

**Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
Universidad Nacional de La Plata**



**Moluscos y paleoambientes del  
Pleistoceno Tardío- Holoceno en la cuenca  
media e inferior del río Salado,  
provincia de Buenos Aires**

**Tesista: Lic. María Florencia Pisano**

**Director: Dr. Enrique Eduardo Fucks**

**Co-Director: Dr. Claudio Germán De Francesco**

**Tesis presentada para optar por el título de  
Doctor en Ciencias Naturales**

**2014**

## *Dedicatoria*

---

*Esta tesis está dedicada muy especialmente  
a mis hermanos Seba y Cami  
Por su cariño, compañía y apoyo incondicional!*

“Cuando creíamos que teníamos todas las respuestas, de pronto,  
Cambiaron todas las preguntas”

Mario Benedetti

## *Agradecimientos*

---

La realización de esta tesis hubiese sido imposible sin la ayuda de muchas personas, y a todas ellas quiero agradecerles!

A mis directores Enrique y Claudio, por acompañarme en este proceso y hacerlo una experiencia gratificante, gracias por la paciencia de estos últimos meses y por haber aguantados estoicos o al menos en silencio mi impaciencia y ataques de locura. Quisiera agradecerle desde lo personal a Claudio por aceptar dirigirme en un momento muy complicado de mi carrera, y a Enrique por alentarme a seguir adelante y ayudarme a pisar tierra firme cuando el mar estaba revuelto. Por los asados, los Km recorridos y por la Vitarita que siempre nos acompaña y dejó tirados en cualquier lado!!

A los Doctores Claudia Del Río, Sergio Martínez y Miguel Griffin quienes oficiaron de jurados de esta tesis. Gracias por sus aportes, comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar mucho esta versión final.

Gracias a los Latyres por la ayuda con las dataciones y por la compañía durante las salidas al campo. Al Tano, Melisa, Mariel y a mis compañeras de Geología de Cuaternario por las charlas, los momentos compartidos y las galletitas robadas....

A Eleonor Tietze, Diego Balseiro, Javier Garcia y Nadsoon Simoes por ayudarme a resolver problemas estadísticos, y darme ideas cuando las mías habían desaparecido!!

A Sergio Miquel, Anita Carignano, Belén Semeñiuk y Mariel Luengo por prestarme un poco de su tiempo, paciencia y pulso!

A mis amigos y compañeros: Bele, Re, Poli, Solci, Nadita, Mari, Juli, Dia, Javi, Guille, Nati, Alvarito, Maga, Flor, Juni, Ceci, Lau, Migue, Pablo y Anabella. Por acompañarme, apoyarme y compartir conmigo tantos buenos y malos momentos.

Porque el destino nos quería unidos, juntos y revueltos!

Gracias a Bel y a toda su familia: a Gra, Esteban, Mari, Telmo, Nico y Maga por aceptarme como una integrante más, y sobre todo por prestarme a Anita, Flopa y Carola como si fuesen mis sobris.

A los niños de mi vida que me llenan de amor y sonrisas: A Anucha, Valen, a la Flopa, Carolita, Paloma, Fini, Isi y Toto perdón por apretujarlos tanto, incluso desde la panza!

Por último y muy especialmente a mis viejos Ana y Felix gracias por todo y principalmente por la libertad que me dieron para elegir mí camino.

A mis hermanos Seba y Cami porque supieron ocupar los baches que yo deje vacios por la distancia, gracias por quererme y entenderme incondicionalmente.

A mis Nonos: Donato, María y Donata: por ser un ejemplo de alegría infinita, coraje y persistencia, tres cosas sin las cuales es difícil seguir adelante.

A Bel por ser mi hermana de alma, gracias por tanta paciencia.

Y para vos Gordo lindo, todo mi amor y mi recuerdo...

Gracias a Conicet por darme la posibilidad de hacer lo que más me gusta, y a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo que después de tantos años se transformo en mi segundo hogar!

---

## ÍNDICE GENERAL

---

### Resumen en español

### Resumen en inglés

<b><u>CAPÍTULO I</u>: INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	1-4
<b><u>CAPÍTULO II</u>: ESTUDIOS PREVIOS</b>	5-16
Antecedentes estratigráficos	5
Antecedentes paleontológicos	11
Antecedentes paleoclimáticos	13
<b><u>CAPÍTULO III</u>: ÁREA DE ESTUDIO</b>	17-23
Cuenca del río Salado	17
Marco tectónico	17
Ubicación y marco geomorfológico	19
Clima de la región	20
Río Salado	21
<b><u>CAPÍTULO IV</u>: MATERIALES Y MÉTODOS</b>	24-45
Toma de muestras	24
Secciones estudiadas	28
Localidad Puente Romero	28
Loc. Puente Gorch	29
Loc. Estancia La Cincuenta	31
Loc. Los Horneros	31
Loc. Termas de General Belgrano	33
Loc. Estación Río Salado	34
Loc. Puente Las Gaviotas	34
Loc. Puente El Venado	36
Loc. Estancia La Postrera	38
Loc. Estancia Buena Vista de Guerrero	38
Esquema litológico	40
<b><u>CAPÍTULO V</u>: ANÁLISIS AUTOECOLÓGICO</b>	46-63
Introducción	46
Especies encontradas	
<i>Pomacea canaliculata</i>	48
<i>Heleobia parchappii</i>	50
<i>Heleobia australis</i>	51
<i>Lymnaea viator</i>	52
<i>Antillorbis nordestensis</i>	54
<i>Biomphalaria peregrina</i>	54
<i>Drepanotrema heloicum</i>	55
<i>Uncancylus concentricus</i>	56
“ <i>Stenophysa marmorata</i> ”	57

