

REVISIÓN DEL GÉNERO *RETROTAPES* DEL RÍO (BIVALVIA: VENERIDAE) EN EL EOCENO DE LA ANTÁRTIDA



MAXIMILIANO J. ALVAREZ¹, CLAUDIA J. DEL RÍO¹ Y SERGIO A. MARENSSI²

¹Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Ángel Gallardo 470, C1405DJR Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. maxialvarez82@gmail.com; claudiajdelrio@gmail.com

²Instituto de Geociencias Básicas, Aplicadas y Ambientales (IGEBA), Universidad de Buenos Aires, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Intendente Güiraldes 2160, C1428EGA Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. smarensi@hotmail.com

Resumen. Se discute la validez del género *Retrotapes* del Río y se describen e ilustran *Retrotapes newtoni* (Wilckens), *R. antarcticus* (Sharman y Newton) y *R. robustus* (Stilwell y Zinsmeister), presentes en el Eoceno de la Península Antártica (Formación La Meseta). El rango estratigráfico de esta última especie se amplió desde el alomiembro Acantilados al alomiembro *Cucullaea* I. Los análisis morfogeométricos realizados dan a conocer la variación ontogenética de *R. antarcticus* y *R. robustus*, así como esclarecen la posición taxonómica de las mismas. El presente es el registro más antiguo de *Retrotapes*, taxón que se habría originado en el Eoceno en las regiones antárticas, desde donde se habría dispersado hacia latitudes más bajas durante el Mioceno cuando estuvo ampliamente representado en los mares patagónicos.

Palabras clave. *Retrotapes*. *Eurhomalea*. Tapetinae. Sistemática. Eoceno. Antártida.

Abstract. REVISION OF GENUS *RETROTAPES* DEL RÍO (BIVALVIA: VENERIDAE) IN THE EOCENE OF ANTARCTICA. The validity of the genus *Retrotapes* del Río is discussed and *Retrotapes newtoni* (Wilckens), *R. antarcticus* (Sharman and Newton) and *R. robustus* (Stilwell and Zinsmeister), from the Eocene strata of the Antarctic Peninsula (La Meseta Formation), are described and illustrated. The stratigraphic range of *R. robustus* is extended from the Acantilados allomember to the *Cucullaea* I allomember. The morphogeometric analysis performed, allows the recognition of ontogenetic variations of *R. antarcticus* and *R. robustus*, as well as to shed light on their taxonomic status. The present is the oldest record of *Retrotapes*, a taxon that would have originated in the Antarctic region, from where it would have dispersed northwards to lower latitudes during Miocene times when it was widely represented in the Patagonian seas.

Key words. *Retrotapes*. *Eurhomalea*. Tapetinae. Systematic. Eocene. Antarctica.

LAS tapetinas (Subfamilia Tapetinae) constituyen el grupo de veneridos más abundantes y diversos del Eoceno antártico (Formación La Meseta). *Cytherea antarctica* Sharman y Newton, 1894, se encuentra entre los primeros invertebrados fósiles del Cenozoico de la Península Antártica en ser descritos e ilustrados, e incluidos posteriormente dentro del primer estudio global de los moluscos eocenos antárticos llevado a cabo por Wilckens (1911). Sin embargo, no fue hasta la década del ochenta, cuando Zinsmeister (1984) retomó el estudio de esta fauna, y reconoció siete especies de tapetinas, cinco de las cuales incluyó en el género *Eurhomalea* Cossmann, 1920.

La revisión de los representantes de la Subfamilia Tapetinae en el continente antártico indicaría que al menos tres de estas especies deberían incluirse en el género *Retrotapes* del Río, 1997, un taxón ampliamente distribuido en Patagonia y Chile desde el Mioceno al Reciente.

Dados los resultados de estudios moleculares realizados por Mikkelsen *et al.*, (2006) y Kappner y Bieler, (2006), los que

ubicarían a la tapetina reciente *Venus lenticularis* (= *Eurhomalea lenticularis*) en la Subfamilia Chioninae, y a las dudas planteadas por Lauriat-Rage *et al.* (2002), Griffin y Nielsen (2008) y Huber (2010) sobre la validez del género *Retrotapes*, se hace necesaria la discusión sobre la vigencia del mismo así como la de su pertenencia a la Subfamilia Tapetinae.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron 75 valvas depositadas en el Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, División de Paleoinvertebrados, Buenos Aires, Argentina (**MACN-Pi**), en el United States National Museum, Washington D.C., Estados Unidos de América (**USNM**), Naturhistoriska Riksmuseet, Estocolmo, Suecia (**Mo**) y en la "Tate Collection" del South Australian Museum (**T**) (Tab. 1).

Todos los ejemplares de las especies descritas en este trabajo fueron medidos (Tab. 2) con un calibre analógico, alineando las marcas de los músculos aductores en posición

horizontal. El espesor de cada valva fue tomado desde el centro de la región ventral hacia la parte media de la misma. Es necesario remarcar que si bien hay diferencias notables de tamaño entre los ejemplares medidos, el conteo de las líneas de crecimiento permite asegurar que todos son ejemplares adultos o adultos jóvenes de más de ocho años. Es preciso remarcar que la madurez sexual en venéridos se produce en general a temprana edad, y aplicando el principio de actualismo, una de las especies actuales del género *Retrotapes*, *R. exalbidus* alcanza la madurez sexual a los cuatro años de vida (Morriconi *et al.*, 2002). En el caso de los ejemplares gerontes algunos superan los 30 años de edad.

Procedencia geográfica y estratigráfica

El material estudiado procede de numerosas localidades de la Formación La Meseta (Eoceno) aflorante en la Isla Marambio, península Antártica y fueron colectados en los alomiembros Acanilados, Campamento y *Cucullaea* I (Figs. 1–2; Tab. 1).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Familia VENERIDAE Rafinesque, 1815

Subfamilia TAPETINAE Gray, 1851

Género *Retrotapes* del Río, 1997

Especie tipo. *Retrotapes ninfasiensis* del Río, 1997, de la Formación Puerto Madryn, Mioceno tardío, por designación original.

Distribución estratigráfica. Eoceno–Reciente.

Distribución geográfica. *R. antarcticus* (Sharman y Newton, 1894), *R. newtoni* (Wilckens, 1911) y *R. robustus* (Stilwell y Zinsmeister, 1992), Formación La Meseta (Eoceno, Antártida); *R. scutatus* (Ihering, 1907), Formación San Julián, (Eoceno tardío, Santa Cruz); *R. fuegoensis* del Río, 1997, Formación Carmen Silva (Mioceno temprano, Isla Grande de Tierra del Fuego); *R. striatolamellatus* (Ihering, 1897), Formaciones Centinela y Monte León, (Mioceno temprano, Santa Cruz); *R. navidadis* (Philippi, 1887), Formación Navidad (Mioceno temprano, Chile); *R. rouaultii* (Hupé, 1854), Cucao (Mioceno temprano, Chile); *R. andrillorum* Beu y Ta-

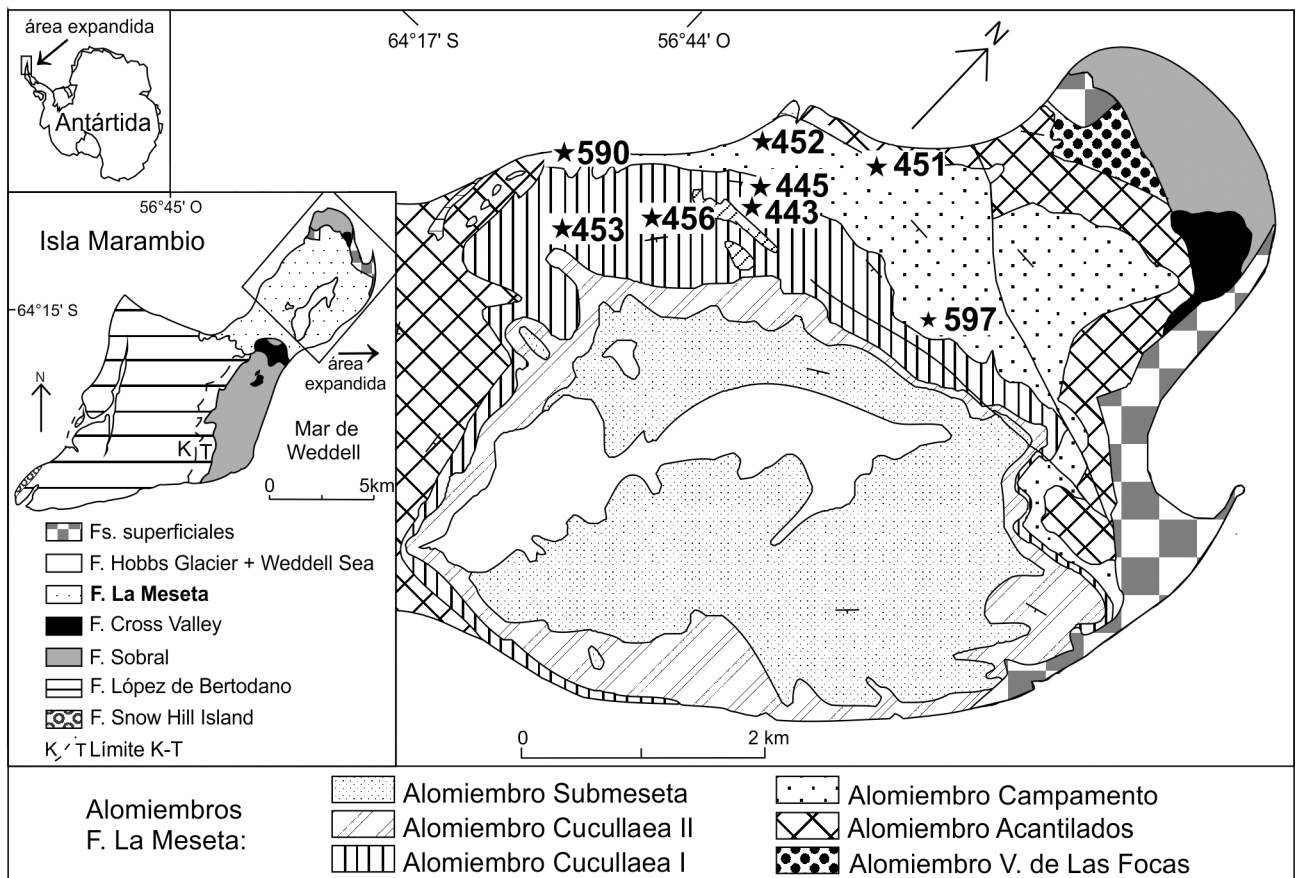


Figura 1. Unidades litoestratigráficas aflorantes en la Isla Marambio (tomado de Marenssi, 2006) y ubicación de las localidades fosilíferas mencionadas en el texto (según Stilwell y Zinsmeister, 1992).

viani, 2013, McMurdo Sound (Mioceno temprano, Antártida); *R. fuenzalidae* (Philippi, 1887), Formación La Cueva (Plioceno, Chile); *R. hanetianus* (d'Orbigny, 1842), Forma-

ciones Coquimbo y Horcón (Plioceno, Chile); *R. exalbidus* (Dillwyn, 1817) (Reciente, desde la Isla de Chiloé, 42°S (Chile), en el Océano Pacífico Oriental, hasta Rio Grande do

