacentes. In: Wells PG, Daborn GR (Eds) El Río de la Plata—Una revisión ambiental. Un informe del Proyecto ECOPLATA. Dalhousie University, Halifax
McCulloch MT, Esat T (2000) The coral record of last interglacial sea levels and sea surface temperatures. Chem Geol 169:107–129
Medina-Elizalde M (2013) A global compilation of coral sea-level benchmarks: implications and new challenges. Earth Planet Sci Lett 362:310–318
Mianzan H, Lasta C, Acha M, Guerrero R, Macchi G, Bremen C (2001) The Río de la Plata Estuary, Argentina-Uruguay. In: Seeliger U, Kjerfve B (eds) Coastal marine ecosystems of Latin America. Springer-Verlag, Berlin
Miller GH, Mode WN, Wolfe AP, Sauer PE, Bennike O, Forman SL, Short SK, Staford TW Jr (1999) Stratifed interglacial lacustrine sediments from Baffin Island, Arctic Canada: chronology and paleoenvironmental implications. Quat Sci Rev 18:789–810
Möller OO Jr, Piola AR, Freitas AC, Campos EJD (2008) The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. Cont Shelf Res 28:1607–1624
Montesinos M, Ramos AJG, Lomoschitz A, Coca J, Redondo A, Betancort JF, Meco J (2014) Extralimital Senegalese species during Marine Isotope Stages 5.5 and 11in the Canary Islands (29° N): Sea surface temperature estimates. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 410:153–163
Muhs DR, Simmons KR, Randall Schumann R, Halley RB (2011) Sea-level history of the past two interglacial periods: new evidence from U-series dating of reef corals from south Florida. Quat Sci Rev 30:570–590
Muhs DR, Simmons KR, Steinke B (2002) Timing and warmth of the Last Interglacial period: new U-series evidence from Hawaii and Bermuda and a new fossil compilation for North America. Quat Sci Revs 21:1355–1383
Murray-Wallace CV (2002) Pleistocene coastal stratigraphy, sea-level highstands and neotectonism of the southern Australian passive continental margin—a review. J Quat Sci 17(5–6): 469–489
Murray-Wallace CV, Belperio AP (1991) The last interglacial shoreline in Australia—a review. Quat Sci Rev 10(5):441–461

Murray-Wallace CV, Beu AG, Kendrick GW, Brown LJ, Belperio AP, Sherwood JE (2000) Palaeoclimatic implications of the occurrence of the arcoid bivalve *Anadara trapezia* (Deshayes) in the Quaternary of Australasia. Quat Sci Rev 19(6):559–590

Nagy GJ, Severov DN, Pshennikov VA, De los Santos M, Lagomarsino JJ, Sans K, Morozov EG (2008) Rio de la Plata estuarine system: relationship between river flow and frontal variability. Adv Space Res 41:1876–1881

Navarro R (1990) A brief review on the knowledge on the Quaternary of the Southern and Southeastern Coast of Uruguay. Quat South Am Antarct Peninsula 7:107–117

Nielsen JK, Hanken N-M, Nielsen JK, Hansen KS (2006) Biostratigraphy and palaeoecology of the marine Pleistocene of Rhodes, Greece: Scleractinia, Serpulidae, Mollusca and Brachiopoda. Bull Geosci 81(3):173–196

North Greenland Ice Core Project Members (2004) High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. Nature 431:147–151

Odebrecht C, Castello JP (2001) The convergence ecosystem in the Southwest Atlantic. In: Seeliger U, Kjerfve B (eds) Coastal marine ecosystems of Latin America. Springer, Berlin

Olson DB, Podestá GP, Evans RH, Brown OB (1988) Temporal variations in the separation of Brazil and Malvinas Currents. Deep Sea Res 35(12):1971–1990

Orombelli G, Maggi V, Delmonte B (2010) Quaternary stratigraphy and ice cores. Quat Int 219:55–65