<i>Succinea meridionalis</i>	58
<i>Miradiscops brasiliensis</i>	58
Conclusiones	59
<b><u>CAPÍTULO VI: ANÁLISIS PALEOECOLÓGICO</u></b>	<b>64-88</b>
Introducción	64
Metodología para estimar la diversidad	65
Índices de diversidad	65
Métodos de ordenación y clasificación para estimar la diversidad $\beta$	67
Materiales	68
Resultados	69
Diversidad $\alpha$	70
Diversidad $\beta$	81
Discusión	85
Conclusiones	88
<b><u>CAPÍTULO VII: ANÁLISIS TAFONÓMICO</u></b>	<b>89-107</b>
Introducción	89
Material examinado	91
Metodología	91
Resultados	95
Atributos tafonómicos: comparación entre especies	95
Cambios espacio- temporales	98
Densidad y Grados Tafonómicos	100
Discusión	101
Conclusiones	104
<b><u>CAPÍTULO VIII: RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL</u></b>	<b>108-131</b>
Introducción	108
Materiales	109
Análisis de los datos	111
Resultados	112
Composición de los ensambles por localidad	112
Cambios en los ensambles a lo largo del espacio y tiempo	116
Interpretación Paleoambiental	121
Evolución Paleoambiental	126
Interpretación Paleoclimática	129
<b><u>CAPÍTULO IX: CONCLUSIONES FINALES</u></b>	<b>132</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>135</b>
<b>ANEXOS</b>	<b>153</b>

## INDICE DE FIGURAS

<b>Figura 2.1:</b> Principales esquemas litoestratigráficos desarrollados en sedimentos fluvio-lacustres para la Cuenca del río Salado.	<b>8</b>
<b>Figura 2.2:</b> Estadios Isotópicos de oxígeno que permiten reconocer las numerosas fluctuaciones entre periodos cálidos y fríos durante el Cuaternario.	<b>13</b>
<b>Figura 3.1:</b> Elementos estructurales del ámbito bonaerense.	<b>18</b>
<b>Figura 3.2:</b> Delimitación de la Cuenca del Salado y ubicación particular del área de estudio.	<b>18</b>
<b>Figura 3.3:</b> En el mapa se indican las subregiones de la llanura Pampeana.	<b>22</b>
<b>Figura 3.4:</b> Mapa marcando los principales afluentes y cursos (A), y lagunas (B) vinculados al río Salado. El área resaltada corresponde a la zona de estudio.	<b>23</b>
<b>Figura 4.1:</b> Metodología de muestreo. Arriba muestreo estratificado y aleatorio. Abajo extracción de testigos continuos.	<b>25</b>
<b>Figura 4.2:</b> Ubicación de las localidades estudiadas.	<b>28</b>
<b>Figura 4.3:</b> Perfil estratigráfico de la localidad A: Puente Romero y B: Puente de Gorch.	<b>30</b>
<b>Figura 4.4:</b> Perfil estratigráfico en la localidad A: Estancia La Cincuenta y B: Los Horneros.	<b>32</b>
<b>Figura 4.5:</b> Perfil estratigráfico de la localidad A: Termas de General Belgrano y B: Estación Río Salado.	<b>35</b>
<b>Figura 4.6:</b> Perfil estratigráfico en la localidad Puente Las Gaviotas.	<b>36</b>
<b>Figura 4.7:</b> Perfil estratigráfico de la localidad Puente El Venado	<b>37</b>
<b>Figura 4.8:</b> Perfil estratigráfico de la localidad A: Ea. La Postrera y B: Ea. Buena Vista de Guerrero.	<b>39</b>
<b>Figura 5.1:</b> Clasificación de las especies adoptada de Bouchet y Rocroi (2005).	<b>47</b>
<b>Figura 6.1:</b> Variación en los índices de Shannon (H, arriba), dominancia (D, abajo línea entera) y equitatividad (J, abajo, línea partida) en las distintas localidades.	<b>77</b>
<b>Figura 6.2:</b> Valores totales de los índices de diversidad obtenidos en las localidades.	<b>78</b>
<b>Figura 6.3:</b> Box plots muestran la mediana, primer, tercer cuartil y las líneas verticales indican la desviación estándar de los datos.	<b>80</b>
<b>Figura 6.4:</b> Dendrograma obtenido a partir del análisis de agrupamiento utilizando el coeficiente de Bray Curtis.	<b>82</b>
<b>Figura 6.5:</b> Análisis de Correspondencia, donde se representan los distintos ensambles analizados	<b>84</b>
<b>Figura 7.1:</b> Representación de las características generales consideradas en las conchas de <i>H. parchappii</i> y <i>H. australis</i> para reconocer los distintos grados tafonómicos.	<b>93</b>
<b>Figura 7.2:</b> Tafograma ternario. Modelo en donde cada esquina representa un grado tafonómico particular, modificado de Kowalewski et al. (1995).	<b>94</b>
<b>Figura 7.3:</b> Tafograma ternario mostrando la variación en la fragmentación entre (a) localidades y (b) unidades litológicas.	<b>95</b>
<b>Figura 7.4:</b> Tafograma ternario mostrando la variación en la corrosión de <i>H. parchappii</i> : a1) por localidad, a2) por unidades litológicas, y de <i>H. australis</i> : b1) por localidad, b2) por unidades litológicas.	<b>97</b>
<b>Figura 7.5:</b> Box plots con los valores de alteración de la superficie externa (corrosión y lustre) entre las especies analizadas (Hp= <i>Heleobia parchappii</i> , Ha= <i>Heleobia australis</i> ).	<b>97</b>
<b>Figura 7.6:</b> Tafograma ternario mostrando la variación en el lustre de <i>H. parchappii</i> : a1) por localidad, a2) por unidades litológicas, y de <i>H. australis</i> : b1) por localidad, b2) por unidades litológicas.	<b>98</b>
<b>Figura 7.7:</b> Box plots mostrando la variación de los atributos tafonómicos (fragmentación arriba, corrosión y lustre abajo) a través de las localidades.	<b>99</b>