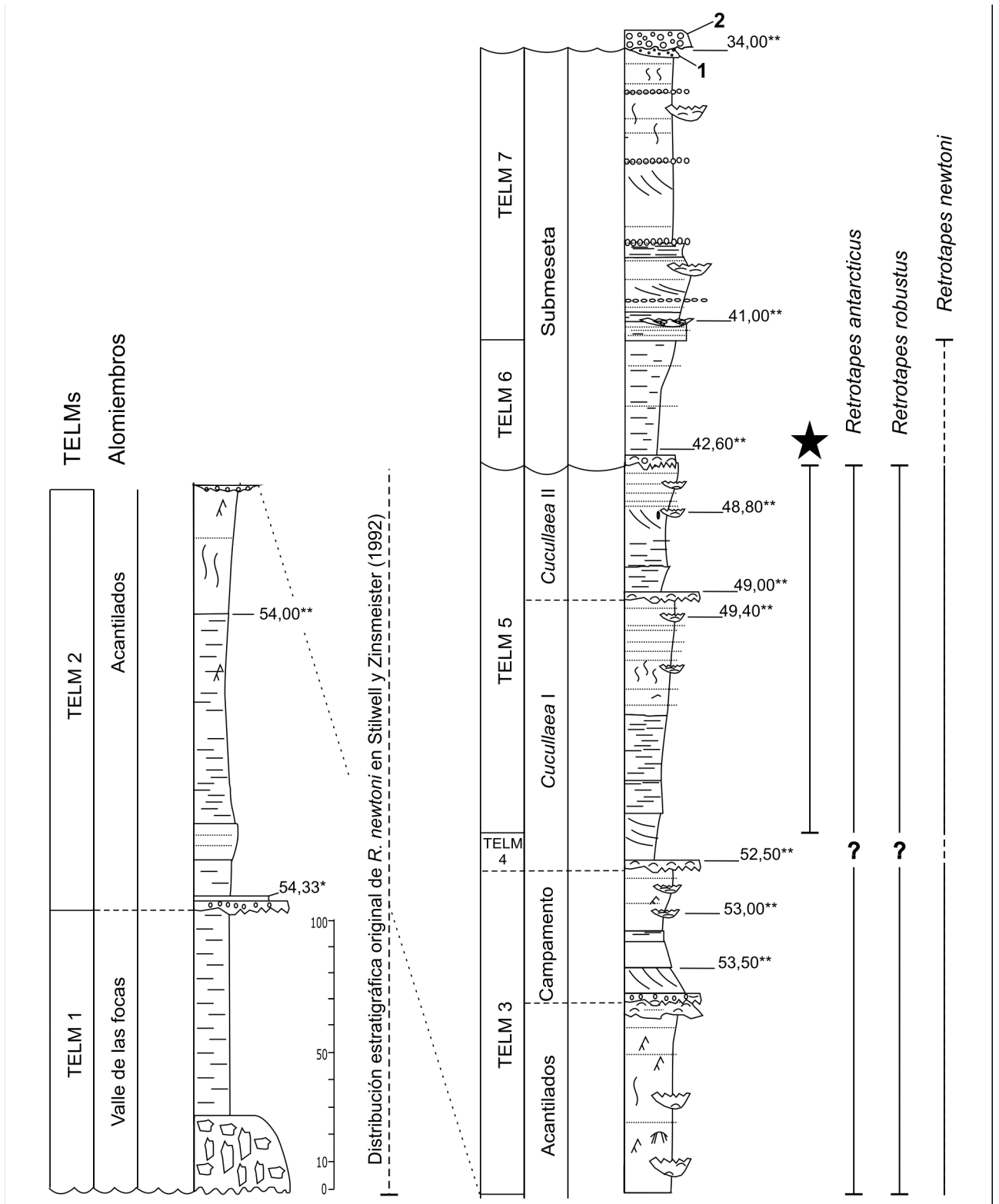


Figura 2. Perfil integrado de la Formación La Meseta y distribución estratigráfica de las especies estudiadas en este trabajo (tomado de Montes et al., 2010). ★: Distribución de *R. robustus*, proporcionada por Stilwell y Zinsmeister (1992).

TABLA 1 – Distribución geográfica y estratigráfica

Especie	Ejemplar	Localidad*	Distribución estratigráfica	
			TELMs**	Alomiembros***
<i>Retrotapes antarcticus</i>	MACN-Pi 5407	443	5	Cucullaea I
	MACN-Pi 5413	453	5	
	MACN-Pi 5303	456	5	
	MACN-Pi 5405	590	3	Acantilados/Campamento
	MACN-Pi 5406	597	3	
<i>Retrotapes robustus</i>	UNSM 441639	456	5	Cucullaea I
	MACN-Pi 5299	445	5	
	MACN-Pi 5301	456	5	
	MACN-Pi 5300	451	2	Acantilados
<i>Retrotapes newtoni</i>	MACN-Pi 5411	443	5	Cucullaea I
	MACN-Pi 5412	445	5	
	MACN-Pi 5409	456	5	
	MACN-Pi 5410	452	3	Acantilados/Campamento

* Tomado de Stilwell y Zinsmeister (1992)

** Sadler (1988)

***Marensi (2006)

Sul, 32°S (Brasil), Océano Atlántico Occidental); *R. lenticularis* (Sowerby, 1835) (Reciente, Océano Pacífico Oriental entre los 14°S en Perú y 33°S en Chile); *R. salinensis* (Ramorino, 1968) (Reciente, Bahía de Valparaíso, Chile).

Los autores desean realizar algunos comentarios en cuanto a las distribuciones de las especies vivientes *R. exalbidus* y *R. lenticularis*. La distribución actual de *R. exalbidus* sobre las márgenes del Océano Pacífico Oriental no supera los 42°S en la Isla de Chiloé. Sin embargo, hay registros más al norte para el Pleistoceno temprano de la Formación Tubul ubicada en Chile a unos 37°S (Griffin y Nielsen, 2008; Nielsen y Valdovinos, 2008). *Retrotapes lenticularis* es reportada por diferentes autores en las costas del centro de Chile entre aproximadamente los 24°S y 33°S. Sin embargo, basados en los materiales ilustrados por Paredes y Cardozo (2003) para la Bahía Independencia, ubicada en Perú a unos 14°S, los autores del presente trabajo amplían la distribución original de *R. lenticularis*. Paredes y Cardozo (2003) designaron estos materiales como *R. exalbidus*, pero las características lunulares, la marcada convexidad del margen ventral y la forma del contorno en general permiten asignar a estas valvas de solo siete milímetros de largo como ejemplares juveniles de *R. lenticularis*.

Diagnosis enmendada. Conchilla grande a mediana, con contorno variable. Escudete usualmente ancho, en ejemplares adultos más desarrollado en la valva izquierda que en la de-

recha. Lúnula bien diferenciada del resto de la valva por un surco profundo. Charnela gruesa, corta, cóncava por detrás de los dientes, con tres dientes cardinales. Los dientes 3b y 4b tienden a ser horizontales y los dientes 3a y 2a verticales o inclinados hacia atrás; los dientes 1, 3b, 2b y 4b bífidos o acanalados (modificado de del Río, 1997).

Revised diagnosis. *Shell large to medium sized, variable in outline. Escutcheon usually wider on left valve than on right in adults. Lunule strongly differentiated from the remaining shell surface by a deep lunular groove. Hinge short, arcuate behind the teeth, with three cardinal teeth. Cardinals 3b and 4b are nearly horizontal, and 3a and 2a are vertical to sloping backwards; 1, 3b, 2b and 4b teeth are bifid or grooved.*

Discusión. Zinsmeister (1984) asignó cinco especies procedentes del Eoceno antártico (Formación La Meseta) al género *Eurhomalea*: *Cytherea antarctica* Sharman y Newton (1894, p. 708, pl. 1, fig. 3.), *Venus newtoni* Wilckens (1911, p. 16, taf.1, figs. 16, 17a, b, 18.), *E. florentinoi* Zinsmeister (1984, p.1520–1521, figs. 8K–8M), *E. carlosi* Zinsmeister (1984, p. 1521, figs. 9Q–S), y *E. inflata* Zinsmeister (1984, p. 1521 y 1522, figs. 9L–P). Con posterioridad, Stilwell y Zinsmeister (1992) agregaron a la lista de tapetinas fósiles de Antártida a *Eumarcia* (*Atamarcia*) *robusta* Stilwell y Zinsmeister (1992, (p. 83, pl. 9, figs. a, c, f) y *Eumarcia australissa* Stilwell y Zinsmeister (1992, p. 82, pl. 8, figs. r, s).

Del Río (1997) propuso el género *Retrotapes* para incluir a las especies neógenas patagónicas y chilenas, y a los taxones recientes *Eurhomalea exalbida* (Dillwyn, 1817) y *E. lenticularis* (Sowerby, 1835), proponiendo asimismo considerar a *C. antarctica* y *V. newtoni* como integrantes de este género. Más recientemente, y sin fundamentación alguna, Beu (2009) incluyó en un listado, a todas las especies de Zinsmeister (1984) y a *Eumarcia (Atamarcia) robusta*, dentro de *Retrotapes*.

En el presente trabajo solo se consideran como representantes antárticos del género *Retrotapes* a *Cytherea antarctica*, *Venus newtoni* y a *Eumarcia (Atamarcia) robusta*, y debido al hallazgo de nuevo material se hace necesaria la discusión de algunos caracteres diagnósticos del género, tales como la concavidad relativa de la lúnula y la inclinación del diente cardinal anterior derecho. Con respecto a la lúnula, en la mayoría de las especies fósiles patagónicas, ésta es cóncava y se encuentra recorrida por un surco medio longitudinal profundo pero, como será explicado en la discusión de *R. antarcticus*, la lúnula en los ejemplares juveniles carece de este surco y es solo levemente cóncava, mientras que es algo más convexa en los adultos. Esta variación obedecería al marcado aumento del espesor de las valvas gerontes, lo cual también se observa en el taxón Reciente *R. exalbidus* donde, si bien la lúnula es siempre cóncava, en los ejemplares gerontes, la lúnula se deforma y aplanada por el engrosamiento del diente 3a. La variación en la convexidad de la lúnula podría ser explicada, además, en relación a la inclinación del cardinal anterior de la valva derecha. Algunos ejemplos lo constituyen *R. striatolamellatus* (Mioceno temprano), que posee el 3a muy inclinado hacia atrás y una lúnula profundamente cóncava, *R. newtoni*, que presenta el diente 3a vertical, y la lúnula es levemente cóncava, y las formas gerontes de *R. antarcticus*, donde el cardinal anterior derecho se encuentra algo inclinado hacia adelante, resultando una lúnula decididamente convexa.

Si bien el género *Retrotapes* ha sido recientemente aceptado por distintos autores (Gordillo, 2006; Beu, 2009; Beu y Taviani 2013; Nielsen, 2013), otros han cuestionado su validez (Lauriat-Rage et al. 2002; Huber, 2010). La necesidad de la creación de un nuevo género que incluyera a las especies recientes *Eurhomalea exalbida* y *E. lenticularis*, separándolas de *E. rufa* (Lamarck, 1818) (especie tipo de *Eurhomalea* Cossmann, 1920), ya había sido planteada a principios del siglo 20 por Jukes-Browne (1909). Con posterioridad, Ramorino (1968) también observó la necesidad de crear un nuevo gé-

nero para *E. lenticularis* y *E. salinensis* Ramorino, 1968, una especie reciente chilena muy poco conocida. Del Río (1997), basada en la presencia de una lúnula cóncava y fuertemente incisa, dientes no divergentes, algunos profundamente acanalados y otros bífidos, y un margen ventral charnelar cóncavo por detrás de los dientes, propone el género *Retrotapes* incluyendo en el mismo a *E. exalbida* y *E. lenticularis*. Además, en base a la diagnosis e ilustraciones proporcionadas por Ramorino (1968) que concuerdan con las características de *Retrotapes* es que los autores del presente trabajo han decidido incluir a *E. salinensis* en este género. *Eurhomalea*, representado hasta el momento únicamente por *E. rufa*, se caracterizaría por el desarrollo de una plataforma charnelar delgada con margen ventral apenas ondulado y provista de dientes cardinales delgados y divergentes, algunos enteros y otros suavemente surcados, por la ausencia de escudete, y por la presencia de una lúnula muy angosta y débilmente delimitada del resto de la valva por una línea apenas marcada, que puede estar ausente en ejemplares adultos grandes como el ilustrado por del Río (1997).

Sobre la base de las características charnelares de *Retrotapes*, Lauriat-Rage et al. (2002) sugirieron que el género *Frigichione* Fletcher, 1938 (Mioceno, Isla Kerguelen), sería un sinónimo senior de *Retrotapes*, propuesta seguida con dudas por Griffin y Nielsen (2008, p. 257). *Frigichione*, conocido solo por su especie tipo, *F. permagna* Tate, 1900 (ver Fletcher, 1938, pl. 1, fig. 3; Fig. 3.1–4), difiere de *Retrotapes* por el desarrollo de una conchilla gruesa, subtriangular, desprovista de escudete (según Fletcher, 1938, aunque en las fotografías puede observarse un escudete poco desarrollado), con lúnula plana, corta, apenas definida por un surco suavemente marcado, margen ventral charnelar recto y por el desarrollo de dientes cardinales más gruesos.

Fundamentado en una interpretación errónea de los trabajos de Jukes-Browne (1909) y de Ramorino (1968), Huber (2010) sinonimizó a *Eurhomalea* y *Retrotapes*, por considerar innecesaria la creación de este último, al menos para incluir a las especies recientes *Retrotapes exalbidus* y *R. lenticularis*.