Ortlieb L, Devries T, Diaz A (1990) Ocurrencia de *Chione broggi* (Pilsbry & Olsson, 1943) (Pelecypoda) en depositos litorales cuaternarios del sur del Perú: implicaciones paleoceanográficas. Bol Soc Geol Perú 81:127–134

Petit J-R, Jouzel J, Raynaud D, Barkov NI, Barnola JM, Basile I, Bender M, Chappellaz J, Davis M, Delaygue G, Delmotte M, Kotlyakov VM, Legrand M, Lipenkov VY, Lorius C, Pepin L, Ritz C, Saltzman E, Stievenard M (1999) Climate and atmospheric history of the past 420000 years from the Vostok ice core, Antarctica. Nature 399:429–436

Pimenta AD, Absalão RS, Miyaji C (2009) A taxonomic review of the genera *Boonea*, *Chrysallida*, *Parthenina*, *Ivara*, *Fargoa*, *Mumiola*, *Odostomella* and *Trabecula* (Gastropoda, Pyramidellidae, Odostomiinae) from Brazil. Zootaxa 2049:39–66

Piola AR, Campos EJD, Möller OO Jr, Charo M, Martínez C (2000) Subtropical shelf off eastern South America. J Geophys Res 105:6565–6578

Potter E-K, Lambeck K (2003) Reconciliation of sea-level observations in the Western North Atlantic during the last glacial cycle. Earth Planet Sci Lett 217:171–181

Potter E-K, Esat TM, Schellmann G, Radtke U, Lambeck K, McCulloch MT (2004) Suborbital-period sea-level oscillations during marine isotope substages 5a and 5c. Earth Planet Sci Lett 225:191–204

Potter PE (1998) The Mesozoic and Cenozoic paleodrainage of South America: a natural history. J South Am Earth Sci 10:331–344

Powell CL II, Grant LB, Conkling SW (2004) Paleoecologic Analysis and Age of a Late Pleistocene Fossil Assemblage at a Locality in Newport Beach, Upper Newport Bay, Orange County, California. The Veliger 47(3):171–180

Preciozzi F, Spoturno J, Heinzen W, Rossi P (1988) Memoria explicativa de la Carta Geológica del Uruguay a la escala 1: 500.000. DINAMIGE, Montevideo

Prescott JR, Hutton JT (1994) Cosmic ray contributions to dose rates for luminescence and ESR dating. Radiat Meas 23:497–500

Rabassa J, Gordillo S, Ocampo C, Rivas Hurtado P (2009) The southernmost evidence for an interglacial transgression (Sangamon?) in South America. First record of upraised Pleistocene marine deposits in Isla Navarino (Beagle Channel, Southern Chile). Geol Acta 6(3):251–258

Ríos E (1994) Seashells of Brazil. Editora Fundaçao Universidade do Rio Grande, Rio Grande

Ríos E (2009) Compendium of Brazilian sea shells. Evangraf, Rio Grande

Rivadeneira MM, Carmona ER (2008) A Late Pleistocene macro-benthic assemblage in Caleta Patillos, northern Chile: paleoecological and paleobiogeographical interpretations. Rev Geol Chile 35:163–173