<b>Figura 7.8:</b> Box plots mostrando los valores medios de a= fragmentación, b= corrosión y c= lustre entre las distintas unidades litológicas.	<b>100</b>
<b>Figura 7.9:</b> Depósitos cuaternarios del río Salado: 1 Loc. Termas de Gral. Belgrano y 2 Estación Río Salado. 3 Depósitos de inundación actual: a Loc. Los Horneros y b Loc. Termas de Gral. Belgrano.	<b>103</b>
<b>Figura 8.1:</b> Ubicación general e imágenes QuickBird de las localidades de donde se extrajeron los testigos continuos.	<b>110</b>
<b>Figura 8.2:</b> Perfiles en profundidad indicando la abundancia absoluta de cada especie en las localidades analizadas.	<b>114</b>
<b>Figura 8.3:</b> Escalamiento Multidimensional No Métrico: A por Localidad y B: por Unidad.	<b>119</b>
<b>Figura 8.4:</b> Perfiles en profundidad indicando las abundancia totales de las especie en las localidades analizadas.	<b>128</b>

## INDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1:</b> Edades radiocarbónicas expresadas en años AP para la Unidad A.	<b>41</b>
<b>Tabla 2:</b> Edades radiocarbónicas expresadas en años AP y calibradas obtenidas para la Unidad B.	<b>41</b>
<b>Tabla 3:</b> Edades radiocarbónicas expresadas en años AP y calibradas obtenidas para la Unidad C.	<b>43</b>
<b>Tabla 4:</b> Edades radiocarbónicas expresadas en años AP y calibradas obtenidas para la Unidad D.	<b>44</b>
<b>Tabla 5:</b> Edades radiocarbónicas y calibradas expresadas en años AP para el geosuelo La Pelada.	<b>44</b>
<b>Tabla 6:</b> Número de individuos recuperados en cada localidad.	<b>60</b>
<b>Tabla 7:</b> Presencia de las diferentes especies en las unidades litológicas de cada localidad.	<b>60</b>
<b>Tabla 8:</b> Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad Puente Romero.	<b>72</b>
<b>Tabla 9:</b> Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad Puente Gorch.	<b>72</b>
<b>Tabla 10:</b> Abundancias absolutas, totales de las especies encontradas en la localidad Ea. La Cincuenta y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.	<b>73</b>
<b>Tabla 11:</b> Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad Los Horneros y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.	<b>73</b>
<b>Tabla 12:</b> Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad Termas de Belgrano y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.	<b>74</b>
<b>Tabla 13:</b> Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad Estación Río Salado y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.	<b>74</b>
<b>Tabla 14:</b> Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad Puente Las Gaviotas y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.	<b>75</b>
<b>Tabla 15:</b> Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad Puente El Venado y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.	<b>75</b>
<b>Tabla 16:</b> Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad Ea. La Postrera y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras. .	<b>76</b>
<b>Tabla 17:</b> Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad Ea. Buena Vista de Guerrero y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras. .	<b>76</b>
<b>Tabla 18:</b> Resumen con los valores totales de los índices de diversidad calculados en las localidades.	<b>78</b>
<b>Tabla 19:</b> Comparación de los índices calculados por rarefacción entre unidades litológicas: $X^2$ = valor de la prueba de Kruskal-Wallis, g.l. = grados de libertad.	<b>80</b>
<b>Tabla 20:</b> Criterio utilizado para la caracterización de los grados tafonómicos de cada atributo. Grado 0	

"bueno", Grado 1 "regular" y Grado 2 "pobre".	92
<b>Tabla 21:</b> Resumen de frecuencias absolutas para cada grado y valores obtenidos de los Grados Tafonómicos de cada atributo.	105
<b>Tabla 22:</b> Resultados del análisis de similitudes (ANOSIM) y comparaciones pareadas entre localidades y unidades.	117
<b>Tabla 23:</b> Resultados de ANOSIM de una vía en cada localidad.	117
<b>Tabla 24:</b> Resultados de ANOSIM de una vía en cada unidad estratigráfica.	120
<b>Tabla 25:</b> Especies características que definen la similitud en cada localidad, resultados obtenidos con la rutina SIMPER.	120
<b>Tabla 26:</b> Especies características que definen la similitud entre unidades, resultados obtenidos con la rutina SIMPER. .	120

## INDICE DE LÁMINAS

<b>Lámina 1:</b> Figura 1 <i>Pomacea canaliculata</i> , 2 <i>Heleobia parchappii</i> , 3 <i>Heleobia australis</i> , 4 <i>Lymnaea viator</i> , 5 <i>Antillorbis nordestensis</i> , 6 <i>Biomphalaria peregrina</i> .	61
<b>Lámina 2:</b> Figura 1 <i>Drepanotrema heloicum</i> , 2 <i>Uncancylus concentricus</i> , 3 <i>Stenophysa marmorata</i> , 4 <i>Succinea meridionalis</i> , 5 <i>Miradiscops brasiliensis</i> .	62
<b>Lámina 3:</b> Figura A <i>Anomalocardia brasiliana</i> , B <i>Carditamera guppy</i> , C <i>Mactra isabelleana</i> , D <i>Tagelus plebeius</i> , E <i>Buccinanops</i> sp, F <i>Olivella puelcha</i> , G <i>Acteocina candei</i> .	63

## INDICE DE ANEXOS

<b>Anexo A:</b> Se menciona la profundidad (Prof.) a la que fueron extraídas las muestras, junto a las abundancias absolutas de las distintas especies y las secciones reconocidas en la localidad Buena Vista de Guerrero.	153
<b>Anexo B:</b> Se menciona la profundidad, abundancias absolutas de las especies y las secciones reconocidas en la localidad Pte. Las Gaviotas.	155
<b>Anexo C:</b> Se menciona la profundidad, abundancias absolutas de las especies y las secciones reconocidas en la localidad Estación Río Salado.	157
<b>Anexo D:</b> Se menciona la profundidad, abundancias absolutas de las especies y las secciones reconocidas en la localidad Los Horneros.	159
<b>Anexo C:</b> Se menciona la profundidad, abundancias absolutas de las especies y las secciones reconocidas en la localidad Pte. Romero.	160
<b>Anexo F:</b> Especies que más contribuyen a la disimilitud entre localidades **diferencias significativas $p < 0,05$ .	162
<b>Anexo G:</b> Especies que más contribuyen a la disimilitud entre unidades de una misma localidad.	163
<b>Anexo H:</b> Especies que más contribuyen a la disimilitud entre unidades de distintas localidades.	164

## RESUMEN

Los moluscos son componentes principales tanto de las comunidades dulceacuícolas modernas, como de los depósitos continentales cuaternarios. Las investigaciones paleontológicas sobre moluscos realizadas en ámbitos continentales, se encuentran sesgadas hacia ambientes lénticos (lagos y lagunas), mientras que la fauna de los ambientes fluviales ha sido menos estudiada.