Gallardo et al. (2003) analizaron la variación alozímica en 12 loci de *Retrotapes exalbidus*, *R. lenticularis* (incluidas por estos autores en *Eurhomalea*) y de *Eurhomalea rufa* y concluyeron que las especies *R. lenticularis* y *R. exalbidus* se agrupan con un valor de soporte del 100% calculado a partir de 1.000 valores de *Bootstrap*. La estrecha vinculación entre estas especies y los taxones fósiles de *Retrotapes*, y su separación de

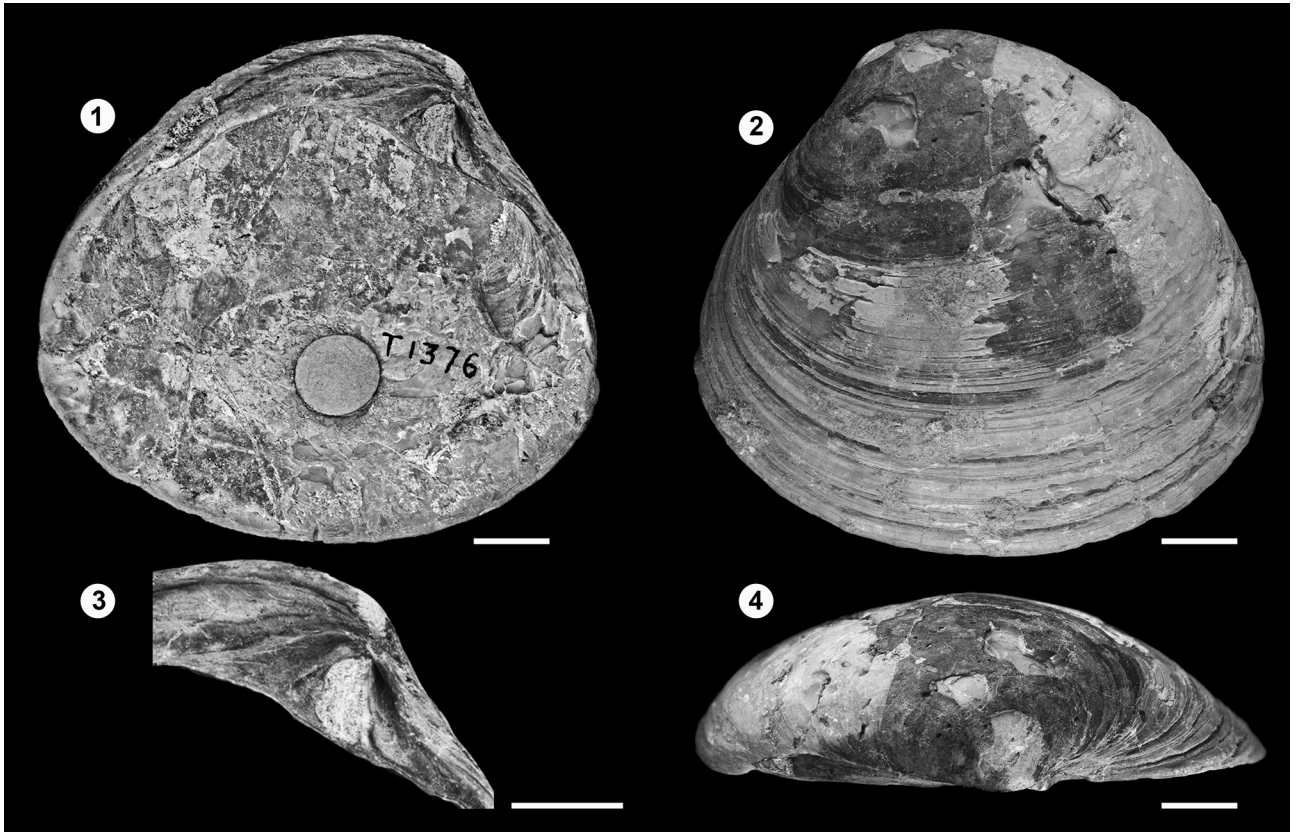


Figura 3. 1–4, *Frigichione permagna* (Tate), Holotipo T1376, valva izquierda; 1, vista interna; 2, vista externa; 3, charnela; 4, vista dorsal. Escala gráfica= 10 mm.

Eurhomalea rufa, también quedó reflejada en el análisis de morfometría geométrica realizado en el presente trabajo (Apéndice 1), lo cual reafirma la validez del género *Retrotapes*.

Finalmente caben señalarse las dudas surgidas recientemente sobre la ubicación de *Retrotapes lenticularis* dentro de la Subfamilia Tapetinae. Tradicionalmente esta subfamilia se caracterizó por la presencia de un margen ventral interno liso y por la ausencia de dientes laterales, la subfamilia Chioninae por el desarrollo de un margen interno crenulado y ornamentación externa reticulada, y la subfamilia Venerinae por el margen interno liso y desarrollo de un diente lateral (Keen, 1969). Las investigaciones filogenéticas, morfológicas y moleculares de los veneroideos efectuadas en los últimos años, parecerían indicar que esta especie se relacionaría con las subfamilias Venerinae y Chioninae, y no con las tapetinas (Mikkelsen *et al.*, 2006; Kappner y Bieler, 2006). Sin embargo, un análisis detallado de estos trabajos proporciona dudas sobre la identidad del espécimen *R. lenticularis* que fue incorporado en dichos análisis (FMNH 301912), ya que en ambos trabajos se analiza el mismo ejemplar para confeccionar los caracteres morfológi-

cos de partes blandas y moleculares, pero en unos de ellos se lo describe con margen interno crenulado (Kappner y Bieler, 2006). La observación cuidadosa de numerosas valvas de *R. lenticularis* procedentes de las costas chilenas permite asegurar que este taxón carece de crenulaciones en el margen ventral interno. Al igual que el resto de las especies de *Retrotapes* y *Eurhomalea* con márgenes lisos, *R. lenticularis* debería seguir siendo incluida dentro de la Subfamilia Tapetinae, hasta tanto se aclare la confusión generada por el material de *R. lenticularis* incluido en los trabajos filogenéticos mencionados, taxón que podría tratarse de *Ameghinomya antiqua* (subfamilia Chioninae), una especie comúnmente asociada a *R. lenticularis* en Chile.

***Retrotapes antarcticus* (Sharman y Newton, 1894)**

Figuras 4.1–4 y 5.1–6

- 1894 *Cytherea antarctica* Sharman y Newton, p. 708, pl. 1, fig. 3.
- 1984 *Eurhomalea antarctica* (Sharman y Newton); Zinsmeister, p. 1519, figs. 9 A–D.
- 1992 *Eurhomalea antarctica* (Sharman y Newton); Stilwell y Zinsmeister, p. 78, pl. 7, figs. i–l.

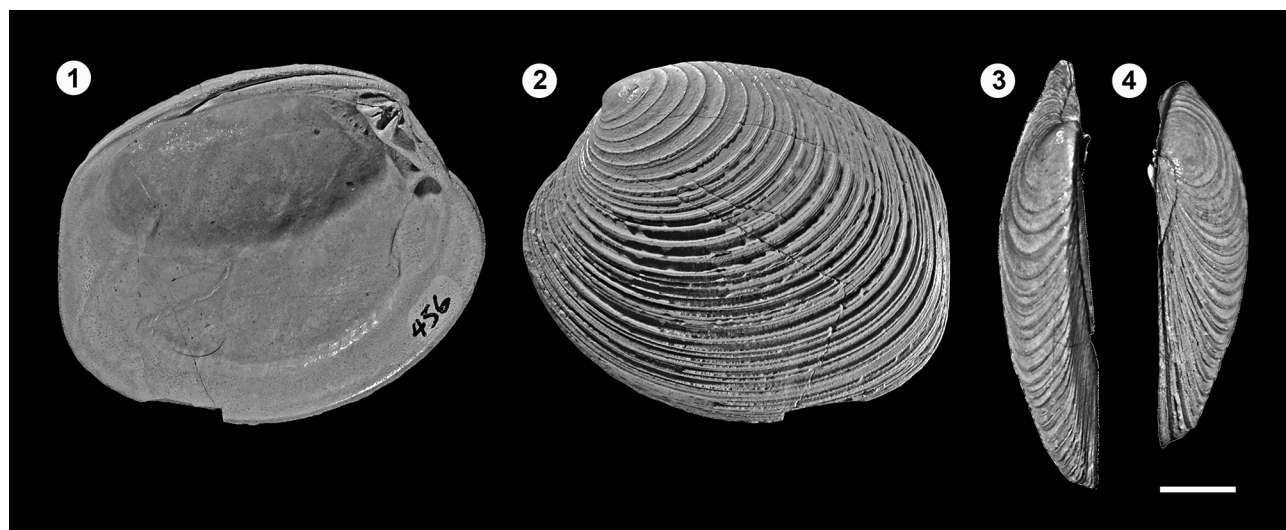


Figura 4. 1–4, *Retrotapes antarcticus* (Sharman y Newton), MACN-Pi 5303a, valva izquierda; 1, vista interna; 2, vista externa; 3, vista dorsal; 4, vista anterior. Escala gráfica= 10 mm.

1997 *Retrotapes antarctica* (Sharman y Newton); del Río, p. 85.

2009 *Retrotapes antarctica* (Sharman y Newton); Beu, p. 210.

Diagnosis. Valva grande, subcuadrada, poco convexa, con lúnula ligeramente aplanada, con igual inclinación que el resto de la superficie de la valva y umbón situado en el quinto anterior del margen dorsal.

Diagnosis. *Shell large, subquadrate, weakly convex, with lunule slightly flattened, with the same slope as the remaining surface of the valve and umbo located in the anterior fifth of dorsal margin.*

Descripción. Conchilla gruesa, grande, subcuadrada, más larga que alta, moderadamente aplanada. Umbón pequeño ubicado en el quinto anterior del margen dorsal. Margen dorsal suavemente convexo, posterior truncado, recto a levemente convexo, ventral y anterior redondeados. Lúnula aplanada, inclinada igual que el resto de la superficie de la valva, limitada por un surco lunular bien marcado. Escudete ancho, bien definido, con ornamentación comarginal similar al resto de la valva. Valva derecha con diente 3a laminar inclinado hacia atrás o vertical; 1 delgado, algo más bajo que el 3a, con surco en el sector posterior e inclinado hacia atrás; 3b rectangular, grueso, bífido y horizontal; surco de encastre de las valvas en extremos posterior de la valva derecha. Valva izquierda con todos los dientes cardinales inclinados hacia atrás; 2a, triangular, delgado, más alto que el resto de los dientes; 2b grueso, rectangular, bífido asimétrico con el sector posterior de mayor dimensión; 4b laminar, separado de la ninfa por un surco. Ninfa angosta y lisa. Marca de los músculos aductores isomiaris y profundas; marca del retractor pedal anterior ubicada in-

mediatamente por debajo del borde anterior de la charnela y separado del aductor anterior; marca del retractor pedal posterior conectada con el aductor posterior; siete a nueve marcas de elevadores pedales, pequeñas y profundas. Seno paleal corto, isósceles, con borde dorsal recto, horizontal y ventral cóncavo o recto, con ápice ligeramente anguloso. Superficie exterior cubierta por costillas comarginales altas, dorsalmente espaciadas regularmente, más aproximadas entre sí hacia el margen ventral.

Material. Tabla 1.

Dimensiones. Tabla 2.

Discusión. La ilustración original de esta especie, proporcionada por Sharman y Newton (1894, p. 708, pl. 1, fig. 3) consiste en la vista externa de una valva derecha con el margen posterior roto, lo cual dificulta su distinción de otras tapetinas e incluso, de otros venéridos. Estos autores indicaron que “la única conchilla referida a este género [*Cytherea*] no muestra ni la charnela ni la línea paleal, . . . , pero como la forma se parece tan cercanamente a algunas especies de *Cytherea*, queda poco lugar a la duda. La parte posterior de la conchilla está ausente, pero las líneas de crecimiento, que están fuertemente marcadas, muestran que poseía un contorno oval, y probablemente medía 2,3 pulgadas de largo, 1,8 de altura, y cuando ambas valvas estaban juntas, debió haber medido 0,8 pulgadas.” (traducido de Sharman y Newton, 1894, p. 708).