Rojas A (2003) Moluscos marinos cuaternarios del Balneario Zagarzazú, Departamento de Colonia, Uruguay. Pub Esp Soc Zool Uruguay 1:83
Rojas A (2007) Moluscos de aguas cálidas del Cuaternario Marino del Uruguay. Dissertation, Universidad de la República
Rojas A (2010) Primeras edades obtenidas por datación por luminiscencia (OSL) en depósitos marinos fosilíferos del Pleistoceno tardío de Uruguay. X Congr Argent Paleontol y Bioestratigr y VII Congr Lat Paleontol 1:205
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
Rojas A, Verde M, Urteaga D, Scarabino F, Martínez S (2014) The first predatory drillhole on a fossil chiton plate: an occasional prey item or an erroneous attack? Palaios 29:414–419
Roselli FL (1939) Apuntes de Geología y Paleontología uruguayas. Bol Soc Am Cs Nat "Kraglievich-Fontana" 1(2):29–102
Roselli FL (1976) Contribución al estudio de la Geo Paleontología Departamentos de Colonia y Soriano (República Oriental del Uruguay). Imprenta Cooperativa, Montevideo
Rosenberg G (2009) Malacolog 4.1.1: a database of Western Atlantic Marine Mollusca. [WWW database (version 4.1.1)]. http://www.malacolog.org/. Accessed 26 Nov 2014
Roy K, Jablonski D, Valentine JW (1995) Thermally anomalous assemblages revisited: patterns in the extraprovincial latitudinal range shifts of Pleistocene marine mollusks. Geology 23 (12):1071–1074
Scarabino F, Zaffaroni JC (2004) Estatus faunístico de veinte especies de moluscos citadas para aguas uruguayas. Com Zool Mus Nac Hist Nat Antr 13(202):1–15
Scarabino F, Zaffaroni JC, Carranza A, Clavijo C, Nin M (2006a) Gasterópodos marinos y estuarinos de la costa uruguaya: faunística, distribución, taxonomía y conservación. In: Menafra R, Rodríguez L, Scarabino F, Conde D (eds) Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre, Montevideo
Scarabino F, Zaffaroni JC, Clavijo C, Carranza A, Nin M (2006b) Bivalvos marinos y estuarinos de la costa uruguaya: faunística, distribución, taxonomía y conservación. In: Menafra R, Rodríguez L, Scarabino F, Conde D (eds) Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre, Montevideo
Scarabino V (1977) Moluscos del Golfo San Matías (Provincia de Río Negro, República Argentina). Inventario y claves para su identificación. Com Soc Malacol Uruguay 4:177–285
Schellmann G, Radtke U (2004) A revised morpho- and chronostratigraphy of the Late and Middle Pleistocene coral reef terraces on Southern Barbados (West Indies). Earth Sci Rev 64:157–187
Serra N (1943) Memoria explicativa del mapa geológico del Departamento de Colonia. Bol Inst Geol Uruguay 30
Shackleton NJ (1969) The Last Interglacial in the Marine and Terrestrial Records. Proc R Soc Lond B Biol Sci 174(1034):135–154
Shackleton NJ (2000) The 100,000 year Ice Age cycle identified and found to lag temperature, carbon dioxide, and orbital eccentricity. Science 289:1897–1902
Shackleton NJ, Sánchez Goñi MF, Pailler D, Lancelot Y (2003) Marine isotope substage 5e and the Eemian Interglacial. Global Planet Change 36:151–155
Sicardi OE (1967) La influencia de las Corrientes marinas sobre la malacofauna uruguaya. Com Soc Malacol Uruguay 2(12):49–60
Siddall M, Rohling EJ, Almogi-Labin A, Hemleben Ch, Meischner D, Schmelzer I, Smeed DA (2003) Sea-level fluctuations during the last glacial cycle. Nature 423:853–858
Siddall M, Rohling EJ, Thompson WG, Waelbroeck C (2008) Marine isotope stage 3 sea level fluctuations: data synthesis and new outlook. Rev Geophys 46:RG4003
Siddall M, Chappell J, Potter E-K (2007) Eustatic sea level during past interglacials. In: Sirocko F, Claussen M, Sanchez-Goni MF, Litt T (Eds) The climate of past interglacials. Developments in Quaternary Science Series No. 7. Elsevier, Amsterdam

Simms AR, DeWitt R, Rodríguez AB, Lambeck K, Anderson JB (2009) Revisiting marine isotope stage 3 and 5a (MIS3-5a) sea levels within the northwestern Gulf of Mexico. Global Planet Change 66:100–111

Sprechmann P (1978) The paleoecology and paleogeography of the Uruguayan coastal area during the Neogene and Quaternary. Zitt 4:3–72

Stirling CH, Esat TM, Lambeck K, McCulloch MT (1998) Timing and duration of the Last Interglacial: evidence for a restricted interval of widespread coral reef growth. Earth Planet Sci Lett 160:745–762