El objeto de estudio de esta tesis fueron, los ensambles de moluscos continentales cuaternarios de la cuenca media e inferior del río Salado, y se consideraron distintas líneas de evidencias (e.g. estructura de los ensambles, análisis tafonómicos, cronológicos), que permitieron explorar desde diferentes aspectos a estas asociaciones para, finalmente, reconstruir los paleoambientes y las condiciones paleoclimáticas que imperaron en esta región.

El área de estudio ocupó el sector medio e inferior del río Salado, desde la laguna Las Flores Grandes hasta el canal aliviador N° 15, en el centro-este de la provincia de Buenos Aires. La sección analizada comprendió una longitud aproximada de 230 km en la cual fueron elegidas 10 localidades, en ellas se identificaron cuatro unidades litológicas que se denominaron, de la base al techo como: Unidad A, de edad Pleistoceno Tardío (entre 14.120-12.100 años A.P.), la unidad B del Holoceno Temprano y Medio (9.570- 4.530), la unidad C se encuentra en el sector superior de todos los perfiles analizados y corresponde al Holoceno Tardío (<3000 años A.P.), y fue individualizada en las localidades ubicadas en el sector terminal del curso, la unidad D que corresponde a sedimentos estuáricos de la última transgresión (MIS1).

Se recuperaron cerca de 70000 ejemplares pertenecientes a ocho especies de gasterópodos de agua dulce: *Pomacea canaliculata*, *Heleobia parchappii*, *Lymnaea viator*, *Antillorbis nordestensis*, *Biomphalaria peregrina*, *Drepanotrema heloicum*, *Uncancylus concentricus* y "*Stenophysa marmorata*" y a dos especies terrestres: *Succinea meridionalis* y *Miradiscops brasiliensis*. Además se encontraron 11 especies de ambientes estuáricos y marinos entre las que destaca *H. australis*. Al analizar las abundancias relativas de las especies se encontró que el 99,75% del total está representado solamente por cuatro especies: *H. parchappii* contribuye con el 86,21 % (N=62162 ejemplares), seguido por *H. australis* 6,70% (N=4832), *B. peregrina* 5,40% (N=3896) y *S. meridionalis* 1,45% (N=1045).

Temporalmente, se encontró un enriquecimiento en el número de especies hacia los sedimentos más modernos, mientras los componentes de diversidad  $\alpha$  analizados (índices de Shannon-Wiener, dominancia de Simpson y equitatividad de Pielou =  $H'$ ,  $D$  y  $J$  respectivamente) no mostraron cambios estadísticamente significativos ( $H'$   $p=0,22$ ;  $D$   $p=0,12$  y  $J$   $p=0,11$ ). Espacialmente, fue posible observar la presencia de ensambles con los más altos valores de  $H'$  y  $J$  en el sector superior, mientras en el sector inferior el componente importante fue la riqueza de especies y la ausencia de ensambles monoespecíficos. Si bien la abundancia en el número de individuos recuperados es máxima en algunas de las localidades del sector intermedio, este atributo no siguió un patrón particular. Al evaluar la diversidad  $\beta$ , mediante métodos de agrupamiento, se pudieron identificar distintas asociaciones en función principalmente de la abundancia de las especies mayoritarias.

Se analizó el estado de preservación de más de 7000 especímenes pertenecientes a *H. parchappii* y *H. australis*, teniendo en cuenta el grado de fragmentación y la alteración de la superficie externa (lustre y corrosión). El 83% de las muestras mostró baja fragmentación, en el caso de la corrosión más del 60 % presentan buena preservación, encontrándose además, diferencias significativas entre ambas especies, siendo *H. australis* la que siempre presentó valores más altos. Por último al considerar el lustre, cualitativamente se observó que mientras para *H. parchappii* éste fue principalmente bueno-regular, y la mayor pérdida de brillo se produjo en ejemplares de *H. australis* con valores de regulares a pobre.

A lo largo del gradiente espacial, se observó que, la fragmentación muestra sus valores máximos en la localidad Puente de Gorch situada aguas arriba, y se mantiene estable en los sitios ubicados aguas abajo; para la alteración de la superficie externa no se hallaron diferencias significativas entre localidades, si bien los valores máximos se encontraron en Los Horneros, la tendencia general fue el aumento en la pérdida de lustre y signos de corrosión en las localidades cercanas a la desembocadura.

También se observó que la densidad se correlacionó negativamente con la fragmentación (Spearman  $r = -0,36$ ) y la corrosión ( $r = -0,33$ ). Y los niveles con alta concentración de conchillas, principalmente de *H. parchappii* y con restos bien preservados podrían evidenciar episodios de crecida del río y horizontes de

inundación, caracterizado como un evento rápido, de gran acumulación y poco transporte en la planicie de inundación.