Wilckens (1911) redescubrió *Cytherea antarctica* sobre la base de 31 valvas recolectadas por la Expedición Sueca Subpolar dirigida por el Dr. Otto Nordskjöld entre 1901 y

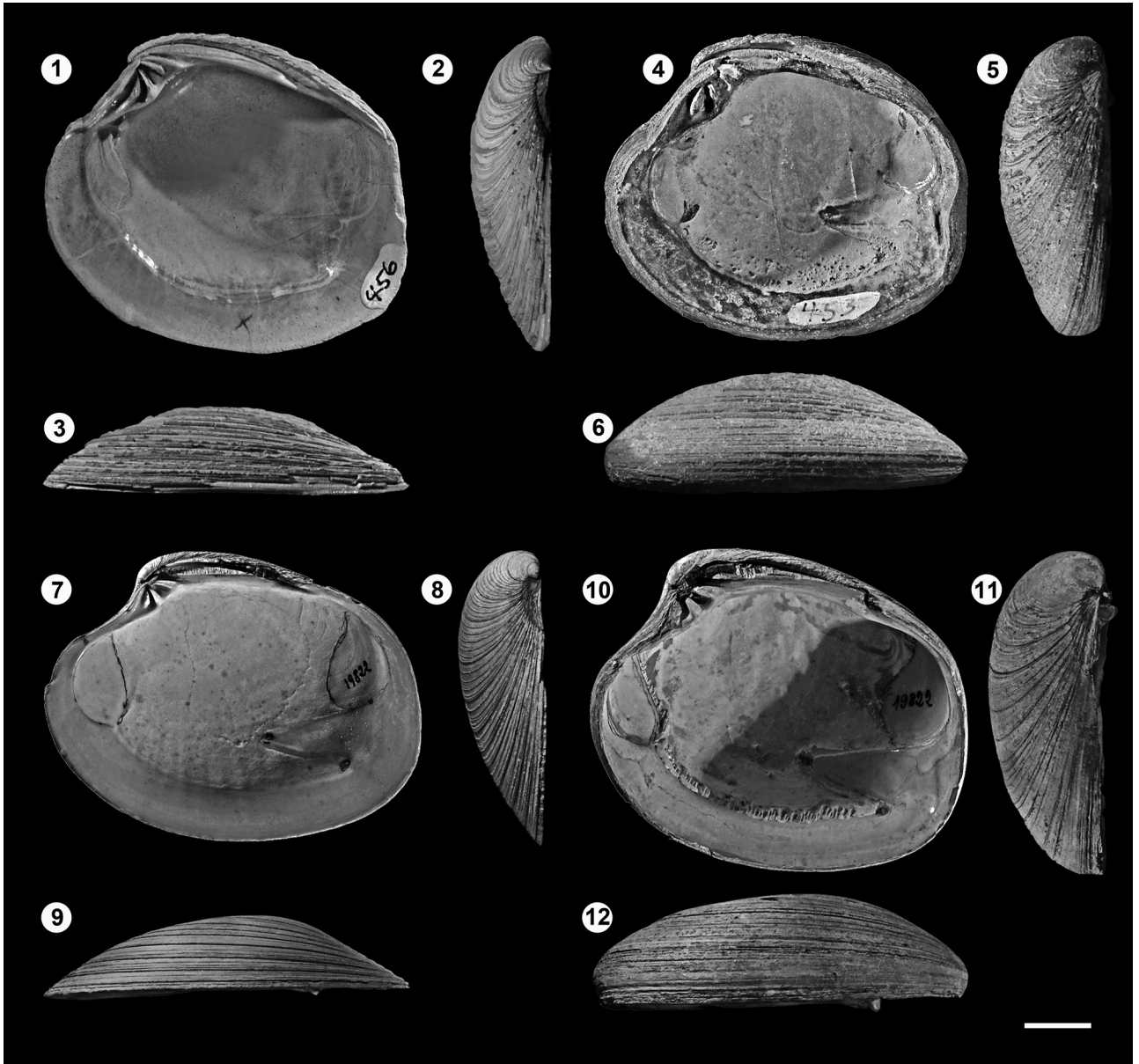


Figura 5. 1–6, *Retrotapes antarcticus* (Sharman y Newton); 1–3, MACN-Pi 5303b, valva derecha de un ejemplar adulto; 1, vista interna; 2, vista anterior; 3, vista ventral; 4–6, MACN-Pi 5413a, valva derecha de un ejemplar geronte; 4, vista interna; 5, vista anterior; 6, vista ventral. 7–12, *R. exalbidus* (Dillwyn); 7–9, MACN-In 19822, valva derecha de un ejemplar adulto; 7, vista interna; 8, vista anterior; 9, vista ventral; 10–12, MACN-In 19822, valva derecha de un ejemplar geronte; 10, vista interna; 11, vista anterior; 12, vista ventral. Escala gráfica= 10 mm.

1903, ampliando la descripción original y especificando que se trataría de “conchillas de espesor medio, de contorno ovalado transversalmente, y con líneas de crecimiento concéntricas, algunas de las cuales se destacan más que las otras. Las costillas son regulares y se vuelven irregulares hacia el margen ventral. Dado que la superficie de la conchilla está meteorizada no se puede dar ninguna descripción definitiva de la escultura. El umbón se ubica a un cuarto de la longitud total del margen dorsal. El borde dorsal es convexo, el margen anterior cóncavo, el margen inferior convexo. La lúnula parece faltar por com-

pleto. Desafortunadamente no se pueden observar la charnela, la línea paleal y las impresiones musculares” (traducido de Wilckens, 1911, p. 14). Resulta necesario destacar que si bien este autor describió la forma de la conchilla como “oval transversalmente” el material ilustrado es subtriangular (Wilckens, 1911, taf. 1, fig. 15). Además, Wilckens (1911) comparó este taxón con especies neógenas procedentes de Patagonia y Chile, destacando el parecido con *Venus fuenzalidae* Philippi, 1887, y *Marcia striatolamellata* Ihering, 1897, especies posteriormente reasignadas a *Retrotapes* por del Río (1997).

TABLA 2 – Medidas – Tomadas de los ejemplares analizados

Especie	Ejemplar	Alto (mm)	Largo (mm)	Espesor** (mm)
<i>Retrotapes antarcticus</i>	MACN-Pi 5303a	47,5	56,6	12,2
	MACN-Pi 5303b	49,4	55,2	13,2
	MACN-Pi 5413a	46,8	54,6	16,2
	MACN-Pi 5407a	56,0	63,0	16,2
	MACN-Pi 5405	48,9	53,7	12,9
<i>Retrotapes robustus</i>	UNSM 441639	72,4	81,2	24,7
	MACN-Pi 5302a	56,5	67,5	17,2
	MACN-Pi 5302b	47,6	54,7	15,1
	MACN-Pi 5302c	43,4	51,6	12,1
	MACN-Pi 5302d	59,6	67,2	17,1
	MACN-Pi 5302e	53,0	60,9	16,1
	MACN-Pi 5302f	51,2	55,5	14,1
<i>Retrotapes newtoni</i>	MACN-Pi 5409a	30,2	41,4	9,8
	MACN-Pi 5409b	41,7	53,4	13,3
	MACN-Pi 5411	25,2	34,1	6,9
	MACN-Pi 5412a	27,1	36,4	11,0

** Espesor de una valva

Para la realización de este estudio se ha intentado localizar tanto el material de Otto Wilckens en el Naturhistoriska Riksmuseet (Estocolmo, Suecia), como el ejemplar tipo de *C. antarctica* en la National Collection of Stratigraphical Fossils del British Geological Survey (colecciones Keyworth y Edinburgh) y en The Hunterian University (Glasgow, Escocia), sin embargo el resultado de dicha búsqueda resultó infructuoso.

La pérdida de este material ya había sido señalada por Zinsmeister (1984) quién creó un neotipo para *Cytherea antarctica* basado en un ejemplar subcuadrado (Zinsmeister, 1984, p. 1519 pl. 9 fig. A–D) e indicando que el diente 3a inclinaba hacia adelante y que la marcas de los músculos y línea paleal eran profundas. Estas características se corresponden con ejemplares caracterizados por el desarrollo de valvas engrosadas, tal como será discutido más adelante.

Si bien Sharman y Newton (1894) completaron el contorno de la valva de su holotipo suponiendo una forma oval, en base al material estudiado en este trabajo, se deduce que podría tratarse tanto de la forma subtriangular de Wilckens (1911) como de la subcuadrada de Zinsmeister (1984), propuesta como neotipo.

Cytherea antarctica fue incluida por Zinsmeister (1984) en *Eurhomalea* pero la presencia en esta especie de un escudete ancho, más angosto en la valva derecha que en la izquierda,

charnela gruesa, corta, cóncava por detrás de los dientes, dientes 3b horizontal y bífido, 3a inclinado hacia atrás, 1 bífido e inclinado hacia atrás, 2b bífido y diente 4b separado de la ninfa por un surco, permiten su inclusión en *Retrotapes*.

En el material estudiado se observan valvas de diferente espesor. Las más gruesas son más globosas que las delgadas, presentan un margen dorsal ligeramente más convexo y el ventral se encuentra muy engrosado, produciendo un cambio pronunciado en la convexidad en esa región (Fig. 5.4–6). Las marcas musculares son muy profundas, el seno paleal posee un relieve positivo y el diente cardinal 3a inclina hacia adelante, generando una lúnula convexa (tal como ocurre en el neotipo de Zinsmeister, 1984). Por el contrario, las valvas más delgadas son comparativamente más aplanadas, no muestran el margen ventral engrosado, presentan el cardinal 3a inclinado hacia atrás, lo que produce el desarrollo de una lúnula aplanada, y las marcas del seno paleal y musculares no tiene relieves positivos (Fig. 5.1–3).

Este tipo de variación fue también observada por Gallardo et al. (2003), quienes al estudiar una población de *R. exalbidus* (Reciente) procedente de la Isla Grande de Tierra del Fuego, discriminaron un grupo con valvas aplanadas y otro con valvas globosas. Estos autores analizaron la variación alozímica de ambos grupos y concluyeron que no existirían diferencias

suficientes como para considerarlas dos especies diferentes, determinando que se trataría de dos morfotipos. Basados en datos no publicados de Lomovsky (ver Gallardo *et al.*, 2003) atribuyeron el morfotipo aplanado a individuos adultos y el globoso a individuos gerontes.

En el presente trabajo se revisó material actual proveniente de Ushuaia (Isla Grande de Tierra del Fuego MACN-In 19822) y Puerto Quequén (Buenos Aires MACN-In 21069), pudiéndose identificar ambos morfotipos. Las formas globosas de *R. exalbidus* presentan valva, charnela y dientes más gruesos que el morfotipo aplanado, y el margen ventral se encuentra engrosado, provocando un cambio pronunciado en la

convexidad. El diente 3a es vertical o se encuentra levemente inclinado hacia atrás y su engrosamiento provoca el desarrollo de una lúnula menos cóncava que en las formas aplanadas. Además, las marcas de los músculos aductor y retractor pedal anteriores son muy profundas, y más excavadas que las posteriores, y la línea y seno paleal son más profundos que en el morfotipo aplanado (Fig. 5.7–12). Estas mismas características fueron citadas por Gordillo (2006; fig. 2A–F), para ejemplares pleistocenos y holocenos de la Isla Grande de Tierra del Fuego que fueron denominados como *Retrotapes sp.*, y que los autores del presente trabajo consideran que los mismos pertenecen a ejemplares gerontes de *R. exalbidus*. El hallazgo de