Suguio K, Bezerra FHR, Barreto AMF (2011) Luminescence dated Late Pleistocene wave-built terraces in northeastern Brazil. Acad Bras Cienc 83(3):907–920

Teisseire A (1927) Expedición a los departamentos de Colonia y Soriano. Rev Amigos Arqueol 1:47–61

Teisseire A (1928) Contribución al estudio de la geología y la paleontología de la República Oriental del Uruguay. Región de Colonia. Anales Univ 122(series 37):319–469

Tonni EP, Carbonari JE, Huarte RA (2010) Marine Sediments Attributed to Marine Isotope Stage 3 in the Southeastern Buenos Aires Province, Argentina. Curr Res Pleist 27:154–156

Turney CSM, Jones RT (2010) Does the Agulhas Current amplify global temperatures during super-interglacials? J Quat Sci 25(6):839–843

Urien CM (1972) Río de la Plate estuary environments. In: Nelson BW (ed) Environmental framework of coastal plain estuaries, Boulder; Geol Soc Am Mem 133:213–234

Valentine JW, Jablonski D (1993) Fossil communities: compositional variation at many time scales. In: Ricklefs RE, Schluter D (eds) Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago

Van Meerbeeck CJ, Renssen H, Roche DM (2009) How did Marine Isotope Stage 3 and Last Glacial Maximum climates differ? Perspectives from equilibrium simulations. Clim Past 5:33–51

Van Meerbeeck CJ, Renssen H, Roche DM, Wohlfarth B, Bohncke SJP, Bos JAA, Engels S, Helmens KF, Sánchez-Goñi MF, Svensson A, Vandenberghe J (2011) The nature of MIS 3 stadial e interstadial transitions in Europe: new insights from model data comparisons. Quat Sci Rev 30:3618–3637

Verde M (2003) Marine invertebrate ichnofossils from the Quaternary of Uruguay. Pub Esp Soc Zool Uruguay 1:94

Veroslavsky G, Ubilla M (2007) A "snapshot" of the evolution of the Uruguay River (Del Plata Basin): the Salto depositional sequence (Pleistocene, Uruguay, South America). Quat Sci Rev 26:2913–2923

Waelbroeck C, Labeyrie L, Michel E, Duplessy JC, McManus JF, Lambeck K, Balbon E, Labracherie M (2002) Sea-level and deep water temperature changes derived from benthic foraminifera isotopic records. Quat Sci Rev 21:295–305

Wehmiller JF, Simmons KR, Cheng H, Edwards L, Martin-McNaughton J, York LL, Krantz DE, Shen C (2004) Uranium-series coral ages from the US Atlantic Coastal Plain—The "80 ka problem" revisited. Quat Int 120:3–14

Winograd IJ, Landwehr JM, Ludwig KR, Coplen TB, Riggs AC (1997) Duration and structure of the past four interglaciations. Quat Res 48:141–154

Yokoyama Y, Esat TM, Lambeck K (2001) Coupled climate and sea-level changes deduced from Huon Peninsula coral terraces of the last ice age. Earth Planet Sci Lett 193:579–587

Zazo C, Goy JL, Dabrio CJ, Bardají T, Hillaire-Marcel C, Ghaleb B, González-Delgado JA, Soler V (2003) Pleistocene raised marine terraces of the Spanish Mediterranean and Atlantic coasts: records of coastal, sea-level highstands and climate changes. Mar Geol 194(1–2):103–133

Zazo C, Goy JL, Dabrio CJ, Lario J, González-Delgado JA, Bardají T, Hillaire-Marcel C, Cabero A, Ghaleb B, Borja F, Silva PG, Roquero E, Soler V (2013) Retracing the Quaternary history of sea-level changes in the Spanish Mediterranean-Atlantic coasts: geomorphological and sedimentological approach. Geomorphology 196:36–49

Zubakov V, Borzenkova I (1990) Global paleoclimate of the Late Cenozoic. Elsevier, New York