Por último, para realizar las reconstrucciones paleoambientales y paleoclimáticas se seleccionaron cinco localidades y de cada una de ellas se extrajeron testigos continuos muestreados sistemáticamente, a intervalos de 5 a 10 cm. Los datos de abundancia de especies fueron analizados con distintas aproximaciones estadísticas: ANOSIM, Simper, NMDS que permitieron evaluar la existencia de variaciones temporales y espaciales en los ensambles de moluscos. Los resultados obtenidos con ANOSIM indican que existe diferencia en la composición malacológica entre las localidades ( $R_{total}=0,29$ ;  $p<0,01$ ) y unidades ( $R_{total}=0,42$ ;  $p<0,01$ ) analizadas. Temporalmente las máximas diferencias fueron encontraron entre las unidades D y A, además la unidad B mostró ser similar en las distintas localidades ( $R_{total}=0,73$ ;  $p=0,61$ ), mientras los ensambles recuperados de la unidad C muestran mayor variabilidad y la diferencia radica en las distintas abundancias que presenta, principalmente, *H. parchappii*. Se encontró que existe una baja heterogeneidad taxonómica, tanto a nivel espacial como temporal ya que sólo una especie (*H. parchappii*) generó siempre más del 50% de la similitud dentro de los grupos.

A partir de la información obtenida se han podido inferir que durante el Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano (entre 13 -11 ka A.P.) los ensambles recuperados se encuentran compuestos por escasos restos de moluscos y se caracterizan por su baja riqueza específica y abundancia. Durante el Holoceno Medio, aumenta el registro de moluscos en el área y los ensambles presentan mayor diversidad. Este lapso temporal incluye, además, los depósitos de la última ingresión marina (MIS 1, Unidad D), los ensambles recuperados se destacan por exhibir la mayor riqueza específica, ya que reúne especies que presentan distintos requerimientos ambientales en los mismos depósitos. Esto se debe a la acumulación en un mismo sitio, de generaciones de diferentes ensambles que van cambiando en el tiempo a medida que el ambiente modificaba sus características, principalmente por el avance y retroceso del mar.

Los ensambles recuperados en sedimentos del Holoceno Tardío, presentan una alta riqueza de especies de agua dulce, terrestres y de hábitos anfíbios. Además se han identificado distintos episodios de inundación especialmente a partir de los últimos

1.700 años A.P.. Por lo tanto los eventos de sequías e inundaciones característicos que afectan en la actualidad a la zona de influencia del río Salado podrían ser extrapolados también al menos hasta el Holoceno Tardío.

### ABSTRACT

Molluscs are main components of modern freshwater communities and Quaternary continental deposits. The paleontological investigations about mollusks conducted in continental areas, are biased towards lentic environments (lakes and ponds), while the fauna of fluvial environments has been less studied.

The object of study of this thesis was of the quaternary molluscan assemblages, of the middle and lower Salado river basin, through different evidences (e.g., structure of the assemblages, taphonomical and chronological analyses), in order to eventually reconstruct the paleoenvironmental and paleoclimatic conditions in which they lived.

The study area occupies the middle and lower sector of the Salado River basin, from the Las Flores Grandes Lake up to the relief channel N ° 15, in central-eastern of the Buenos Aires province. The analyzed section comprised a length of about 230 km, in which were elected 10 locations, in which four lithostratigraphic units were identified, from bottom to top as: Unit A includes Late Pleistocene sediments (between 14,120–12,100 years B.P.), Unit B deposited during the early and Middle Holocene (9,570 – 4,530 years B.P.), Unit C corresponds to the late Holocene (<3,000 years B.P.); and Unit D, was recognized in areas located at the mouth of the river, and corresponds to estuarine sediments accumulated during the last transgression (MIS1).

About 70,000 specimens belonging to eight species of freshwater gastropods were recovered: *Pomacea canaliculata*, *Heleobia parchappii*, *Lymnaea viator*, *Antillorbis nordestensis*, *Biomphalaria peregrina*, *Drepanotrema heloicum*, *Uncancylus concentricus* y “*Stenophysa marmorata*” and two terrestrial species: *Succinea meridionalis* y *Miradiscops brasiliensis*. In addition, 11 species from estuarine and marine environments were found, among which *Heleobia australis* is the most outstanding. When analyzing the relative abundances of the species, 99.75% is represented by only four species: *H. parchappii* contributes with 86.21% (N=62,162 specimens), followed by *H. australis* 6.70% (N=4,832), *B. peregrina* 5.40% (N=3,896) and *S. meridionalis* 1.45% (N=1,045).

Temporally, was founded an evident enrichment in the number of species towards the modern units, whereas the analyzed components of  $\alpha$  diversity (the indexes of Shannon-Wiener, dominance of Simpson and uniformity of Pielou =  $H'$ ,  $D$  and  $J$  indexes respectively) showed no significant differences among them ( $H'$ :  $p=0.22$ ;  $D$ :  $p=0.12$  and  $J$ :  $p=0.11$ ). Spatially, was possible to observe the presence of assemblages with of the highest  $H'$  and  $J$  values in the upper section, whereas in the lower sector the specific richness and the absence of monospecific assemblages were the significant component. Although abundance in the number of recovered individuals was high in some localities of the intermediate sector, this attribute did not follow a particular pattern. In assessing the  $\beta$  diversity, by cluster analysis different associations, could be identified depending mainly on the abundance of the major species.

The preservation of more than 7,000 specimens belonging to *H. australis* and *H. parchappii* was also analyzed, considering the degree of fragmentation and alteration of the outer surface (luster and corrosion) suffered by the shells. The 83% of the samples showed low fragmentation, and concerning corrosion, more than 60% were catalogued as with good preservation; also significant differences between the two species were found, being the values of *H. australis* always the highest. Finally, when considering the luster, qualitatively that of *H. parchappii* was mainly good to regular, whereas the highest loss of luster occurs mainly in specimens of *H. australis*, it can be regarded as regular to poor.

Regarding the trend of the attributes along the spatial gradient, it was observed that fragmentation had the highest values at Puente de Gorch, upstream, and was stable downstream. No significant differences were observed for the alteration of the outer surface among localities, being the maximal values in Los Horneros, and the overall trend is towards the increase in the loss of luster and signs of corrosion in localities near the river mouth.