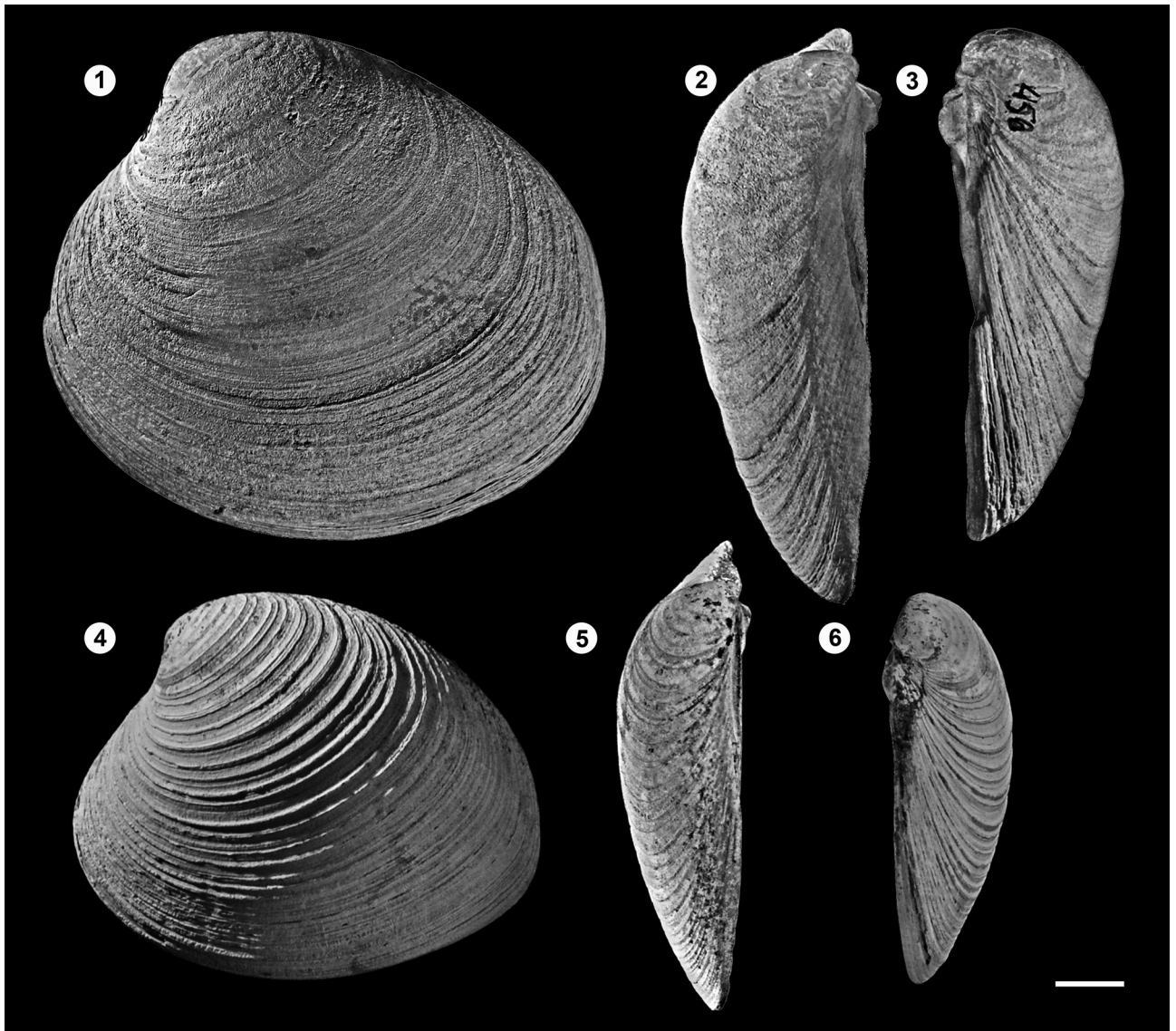


Figura 6. 1–6, *Retrotapes robustus* (Stilwell y Zinsmeister), 1–3, Holotipo USNM 441639, valva izquierda de un ejemplar geronte; 1, vista exterior; 2, vista del escudete; 3, vista anterior; 4–6, MACN-Pi 5301a valva izquierda de un ejemplar adulto; 4, vista exterior; 5, escudete; 6, vista anterior. Escala gráfica= 10 mm.

estos mismos morfotipos en *R. antarcticus*, conduce a considerar que las valvas globosas de esta especie correspondería a ejemplares gerontes.

R. antarcticus se diferencia de la especie tipo, *R. ninfasiensis* (del Río, 1997, p. 82, figs. 15–18; Formación Puerto Madryn, Mioceno tardío), de *R. striatolamellatus* (Ihering, 1897) (del Río, 1997, p. 85, figs. 33, 37–39, 42–47; formaciones Centinela y Monte León, Mioceno temprano), de *R. fuegoensis* (del Río, 1997, p. 89, figs. 32, 34–36; Formación Carmen Silva, Mioceno temprano) y de *R. lenticularis* (Sowerby, 1835) (del Río, 1997, p. 77, figs. 19–21; Reciente, Océano Pacífico Oriental entre los 14°S y 33°S), por presentar valvas de contornos subcuadrados, lúnula plana o convexa, diente 3a vertical a levemente inclinado hacia atrás, y seno paleal corto y triangular.

R. exalbidus (Dillwyn, 1817) (del Río, 1997, p. 77, fig. 22–24; Reciente, desde el Canal de Beagle hasta la isla de Chiloé, 42°S, Chile), y por el Océano Atlántico Occidental hasta Río Grande del Sur, 32°S, (Brasil), es la especie más parecida a *R. antarcticus*. Sin embargo, esta última se diferencia por presentar valvas más pequeñas y menos convexas, escudete mejor desarrollado, 3a vertical a levemente inclinado hacia atrás, y seno paleal más corto.

Retrotapes robustus (Stilwell y Zinsmeister, 1992)

Figuras 6.1–6 y 7.1–4

1911 *Venus antarctica* Wilckens, p. 14, taf. 1, fig. 15, *non Cytherea antarctica* de Sharman y Newton (1894).

1992 *Eumarcia (Atamarcia) robusta* Stilwell y Zinsmeister, p. 83, pl. 9, figs. a, c, f.

2009 *Retrotapes robusta* (Stilwell y Zinsmeister); Beu, p. 210.

Diagnosis. Valva subtriangular, más convexa que *Retrotapes antarcticus*, con lúnula cóncava que se deforma debido al engrosamiento del diente 3a, el que inclina suavemente hacia adelante y diente 2a curvo.

Diagnosis. *Shell subtriangular, more convex than Retrotapes antarcticus, with concave lunule that becomes deforms due to thickening of the tooth 3a, which gently slopes forwards and tooth 2a curved.*

Descripción. Conchilla subtriangular, convexa, mediana a grande, más larga que alta. Umbón pequeño ubicado en el cuarto anterior del margen dorsal. Márgenes dorsal y ventral convexos, posterior levemente convexo, y anterior cóncavo. Lúnula cóncava y limitada por un surco lunular bien marcado que se profundiza desde el umbón hacia el margen ventral.

Escudete ancho, con ornamentación comarginal similar a la del resto de la valva, más ancho en la valva izquierda que en la derecha. Valva derecha con 3a laminar, recto, levemente inclinado hacia adelante; 1 moderadamente grueso, surcado e inclinado hacia atrás; 3b grueso, bífido y horizontal; esta valva posee un surco de encastre de la otra valva al final del margen dorsal. Valva izquierda con diente 2a subtriangular, alto, curvo, y engrosado ventralmente; 2b grueso, rectangular, bífido, con el sector posterior más desarrollado e inclinado hacia atrás; 4b laminar, horizontal, separado de la ninfa por un surco. Ninfa angosta y lisa. Impresiones de los músculos aductores isomírias y profundas; impresión del retractor pedal anterior profunda, ubicada inmediatamente por debajo del borde anterior de la charnela, separada del aductor anterior; impresión del retractor pedal posterior conectada con el ángulo postero-dorsal del aductor posterior. Impresiones de los elevadores pedales, pequeñas, profundas. Seno paleal corto, isósceles, con margen dorsal recto, horizontal a ligeramente inclinado ventralmente, lado ventral cóncavo, ápice redondeado. Superficie exterior cubierta por costillas comarginales finas que son cada vez más próximas hacia el borde ventral de la valva.

Materiales. Tabla 1.

Dimensiones. Tabla 2.

Discusión. Stilwell y Zinsmeister (1992; Figs. 6.1–3, 7.2–3) propusieron *Eumarcia (Atamarcia) robusta* sobre la base de dos ejemplares encontrados en el alomiembro *Cucullaea* I Marenssi, 2006). Posteriormente, Stilwell (2000) citó la presencia de otros dos ejemplares en el Eoceno de McMurdo Sound, Antártida.

R. robustus no pertenece al género *Eumarcia* Iredale, 1924 (especie tipo: *Venus fumigata* Sowerby, 1853, Reciente, Australia) ya que este género se caracteriza por poseer valvas delgadas, subovaladas, lúnula delimitada del resto de la valva por una línea débilmente marcada, charnela angosta con margen ventral recto, dientes divergentes con 2a y 2b profundamente surcados y 4b unido a la ninfa.

Atamarcia Marwick, 1927 (especie tipo: *Eumarcia sulcifera* Marwick, 1927, Oligoceno, Nueva Zelanda) posee una charnela angosta, dientes divergentes, 3b inclinado y lúnula delimitada por una línea apenas marcada que desaparece ventralmente. La presencia en *R. robustus* de charnela gruesa, corta, cóncava por detrás de los dientes, dientes divergentes con 3b horizontal y bífido, 1 y 2b bífidos, lúnula marcada por un surco que se profundiza ventralmente y escudete ancho,

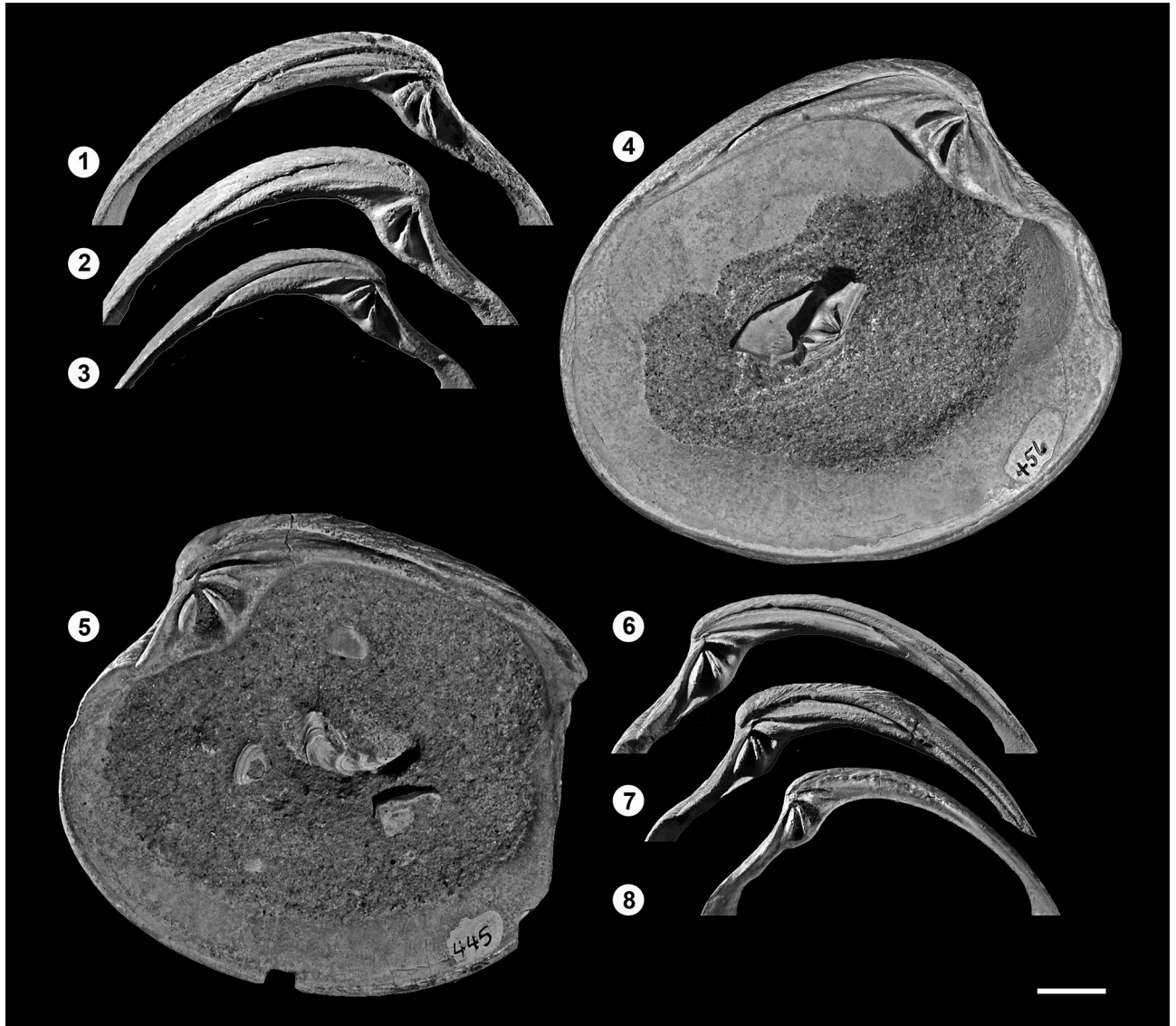


Figura 7. 1–8, *Retrotapes robustus* (Stilwell y Zinsmeister), comparación de charnelas entre ejemplares adultos y gerontes. 1–3, charnelas de tres valvas izquierdas de ejemplares adultos. 1, MACN-Pi 5301a; 2, MACN-Pi 5301b; 3, MACN-Pi 5301c; 4, Holotipo USNM 441639, valva izquierda de un ejemplar geronte, vista interior; 5, MACN-Pi 5299, valva derecha de un ejemplar geronte, vista interior; 6–8, charnelas de tres valvas derechas de ejemplares adultos; 6, MACN-Pi 5301d; 7, MACN-Pi 5301e; 8, MACN-Pi 5301f. Escala gráfica= 10 mm.

permiten la inclusión de *R. robustus* en el género *Retrotapes* del Río, 1997.

El material encontrado en los alomembros Acantilados, Campamento y *Cucullaea* I permite ampliar la diagnosis de *R. robustus*, así como su rango estratigráfico, y dar a conocer su variación morfológica ontogenética.