Density of individuals was negatively correlated with fragmentation (Spearman  $r=-0.36$ ) and corrosion ( $r=-0.33$ ). The beds with high concentration of well preserved shells (mainly of *H. parchappii*) may reveal flooding episodes, characterized as rapid events of great accumulation and little transport in the flood plain.

Finally, for paleoenvironmental and paleoclimatic reconstructions, five localities were selected. A continuous core was obtained for each locality, which was sampled systematically at intervals of 5 to 10 cm. The abundance species was analyzed from statistically using: ANOSIM, Simper and NMDS, which allowed the assessment of temporal and spatial variations in the molluscan assemblages.

The results obtained with ANOSIM indicate that, there is difference in malacological composition among localities ( $R_{total}=0.29$ ;  $p<0.01$ ) and units ( $R_{total}=0.42$ ;  $p<0.01$ ). Temporally, the maximal differences were found between units D and A, unit B proved to be similar in the different localities ( $R_{total}=0.73$ ;  $p=0.61$ ), whereas the assemblages recovered from unit C displayed larger variability, being the difference in the abundances, mainly of *H. parchappii*. Besides, there is a low taxonomic heterogeneity, both spatially and through time, since a single species (*H. parchappii*) generated always more than 50% of the similarity within groups.

Consequently, it can be concluded that during the Late Pleistocene-Early Holocene (between 13 - 11 ky B.P.) the recovered assemblages are composed by scarce molluscan remains, and are characterized by their low specific richness and abundance. During Middle Holocene (between 11,000 and 5,600 years B.P.) increases molluscs record in the area and with higher diversity. In addition, this temporal interval includes the deposits of the last marine ingression (MIS1), in which the assemblages show the highest specific richness gathering species with different environmental requirements in the same deposits. This is because in one locality, different assemblages have been accumulated, following the changes of the environment over time mainly due to the advance and withdrawal of the sea.

During the Late Holocene the assemblages show high richness of freshwater, terrestrial and amphibian species. In addition, different flooding events have been identified, especially since the last 1,700 years B.P. Therefore the characteristic droughts and flooding events currently affecting the area of influence of the Salado River may also be extrapolated at least to the late Holocene.

---

## **CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN**

El presente trabajo de tesis está orientado al desarrollo de investigaciones malacológicas en los sedimentos, principalmente, continentales depositados durante el Pleistoceno Tardío –Holoceno, en parte de la cuenca del río Salado, provincia de Buenos Aires, centro-este de la región Pampeana.

Los moluscos presentan a nivel mundial entre 80.000 y 100.000 especies descritas y son, después de los artrópodos, el segundo filum más diverso. Los moluscos no marinos, representados por bivalvos y gasterópodos, constituyen cerca del 25 % del total, siendo alrededor de 24.000 y 7.000 el número de especies terrestres y de agua dulce, respectivamente (Lydeard *et al.*, 2004), aunque este número podría aumentar si se tienen en cuenta las que permanecen aún desconocidas. Strong *et al.* (2008) contabilizaron cerca de 4.000 especies válidas de gasterópodos de agua dulce aunque reconocieron que el número real podría llegar a 8.000. Por ejemplo, en el caso de los Rissooidea que presentan una amplia distribución en Sudamérica y Argentina, los autores determinaron que las aproximadamente 1.000 especies descritas, hasta el momento, representarían tan sólo el 25% de la diversidad real del grupo, por lo tanto, a pesar del trabajo realizado para conocer y estimar la diversidad de los moluscos en los ambientes continentales quedan aún muchas incertidumbres.

Los bivalvos y gasterópodos han conquistado con éxito los ambientes de agua dulce, a pesar de que estos ámbitos resultan más complejos que los marinos debido a las fluctuaciones que ocurren en los niveles y corrientes de agua, y a las variaciones en la composición química del medio (Dillon, 2004). Hoy es posible encontrarlos en todos los continentes y en una muy amplia variedad de hábitats, ya que pueden vivir sumergidos en el agua o sobre vegetación flotante, en ambientes con variaciones de caudal, desde aguas estancadas a cascadas, otros son capaces de soportar breves periodos fuera del agua o incluso, tolerar períodos prolongados de desecación. Sin embargo, los moluscos de agua dulce y terrestre han recibido menos atención que aquellos que habitan en ambientes

marinos (Supian y Ikhwanuddin, 2002), a pesar de la importancia sanitaria y económica que presentan algunas familias.

Además de su importancia como componentes principales de las comunidades dulceacuícolas modernas, los bivalvos y gasterópodos constituyen los fósiles mayoritarios en los depósitos continentales cuaternarios (Sparks, 1961) y se encuentran en una amplia variedad de facies sedimentarias. Su estudio ha servido para realizar reconstrucciones paleoambientales y paleoclimáticas y, por ser elementos potencialmente datables, resultan sumamente útiles para realizar zonaciones bioestratigráficas y estudios cronoestratigráficos (Miller y Bajc, 1989; Bridgland y Maddy, 2002).

Si bien el registro fósil de los taxones de agua dulce es pobre, en comparación con los que habitan el medio marino (Strong *et al.*, 2008), los estudios realizados se encuentran sesgados hacia ambientes lénticos (lagos y lagunas), mientras que aquellos moluscos que habitaron ambientes fluviales fueron menos estudiados.

El International Council for Science Latin America (ICSU–LAC, 2010) sostiene que en la actualidad las principales amenazas sobre la biodiversidad en América Latina son: la introducción de especies exóticas, el cambio climático y la reducción de hábitats. Ninguno de estos tópicos puede evaluarse si se desconoce la evolución-espacio temporal que han sufrido los ensambles; para este fin resulta muy importante conocer la estructura de las comunidades en el pasado geológico más reciente, siendo en este marco, donde los estudios sobre sedimentos cuaternarios cobran importancia.