Entre las valvas procedentes de los mismos horizontes fosilíferos se distinguen formas adultas con valvas delgadas, lúnula cóncava y el cardinal 3a delgado, y otras muy gruesas, con charnelas de gran espesor, lúnula plana o levemente convexa y el diente 3a engrosado, siendo estas últimas formas las correspondientes al holotipo de la especie. Con el objetivo de con-

trastar si ambas formas pertenecen a la misma especie se procedió a realizar un análisis de morfometría geométrica, el cual confirmaría que ambas formas corresponden a *R. robustus* (Apéndice 2).

Retrotapes robustus se diferencia de las especies miocenas patagónicas *R. ninfasiensis* (del Río, 1997, p.82, figs. 15–18; Formación Puerto Madryn, Mioceno tardío), *R. striatolamellatus* (Ihering, 1897), (del Río, 1997, p.85, figs. 33, 37–39, 42–47; formaciones Centinela y Monte León; Mioceno temprano), *R. fuegoensis* (del Río, 1997, p. 89, figs. 32, 34–36; Formación Carmen Silva, Mioceno temprano) y de los taxones actuales *R. lenticularis* (Sowerby, 1835; del Río, 1997, p.

77, figs. 19–21; Reciente, Océano Pacífico Oriental entre los 14°S y 33°S) y *R. exalbidus* (Dillwyn, 1817) (del Río, 1997, p.77, figs. 22–24; Reciente, desde la Isla de Chiloé, 42°S (Chile), en el Océano Pacífico Oriental, hasta Rio Grande do Sul, 32°S (Brasil), Océano Atlántico Occidental), por poseer conchillas subtriangulares, 3a levemente inclinado hacia adelante y 2a curvado. *R. robustus* tiene valvas más delgadas que las de las especies miocenas y más gruesas que las de las recientes.

Retrotapes robustus se diferencia de *R. antarcticus* (Sharman y Newton, 1894) por presentar valvas subtriangulares, de mayor tamaño, y por el desarrollo del diente 2a curvo. Por otra parte, el diente 3a inclina suavemente hacia adelante, mientras que esto ocurre únicamente entre los individuos gerontes de *R. antarcticus*. Además, los ejemplares gerontes de ambas especies poseen la lúnula convexa, aunque en *R. robustus* se conserva el surco medio longitudinal de la lúnula y ésta no es visible externamente, mientras que en *R. antarcticus* no hay surco medio longitudinal y la lúnula es visible en una vista externa dado que inclina igual que el resto de la superficie de las valvas.

Retrotapes newtoni (Wilckens, 1911)

Figuras 8.1–7

1911 *Venus newtoni* Wilckens, p. 16, taf.1, figs. 16, 17a, b, 18.

1984 *Eurhomalea newtoni* Wilckens; Zinsmeister, p. 1520, fig. 9 E, F, H, I, K

1984 *Venus (Ventricoloidea) newtoni* Wilckens; Pugaczewska, p. 55, pl. I, figs. 1–7.

1984 *Venus (Ventricoloidea) newtoni* Wilckens; Gazdzicki y Pugaczewska, p. 104, pl. 20, fig. 8.

1992 *Eurhomalea newtoni* Wilckens; Stilwell y Zinsmeister. pl. 7, figs. m–q.

1997 *Retrotapes newtoni* Wilckens; del Río, p. 85.

2009 *Retrotapes newtoni* Wilckens; Beu, p. 210.

Diagnosis. Valva pequeña a mediana, de contorno ovalado en sentido antero–posterior, con umbón ubicado en el cuarto anterior del margen dorsal, lúnula cóncava y diente 3a vertical a ligeramente inclinado hacia atrás.

Diagnosis. *Shell small to medium sized, ovate in antero–posterior direction, with umbo located in the anterior fourth of dorsal margin, lunule concave and tooth 3a vertical to slightly sloping backwards.*

Descripción. Conchilla delgada, mediana a pequeña, ovalada transversalmente, más larga que alta. Umbón pequeño, ubicado en el cuarto anterior del margen dorsal. Márgenes dorsal recto a ligeramente convexo, ventral, anterior y posterior convexos. Lúnula angosta, levemente cóncava y delimitada por un surco lunular somero. Escudete ancho ornamentado por costillas comarginales. Valva derecha con dientes 3a laminar, recto, vertical a inclinado hacia atrás, más corto y más alto que

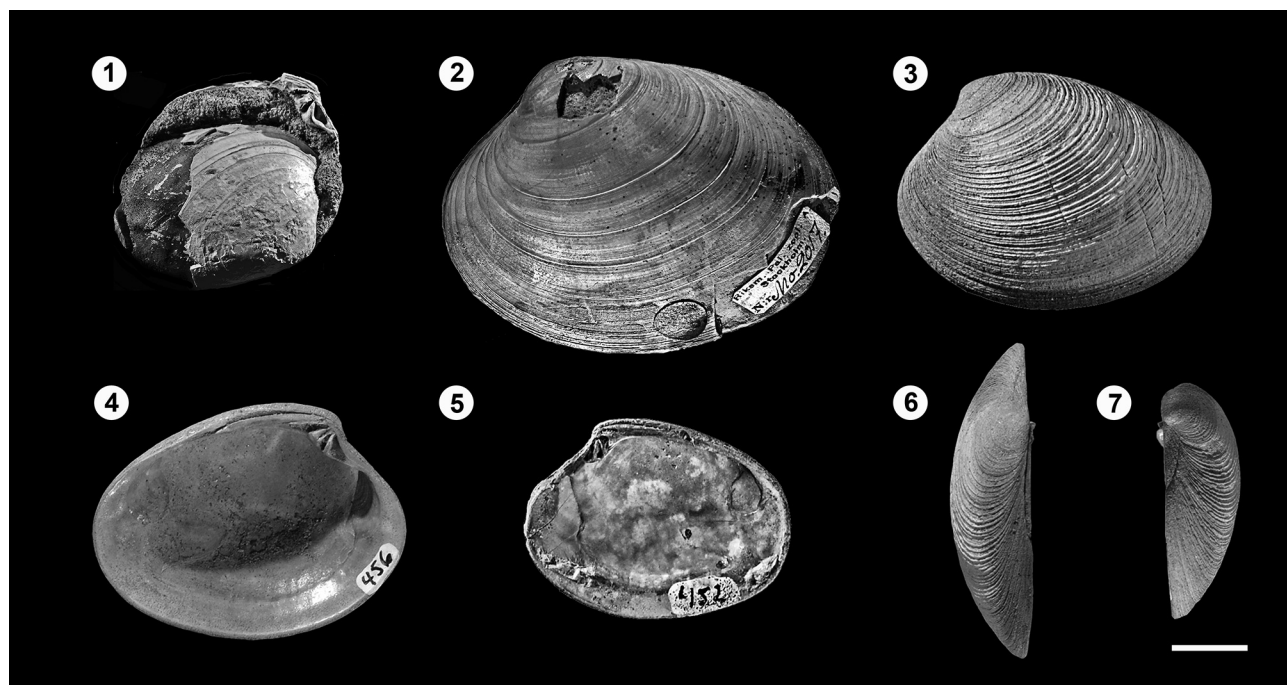


Figura 8. 1–7, *Retrotapes newtoni* (Wilckens). **1**, Mo 2016, charnela, valva izquierda; **2**, Mo 2017, vista exterior, valva izquierda; **3–4, 6–7**, MACN-Pi 5409a; **3**, vista exterior, valva izquierda; **4**, vista interior, valva izquierda; **6**, vista anterior, valva izquierda; **7**, vista dorsal, valva izquierda; **5**, MACN-Pi 5410a; vista interior, valva derecha. Escala gráfica= 10 mm.

el 1; 1 angosto, recto, inclinado hacia atrás y con un surco en la parte posterior; 3b ancho, triangular, bífido y horizontal. Valva izquierda con dientes 2a laminar, recto, vertical o inclinado hacia atrás; 2b rectangular, bífido, más bajo que el anterior; 4b laminar, separado de la ninfa por un surco. Impresiones de los músculos aductores profundas; retractor pedal posterior conectado con la marca del aductor posterior; retractor pedal anterior separada del aductor anterior, localizada debajo de la porción anterior de la charnela. Seno paleal triangular isósceles, corto, angosto, con margen dorsal recto y horizontal y con ápice redondeado. Superficie exterior ornamentada por costillas comarginales finas y bajas que se aproximan hacia el borde ventral de la valva.

Material. Tabla 1.

Dimensiones. Tabla 2.

Discusión. Wilckens (1911) describió esta nueva especie e ilustró tres ejemplares depositados en el Naturhistoriska Riksmuseet (Estocolmo, Suecia). Uno de ellos corresponde a un ejemplar articulado (Wilckens, 1911, taf. 1, fig. 16; Mo 2017; Figs. 8.2 y 8.6) más largo que alto, con lúnula cóncava, umbón ubicado a un cuarto del margen anterior y superficie desgastada en la que se observan costillas comarginales finas y bajas intercaladas con costillas más altas, dispuestas a espacios regulares. Otro de los ejemplares consiste en una charnela de la valva izquierda (Wilckens, 1911, taf. 1, fig. 18; Mo 2016; Fig. 8.1) con las mismas características observadas para *R. newtoni* en el presente trabajo. El tercer espécimen ilustrado por Wilckens (1911, taf. 1, fig. 18; Mo 2018) es globoso y pequeño, y fue incluido por Zinsmeister (1984) dentro de *Eurhomalea inflata* Zinsmeister, 1984.

Zinsmeister (1984) incluyó esta especie en el género *Eurhomalea*, pero el desarrollo del diente 3a inclinado hacia atrás o ligeramente vertical y el 2a inclinado hacia atrás, así como la existencia de escudete y de una lúnula separada por un surco en *R. newtoni*, permiten ubicarla en el género *Retrotapes*.

A su vez, Zinsmeister (1984) creó hipotipos para complementar la descripción proporcionada por Wilckens (1911) e ilustró una charnela derecha y otra izquierda (Zinsmeister, 1984, pl. 7, figs. m–n). Si bien la valva izquierda coincide con la descripción proporcionada por Wilckens (1911), la charnela derecha no parecería corresponder a *R. newtoni* por observarse un diente 1 vertical, curvado hacia adelante y un diente 3a inclinado también hacia adelante, resultando casi subparalelo al cardinal anterior.

Pugaczewska (1984) y Gazdzicki y Pugaczewska (1984) mencionan a *R. newtoni* en la Formación Polonez Cove (Isla King George, Antártida), de edad oligocena temprana (Dingle y Lavelle, 1998), pero la descripción e ilustraciones proporcionadas por los autores no permiten corroborar esta asignación.

Retrotapes newtoni se diferencia del resto de las especies fósiles y recientes congénicas por la presencia de conchillas subovales, más delgadas y más pequeñas, con la lúnula menos cóncava y delimitada por un surco apenas marcado, y por presentar el diente 3a vertical o suavemente inclinado hacia atrás.

Retrotapes newtoni se distingue de *R. antarcticus* (Sharman y Newton, 1894) por ser más pequeña, más delgada y de forma suboval, con el umbón ubicado más alejado del borde anterior de la valva y por el desarrollo de una lúnula cóncava delimitada por un surco más tenue.

Retrotapes newtoni se diferencia de *R. robustus* (Stilwell y Zinsmeister, 1992) por ser más pequeña, suboval, con el umbón más cerca del borde anterior de la valva, por presentar la lúnula cóncava, el diente 2a recto y el diente 3a vertical a levemente inclinado hacia atrás.

Al igual a lo observado en *Retrotapes exalbidus*, con el aumento de la concavidad de la lúnula en *R. newtoni*, el diente 3a se va inclinando progresivamente hacia atrás, mientras que cuando la lúnula es apenas cóncava, este diente resulta vertical.

CONCLUSIONES

El género *Retrotapes* del Río, 1997 debe ser considerado un género válido, observándose a través del estudio de morfometría geométrica realizado una clara separación entre éste y el género *Eurhomalea*, al comprobarse que *R. exalbidus* y *R. lenticularis* se ubican dentro del morfoespacio de *Retrotapes* y no en el de *Eurhomalea*.

Se incluyen en *Retrotapes* a *Eurhomalea antarctica* (Sharman y Newton, 1894), *E. newtoni* (Wilckens, 1911) y *Eumarcia (Atamarcia) robusta* (Stilwell y Zinsmeister, 1992), ampliándose el rango estratigráfico de esta última desde el alomiembro *Cucullaea* I al alomiembro Campamento.

El género *Retrotapes* se habría originado en la región antártica durante el Eoceno perdurando en la Antártida hasta el Oligoceno, desde donde habría migrado hacia la Patagonia y Chile durante el Mioceno, momento en el cual alcanzó su máxima diversidad en la región. En la actualidad presenta una

distribución que abarca desde los 14°S del litoral Pacífico Oriental (Perú) hasta los 32°S del litoral Atlántico Occidental (Brasil).