Los depósitos cuaternarios han sido definidos indistintamente en sentido litoestratigráfico o cronoestratigráfico, generándose una confusa interpretación de las secuencias estratigráficas argentinas. Las dificultades encontradas, en algunas zonas, para observar de manera directa los depósitos dificulta aún más el reconocimiento de las unidades. Por estas razones, las unidades continentales han sido escasamente estudiadas desde el punto de vista de los moluscos que las componen, los que constituyen los elementos autóctonos de estos depósitos.

El área de estudio elegida para desarrollar esta tesis es la cuenca del río Salado, ubicada al noreste de la provincia de Buenos Aires. La misma reviste una gran importancia

por presentar numerosos afloramientos con abundantes concentraciones de moluscos fósiles. Si bien las edades de las unidades involucradas se remontan al Pleistoceno Tardío, es a partir del Holoceno cuando se reconoce la mayor abundancia fosilífera. Estos ensambles de moluscos no han sido estudiados, hasta el presente, y constituyen una potencial fuente de información para reconstruir la dinámica hidrológica de los cuerpos de agua, desarrollados durante el intervalo Pleistoceno Tardío-Holoceno.

### **PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA**

Se plantean las siguientes preguntas para ser desarrolladas en la presente tesis:

1. ¿Qué especies de moluscos conforman los ensambles cuaternarios de la cuenca del río Salado?
2. ¿Son estos ensambles de moluscos útiles a la hora de realizar interpretaciones paleoambientales?

### **HIPÓTESIS**

Durante los últimos 13.000 años el clima en la región ha variado, alternándose periodos secos y húmedos, asociados directamente al exceso o déficit de agua en la cuenca media e inferior del río Salado y repercutiendo en la composición de los ensambles de moluscos.

### **OBJETIVO GENERAL**

Conocer la composición y significado paleoambiental de los ensambles de moluscos del Pleistoceno Tardío - Holoceno en la cuenca media e inferior del río Salado, en la provincia de Buenos Aires.

### OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar las especies continentales recuperadas de los depósitos fluviales estudiados.
- Recopilar información disponible sobre características autoecológicas particulares de cada una, relevantes para las interpretaciones paleoambientales.
- Conocer las características y la composición que presentan los ensambles de moluscos.
- Reconocer cambios espaciales y temporales, en cuanto a la abundancia, diversidad y estructura de los ensambles.
- Describir y cuantificar la alteración tafonómica en las conchas de *H. parchappi* y *H. australis*.
- Evaluar si existió variación espacio-temporal en la preservación de las conchas de ambas especies.
- Analizar si la densidad de los individuos que conforman los ensambles, se encuentra relacionada a los atributos tafonómicos considerados o a la granulometría del sedimento.
- Reconstruir los paleoambientes que habitaron los ensambles de moluscos en el área de estudio.

Resumiendo, se pretende entonces analizar a los ensambles de moluscos y las unidades litológicas que los contienen desde distintos enfoques, con el fin de realizar reconstrucciones paleoambientales que permitan conocer las características que

---

## **CAPITULO II: ESTUDIOS PREVIOS**

El río Salado ha sido objeto de numerosas investigaciones, la mayoría de las cuales se centraron en los aspectos estratigráficos o geomorfológicos, siendo menos los trabajos paleontológicos realizados, los cuales estuvieron enfocados principalmente en la megafauna.

### **ANTECEDENTES ESTRATIGRÁFICOS**

Las unidades litológicas que afloran en las barrancas del río Salado, como gran parte de los sedimentos cuaternarios de la provincia de Buenos Aires, han sido estudiados desde mitad del siglo XIX planteándose distintos esquemas y correlaciones entre las distintas unidades definidas. Los mismos se corresponden con los cambios que hubo en la definición de los límites y divisiones del Cuaternario, y los distintos criterios a partir de los cuales las unidades fueron definidas, usando características litológicas o paleontológicas (Blasi *et al.*, 2009). Pero, fundamentalmente, como plantean Pascual *et al.* (1966), el problema es conceptual porque los criterios usados por paleontólogos y geólogos a la hora de definir unidades fue distinto, y sin embargo, los nombres que se le otorgaron fueron en muchos casos los mismos; es decir que según la especialidad del investigador un simple nombre (por ejemplo: Lujanense, Platense o Chapadmalense) tuvo y tiene un significado cronológico, estratigráfico o paleontológico particular.

Para entender los trabajos llevados adelante en la cuenca del río Salado (Figura 2.1) es necesario analizar y exponer los trabajos realizados fuera de esta área, fundamentalmente en la cuenca del río Luján, ya que en muchos casos los sedimentos continentales de la provincia de Buenos Aires, particularmente los de la Pampa Deprimida, han sido tomados como un conjunto, y definidos bajo el mismo nombre.

Doering (1882, 1884a) en su esquema estratigráfico analizó los sedimentos neógenos aflorantes e introdujo el término de Formación (= Fm) Pampeana, la cual fue dividida en dos pisos: Pampeano Inferior del Plioceno y Pampeano Lacustre de edad pleistocena. Dentro de los depósitos Postpampeanos más modernos, definió el Platense

en el cual incluyó a los depósitos lacustres, y culminando la secuencia los pisos Aimariano y Ariano, de génesis fluvial y edad Reciente.

Ameghino (1889) reconoció la existencia de dos grandes unidades: la Formación Pampeano y los terrenos postpampeanos. La primera es una unidad Pliocena, compuesta por arcilla y arena de color generalmente rojo oscuro que se extiende por la llanura pampeana, de origen fluvial o subaéreo; fue dividida por este autor en cuatro pisos: Pampeano inferior o Ensenadense, Pampeano medio o Belgranense, Pampeano superior o Bonaerense y Pampeano lacustre o Lujanense. A su vez los sedimentos Postpampeanos fueron divididos también en cuatro pisos: Querandino, Platense, Aimará y Ariano.