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a los curadores del Naturhistoriska Riksmuseet (Estocolmo, Suecia), C. Franzén-Bengtson y J. Hagström, a M. Binnie (South Australian Museum) por las fotografías de *Frigidione permagna* y a W. Zinsmeister (Purdue University, Indiana) por cedernos parte del material estudiado en este trabajo. El presente trabajo se desarrolló en el marco del proyecto ANPCyT PICT 1839. También queremos agradecer a los revisores S. Nielsen y S. Gordillo y a M. Griffin y M. Rivadeneira por las valiosas observaciones efectuadas que ayudaron a enriquecer a esta contribución.

BIBLIOGRAFÍA

- Beu, A.G. 2009. Before the ice: Biogeography of Antarctic Paleogene molluscan faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 284: 191–226.
- Beu, A.G. y Taviani, M. 2013. Early Miocene Mollusca from McMurdo Sound, Antarctica (ANDRILL 2A drill core), with a review of Antarctic Oligocene and Neogene Pectinidae (Bivalvia). *Paleontology*, doi: 10.1111/pala.12067.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, 435 p.
- Chessel, D., Dufour, A.B. y Thioulouse, J. 2004. The ade4 package -I- One-tailed methods. *R News* 4: 5–10.
- Cossmann, M. 1920. Rectifications de nomenclature. *Revue Critique de Paléozoologie* 24: 81–83.
- Del Río, C. 1997. Cenozoic Biogeographic History of the Eurythermal Genus *Retrotapes*, New Genus (Subfamily Tapetinae) from Southern South America and Antarctica. *The Nautilus* 110: 77–93.
- Dillwyn, L.W. 1817. *A descriptive catalogue of Recent shells, arranged according to the Linnean method; with particular attention to the synonymy. Volume 2* John and Arthur Arch, London, p. 581–1092.
- Dingle, R.V. y Lavelle, M. 1998. Antarctic Peninsula cryosphere: Early Oligocene (c. 30 Ma) initiation and a revised glacial chronology. *Journal of the Geological Society of London* 155: 433–437.
- D'Orbigny, A. 1842. 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 Perou), exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833. Paléontologie. P. Bertrand, Paris, V. Levrault 3: 1–187.
- Fletcher, H.O. 1938. Marine Tertiary fossils and a description of a Recent *Mytilus* from Kerguelen Islands. *British, Australian and New Zealand Antarctic Research Expedition Reports, series A*: 101–116.
- Gallardo, M.H., González, C., Mena, C., Lomovasky, B., Morriconi, E. y Clasing, E. 2003. Allozymic variation in the clam genus *Eurhomalea* (Bivalvia: Veneriidae) along southern South American coast. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 501–507.
- Gazdzicki, A. y Pugaczewska, H. 1984. Biota of the "Pecten Conglomerate" (Polonez cove formation, Pliocene) of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Studia Geologica Polonica* 79: 60–120.
- Gordillo, S. 2006. Pleistocene *Retrotapes* del Río, 1997 (Veneridae, Bivalvia) from Tierra del Fuego, Argentina. *Ameghiniana* 43: 757–761.
- Gray, J.E. 1851. List of the specimens of British animals in the collection of the British Museum. Mollusca, Acephala and Brachiopoda. *British Museum, London* 7:1–167.
- Griffin, M. y Nielsen, S. 2008. A revision of the type specimens of Tertiary molluscs from Chile and Argentina described by d'Orbigny (1842), Sowerby (1846) and Hupé (1854). *Journal of Systematic Paleontology* 6: 251–316.
- Huber, M. 2010. 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 1 CD-ROM*, 901 p.
- Hupé, H. 1854. Malacología y conchiliología. En: C. Gay, (Ed.): *Historia física y política de Chile, Zoología 8, Atlas 2, Conchiliología: 1–6, Malacología: 1–8*. E. Thunot y Co and Lesauvage, Paris, p. 5–385
- Ihering, H. von 1897. Os molluscos dos terrenos terciários de Patagonia. *Revista del Museo Paulista* 2: 217–382.
- Ihering, H. von 1907. Les Mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé Supérieur de l'Argentina. *Anales Museo Nacional de Historia Natural Serie* 3: 1–611.
- Iredale, T. 1924. Results from Roy Bell's Molluscan collections. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 49: 179–278.
- Jukes-Browne, A.J. 1909. Application of *Gomphina*, *Marcia*, *Hemitapes*, and *Katelysia*. *Proceedings of the Malacological Society of London* 8: 223–246.
- Kappner, I. y Bieler, R. 2006. Phylogeny of venus clams (Bivalvia: Venerinae) as inferred from nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 317–331.
- Keen, M.A. 1969. Superfamily Veneracea. En: R.C. Moore, (Ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N, Bivalvia 2, Mollusca 6*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence, p. N670–N690
- Klingenberg, C.P. 2011. MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353–357.
- Lamarck, P.A. 1818. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Lanoe, Paris, 612 p.
- Lauriat-Rage, A., Carriol, R., Lozouet, P., Giret, A. y Leyrit, H. 2002. Miocene molluscs and barnacles from Mont Rond, Kerguelen Islands. *Alcheringa* 6: 251–316.
- Marenssi, S.A. 2006. Eustatically controlled sedimentation recorded by Eocene strata of the James Ross Basin, Antarctica. En: J.E. Francis, D. Pirrie, J.A. and Crame (Eds.), *Cretaceous–Tertiary high-latitude paleoenvironments, James Ross Basin, Antarctica*. Geological Society of London, Special Publication 258: 125–133.
- Marwick, J. 1927. The Veneridae of New Zealand. *Transactions of the New Zealand Institute* 57: 567–635.
- Mikkelsen, P., Bieler, R., Kappner, I. y Rawlings, T. 2006. Phylogeny of Veneroidea (Mollusca: Bivalvia) based on morphology and molecules. *Zoological Journal of the Linnean Society* 148: 439–521.
- Montes, M., Nozal, F., Santillana, S., Tortosa, F., Beamud, E. y Marenssi, S. 2010. Integrated stratigraphy of the Upper Paleocene – Eocene strata of Marambio (Seymour) island, Antarctic Peninsula. *4th. Open Science Conference CD-ROM. Abstract number* 514.
- Morriconi, E., Lomovasky, B.J., Calvo, J. y Brey, T. 2002. The reproductive cycle of *Eurhomalea exalbida* (Chemnitz, 1795) (Bivalvia: Veneridae) in Ushuaia Bay (54°50'S), Beagle Channel (Argentina). *Invertebrate Reproduction and Development* 42: 61–68.
- Nielsen, S.N. 2013. A new Pliocene mollusk fauna from Mejillones, northern Chile. *Paläontologische Zeitschrift* 87: 33–66.
- Nielsen, S.N. y Valdovinos, C. 2008. Early Pleistocene mollusks of the Tubul Formation, South–Central Chile. *The Nautilus* 122: 201–216.
- Paredes, C. y Cardoso, F. 2003. Nuevos registros de bivalvos para el Mar Peruano. *Revista Peruana de Biología* 10: 209–216.
- Philippi, R.A. 1887. *Die tertiären und quartären Versteinerungen Chiles*. F. A. Brockhaus, Leipzig, 266 p.
- Pugaczewska, H. 1984. Tertiary Bivalvia and Scaphopoda from glaciomarine deposits at Magda Nunatak, King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Studia Geologica Polonica* 79: 53–58.
- R Development Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. URL
- Rafinesque, C.S. 1815. *Analyse de la nature, ou Tableau de l'Univers et des corps organisés*. L'Imprimerie de Jean Barravecchia, Palermo, 224 p.
- Ramorino, L. 1968. Pelecypoda del fondo de la Bahía Valparaíso. *Revista de Biología marina* 13: 1–285.
- Sadler, P.M. 1988. *Geometry and stratification of uppermost Cretaceous and Paleogene units on Seymour Island, northern Antarctic Peninsula*. En: R.M. Feldmann, y M.O. Woodburne (Eds.), *Geology and paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula*. Geological Society of America Memoir 169: 303–320.

Sharman, G. y Newton, E.T. 1894. Notes on some fossils from Seymour Island, in the Antarctic regions obtained by Dr. Donald. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 37: 707–709.

Sowerby, G.B. 1835. Characters of and Observations on new Genera and Species of Mollusca and Conchifera collected by M. Cumming's collection. *Proceedings of the Zoological Society of London* 21–28, 41–48.

Sowerby, G.B. 1853. Monograph of the genus *Venus*. Supplementary Veneridae. *Thesaurus Conchyloriorum, or monographs of genera of shells, London*, 2: 703–742, plates 152–162.

Stilwell, J.D. 2000. Eocene Mollusca (Bivalvia, Gastropoda and Scaphopoda) from McMurdo Sound: systematics and paleoecologic significance. En: J.D. Stilwell, R.M. Feldmann (Eds.), *Paleobiology and paleoenvironments of Eocene rocks, McMurdo Sound, East Antarctica*. Antarctic Research Series 76: 261–320.

Stilwell, J.D. y Zinsmeister W.J. 1992. Molluscan Systematics and Biostratigraphy. Lower Tertiary La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Antarctic Research Series* 55: 77–84.

Tate, R. 1900. Description of new genera and species of Australian Mollusca (chiefly Tasmanian). *Transactions of the Royal Society of South Australia* 24: 104–108.

Wilckens O. 1911. Die Mollusken der Antarktischen Tertiär formation. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition* 3: 1–62.

Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D. y Fink, W.L., 2004. Geometric Morphometrics for Biologist: A Primer. Elsevier Academic Press, New York and London, 437 p.

Zinsmeister, W.J. 1984. Late Eocene bivalves (Mollusca) from the La Meseta Formation, collected during the 1974–1975 joint Argentine–American Expedition to Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Journal of Paleontology* 58: 1497–1527.

striatolamellatus (Ihering, 1897), *R. lenticularis* (Sowerby, 1835) y *R. exalbidus* (Dillwyn, 1817). La muestra consistió en 73 valvas derechas, de las cuales 49 pertenecen a las especies recientes y 24 a las fósiles.

Las especies miocenas *Retrotapes ninfasiensis* y *R. striatolamellatus* utilizadas para este análisis son las descritas e ilustradas por del Río (1997). Los ejemplares de las especies vivientes se encuentran alojados en la Colección de Invertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN-In). Las muestras de *R. exalbidus* provienen de Ushuaia, Isla Grande de Tierra del Fuego (MACN-In 19822) y de Puerto Quequén, Buenos Aires (MACN-In 21069). Los ejemplares de *R. lenticularis* son de Puerto San Antonio, Chile (MACN-In 12861) y de Valparaíso, Chile (MACN-In 12175). Los especímenes de *Eurhomalea rufa* pertenecen a la zona de Caldera, III Región, Chile (MACN-In 37805).

Se utilizaron 24 *landmarks* dispuestos sobre la vista interna de las valvas derechas, previamente fotografiadas con una cámara digital Canon, ubicada perpendicularmente a las valvas (Fig. 9). Se utilizaron *landmarks* de tipo 1 y 2 (*sensu* Bookstein, 1991). Los *landmarks* de tipo 1 son: (1) umbón; (2) extremo dorsal del diente 3a; (3) extremo ventral del diente 3a; (4) extremo dorsal del diente 1; (5) extremo ventral anterior del diente 1; (6) extremo ventral posterior del diente 1; (7) extremo anterior del diente 3b; (8) extremo posterior ventral del diente 3b; (9) extremo posterior dorsal del diente 3b; (10) extremo final de la ninfa; (11) extremo dorsal de la marca del músculo aductor posterior; (12) extremo ventral de la marca del músculo aductor posterior; (13) punta del seno paleal; (14) unión seno paleal con línea paleal; (15) extremo ventral de la marca del músculo aductor anterior; (16) extremo dorsal de la marca del músculo aductor anterior; (17) marca interna del surco o línea que delimita la lúnula. Los *landmarks* de tipo 2 son: (18) máxima curvatura del margen dorsal; (19) máxima curvatura entre el margen dorsal y el posterior; (20) máxima curvatura entre el margen posterior y el ventral; (21) máxima curvatura del margen ventral; (22) máxima curvatura de la línea paleal; (23) máxima curvatura del margen anterior; (24) máxima curvatura del margen charnelar (Fig. 9). El análisis de morfometría geométrica utilizando *landmarks* se realizó siguiendo los lineamientos propuestos por Zelditch *et al.* (2004).

APÉNDICE 1

Análisis de morfometría geométrica de los géneros *Retrotapes* y *Eurhomalea*

Utilizando técnicas de morfometría geométrica se analizaron las variaciones intraespecíficas de *Eurhomalea rufa* (Lamarck, 1818), *Retrotapes antarcticus* (Sharman y Newton, 1894), *R. robustus* (Stilwell y Zinsmeister, 1992), *R. newtoni* (Wilckens, 1911), *R. ninfasiensis* (del Río, 1997) (especie tipo), *R.*

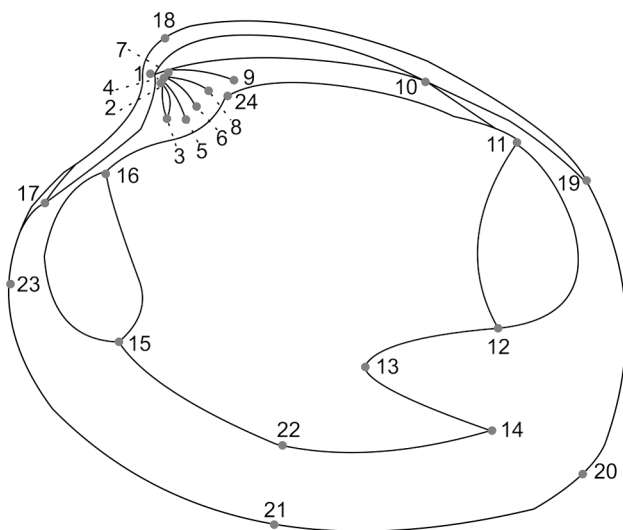
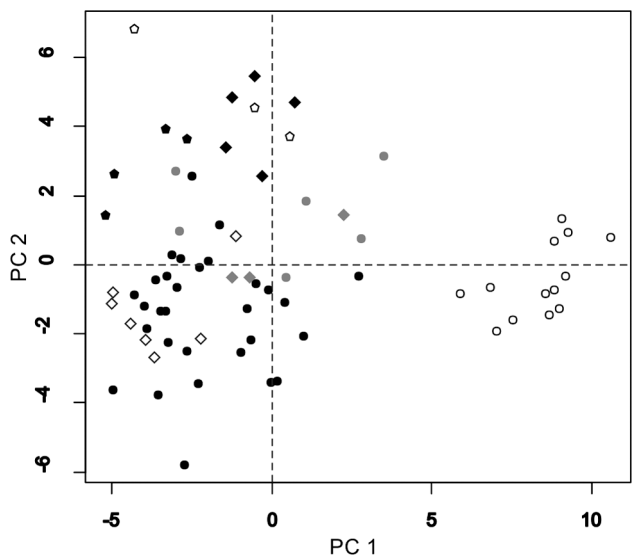


Figura 9. Configuración de *landmarks* utilizados para realizar el análisis de morfometría geométrica.



- *Eurhomalea rufa*
- *Retrotapes exalbidus*
- *Retrotapes lenticularis*
- ◊ *R. antarcticus*
- ◆ *R. robustus*
- ◆ *R. newtoni*
- ◐ *R. striatolamellata*
- ◑ *R. ninfasiensis*

Figura 10. Resultado del Análisis de Componentes Principales entre grupos de la forma de la valva obtenida a partir del análisis de morfometría geométrica.

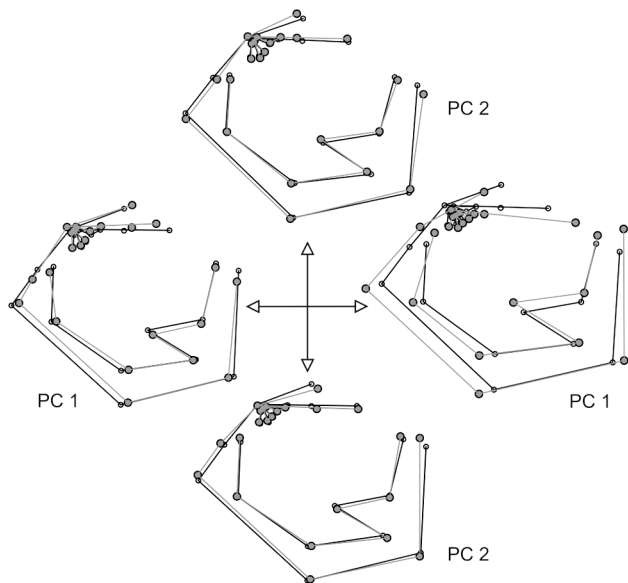


Figura 11. Variación de la forma en los extremos del primer componente principal (PC1) y del segundo (PC2). La línea negra es el consenso.

Sobre los datos obtenidos del análisis de Procrustes realizado con el programa “MorphoJ” (Klingenberg, 2011) se efectuó un análisis de componentes principales entre grupos (*bgPCA*), donde cada grupo se corresponde con una especie, utilizando el programa “R” (R Core Team, 2013) con el paquete informático *ade4* (Chessel et al., 2004).

En el análisis de forma realizado, los componentes 1 y 2 explican más del 77% de la varianza (63,41% y 14,46% respectivamente). En el primer componente los ejemplares estudiados se distribuyen en dos grupos, uno que se ubica en valores negativos y está formado por todas las especies fósiles y recientes del género *Retrotapes*, y el otro grupo que incluye solamente a la especie tipo del género *Eurhomalea*, no existiendo superposición entre ambas nubes (Fig. 10).

Hacia el extremo negativo del PC1 (*Retrotapes*) se observa que las valvas son más cortas que el promedio, con lúnulas más largas, umbón desplazado anteriormente, ninfas cortas, punto de máxima curvatura del margen dorsal desplazado anteriormente, diente 3a inclinado hacia atrás, 3b horizontal, marca del músculo aductor anterior corta e inclinada hacia atrás, y seno paleal angosto. Hacia valores positivos del PC1 (*Eurhomalea*) se observa que las valvas son mucho más largas que el promedio, con un mayor desarrollo de la región anterior, lúnula corta, umbón subcentral, punto de máxima curvatura del margen dorsal ubicado en una posición subcentral, ninfas largas, dientes pequeños y más cercanos entre sí, diente 3a inclinado hacia adelante y 3b subhorizontal, marca del músculo aductor larga e inclinada hacia adelante y seno paleal ancho. En el componente 2 se distinguen leves diferencias de largo y alto de las valvas siendo más cortas y bajas hacia el extremo negativo del eje (Fig. 11).

Las diferencias entre ambas nubes y la posición de *R. lenticularis* y *R. exalbidus* confirmarían que *Retrotapes* es un género reconocible, claramente separado de *Eurhomalea* y además, que *R. lenticularis* y *R. exalbidus* deberían ser efectivamente considerados integrantes del género a *Retrotapes* y no de *Eurhomalea*, tal como lo propusiera del Río (1997).

APÉNDICE 2

Variación intraespecífica de las especies antárticas del género *Retrotapes*

A fin de analizar si las valvas adultas delgadas y las gerontes engrosadas de *R. robustus* (Stilwell y Zinsmeister) se pueden reconocer como una única especie se realizó un estudio de morfometría geométrica analizando la variación intraespecífica existente en las especies antárticas estudiadas en el presente

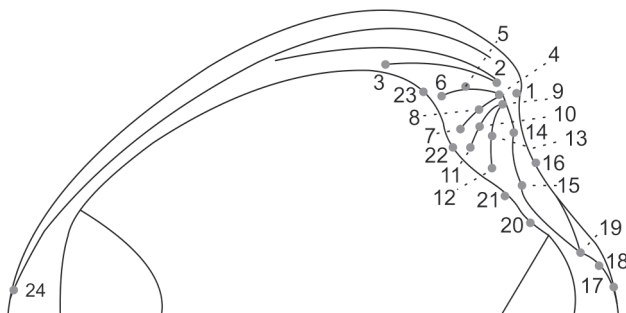


Figura 12. Configuración de landmarks utilizados para realizar el análisis de morfometría geométrica.

trabajo. La muestra constó de 24 ejemplares, seis de *R. antarcticus* (Sharman y Newton, 1894), cinco de *R. newtoni* (Wilckens, 1911) y 13 de *R. robustus* (Stilwell y Zinsmeister, 1992), incluyendo al holotipo de esta especie.

Se utilizaron 24 landmarks dispuestos sobre la cara interna de las valvas izquierdas, previamente fotografiadas con una cámara digital Canon de forma perpendicular a las valvas (Fig. 12). Se utilizaron landmarks de tipo 1 y 2 (*sensu* Bookstein, 1991), ubicados principalmente en la región charnelar. Los landmarks de tipo 1 son: (1) umbón; (2) extremo anterior del diente 4b; (3) extremo posterior del diente 4b; (4) extremo anterior del diente 2b; (6) extremo posterior dorsal del diente 2b; (7) extremo posterior ventral del diente 2b; (9) extremo anterior del diente 2a; (11) extremo posterior dorsal del diente 2a; (12) extremo posterior ventral del diente 2a; (19) marca interna del surco o línea que delimita la lúnula; (24) marca posterior del escudete. Los landmarks de tipo 2 son: (5) máxima curvatura del margen dorsal del diente 2b; (8) máxima curvatura del margen ventral del diente 2b; (10) máxima curvatura del margen posterior del diente 2a; (13) máxima curvatura del margen anterior del diente 2a; (14, 15) máxima curvatura del borde interno de la lúnula; (16) máxima curvatura del margen anterior en la zona de la lúnula; (18) máxima curvatura entre el surco que delimita la lúnula y el margen de la valva; (20 a 23) puntos de máxima curvatura del margen charnelar (Fig. 12). El marco teórico de los análisis de morfometría geométrica utilizando landmarks corresponde al propuesto por Zelditch et al. (2004).

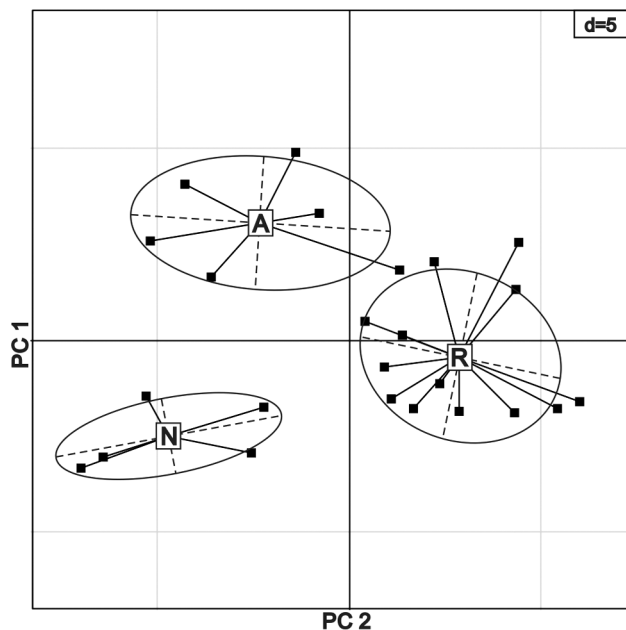


Figura 13. Proyecciones de los individuos sobre el plano definido por los ejes del Análisis de Componentes Principales entre grupos.

Los procedimientos metodológicos y programas utilizados son similares a los detallados en el Apéndice 1 de este trabajo.

En el análisis de forma realizado los componentes 1 y 2 explican el 100% de la varianza (73,60% y 26,40% respectivamente). Se observan tres agrupaciones diferentes, cada una correspondiente a una de las tres especies incluidas en el análisis. Hacia los valores negativos del primer componente se ubica *R. newtoni*, hacia los valores positivos lo hace *R. robustus* y en una posición intermedia se encuentra *R. antarcticus*. En el segundo componente se observa que hacia los valores negativos del mismo se ubica *R. newtoni* y hacia los positivos *R. antarcticus*, mientras que *R. robustus* ocupa una posición intermedia (Fig. 13).

Es importante destacar que tanto los ejemplares adultos delgados, como los gerontes gruesos correspondientes a *R. robustus* se distribuyen en la misma zona del morfoespacio, lo que ratificaría las asignaciones realizadas en el presente trabajo en base a observaciones cualitativas. En particular hay que destacar la posición del holotipo, un ejemplar geronte que se aleja un poco de este agrupamiento, ubicándose cerca de un ejemplar de *R. antarcticus* que también se aleja de la distribución de su especie. Ambos ejemplares son ge-

rontes y los más gruesos registrados en los ejemplares estudiados de ambas especies. Como ya se discutió en el presente trabajo los ejemplares gerontes de *R. robustus* poseen un margen lunular convexo, al igual que los ejemplares de *R. antarcticus*, por esto las posiciones de los landmarks 14, 15, 16, 17, 18 y 19 son muy similares, lo que ocasionaría que estos ejemplares ocupen lugares cercanos en el morfoespacio.

doi: 10.5710/AMEGH.02.12.2013.1166

Recibido: 26 de julio de 2013

Aceptado: 02 de diciembre de 2013