El Pampeano inferior se encuentra subdividido por un nivel de origen marino, el interensenadense; el Pampeano Medio es de origen marino y contiene moluscos y crustáceos, junto a huesos de cetáceos y restos de mamíferos terrestres (Belgranense). El Pampeano superior de origen subaéreo, se distingue del inferior por la fauna, la posición estratigráfica que ocupa y ciertas características litológicas particulares. Por ejemplo, en el nivel inferior abundan los depósitos de origen lacustre, de color verde amarillento, con restos de moluscos de agua dulce y huesos de mamíferos depositados allí por las corrientes. Ameghino resaltó que con la depositación de los sedimentos del Pampeano superior finalizó la acumulación de material y la llanura alcanzó su máxima elevación, luego comenzó una etapa de denudación durante la cual, los grandes ríos de la llanura pampeana, incluido el Salado, habrían comenzado a labrar su cauce. Luego de este periodo de gran erosión, las aguas de los ríos se estancaron formando lagunas a lo largo de los cauces, permitiendo la depositación de sedimentos fangosos del Pampeano lacustre compuesto de arcilla de color blanco a amarillo verdoso, con importantes restos de megafauna acompañados por moluscos de agua dulce; coetáneamente a la depositación de los sedimentos lacustres, se acumularon sedimentos marinos en zonas cercanas a la costa.

Los terrenos postpampeanos contienen especies de moluscos similares a las que viven en la actualidad. Los sedimentos que integran el piso Querandino son de origen estuárico, mientras los del Platense son fluvio-lacustre; en aquellas zonas donde no se

observan depósitos de la ingesión querandina los sedimentos platenses se encuentran directamente sobre los sedimentos lujanenses. En este último caso, Ameghino (1889) resalta que la diferencia entre ambos niveles es muy notoria, ya que los sedimentos grisáceos del Platense contrastan fácilmente con aquellos amarillo verdosos más antiguos. El Piso Aimará, de origen fluvial, y el Ariano, son de edad previa y posterior a la ocupación española respectivamente. El ordenamiento planteado por Ameghino, basado principalmente en estudios paleontológicos, resulta sumamente importante ya que ha servido de base para los trabajos estratigráficos posteriores. De hecho, los nombres propuestos por él a muchas de sus unidades permanecen aún vigentes.

Frenguelli, por más de cuatro décadas, realizó importantes contribuciones no sólo estratigráficas sino también, aportó un esquema climático para la provincia de Buenos Aires. En su trabajo de 1950 reunió a los sedimentos cuaternarios en la “Serie Pampiana” (toma este nombre como sinónimo de Formación Pampeana o Pampiano) y la dividió en dos secciones: el Pampiano en sentido estricto, inferior y de edad Pleistoceno y el Postpampiano superior y Holoceno. Reconoció además dos ingresiones marinas: la primera corresponde a la “transgresión belgranense” ocurrida hacia finales del Pleistoceno, y la más reciente llamada “ingesión querandinense”. La serie Pampiana, en su conjunto, está compuesta por limos-loessoides, de colores pardos grisáceos a rojizos, y fue dividida en tres pisos: Chapalmalense, Ensenadense y Bonaerense. Otros tres pisos, Lujanense, Platense y Cordobense, conformarían la serie postpampiana. Esta sucesión culmina con el suelo actual, que puede ser separado en dos: el inferior denominado Aimarense más oscuro y con restos arqueológicos prehispánicos y el Arianense, más castaño y que constituye la capa húmifera de actual. Posteriormente, Frenguelli realizó una reinterpretación de la antigüedad del Piso Lujanense, mientras en 1950 lo ubicaba dentro del Postpampiano (por lo tanto de edad holocena) en su trabajo de 1957 (página 66) aclara que: “con la depositación del Lujanense finaliza el Pleistoceno argentino”.

Tricart (1973), desde una perspectiva más geomorfológica, reconoció en el sector continental adyacente a la Bahía Samborombón un Piso Pampiano y un Postpampiano. El primero sería de edad cuaternaria antigua y fue considerado “solamente un depósito”, sin

estratificación y homogéneo, que no representaba ninguna forma del relieve original, vinculado a un periodo de acumulación. El Postpampiano, por el contrario, presenta geoformas identificables y habría comenzado a depositarse en el Cuaternario Medio y no sería estrictamente Holoceno como afirmaba Frenguelli. Además, reconoció dos periodos regresivos de clima seco y con fuerte actividad eólica, el E<sub>3</sub> asociado a la regresión marina Post-Querandinense y E<sub>1</sub> a la Post-Platense.

Además Tricart (1973) reconoció tres pisos, cada uno de los cuales se correspondería con una ingresión marina: el Querandinense de edad Pleistoceno Medio, que habría alcanzado una altura máxima de 10 m, el Platense cuyos sedimentos se habrían depositado durante el Pleistoceno Superior y que presentó un nivel máximo de 5 a 6 m, y por último el piso Dunkerkiano, Holoceno, originado durante un último avance del mar (de 1 a 1.5 msnm). Sin embargo, Fidalgo y Tonni (1982) son críticos con el esquema estratigráfico propuesto por Tricart (1973) fundamentalmente en dos aspectos: la edad que le asigna al Platense y la denominación de una única unidad para el Holoceno.

Edad	Fidalgo <i>et al.</i> , 1973a Ambientes fluviales	Dillon y Rabassa, 1985	Dangavs y Blasi, 2002	Dangavs, 2008	Dangavs y Reynaldi, 2008	Esta tesis
Holoceno	Aluvio Actual		Aluvio	Aluvio	Fm Aluvial	Unidad C <i>Paleosuelo</i>
	<i>Suelo La Pelada</i>				Fm Subaluvial	
Pleistoceno Tardío A.P. 11.700	Mb Río Salado	Mb Río Salado	Mb Río Salado	Mb Río Salado	Mb Río Salado	Unidad B
	<i>Suelo Puesto Callejón Viejo</i>					
	Fm. Luján	Fm. Luján	Fm. Luján	Fm. Luján	Fm. Luján	
	Mb Guerrero	Mb Guerrero	Mb Guerrero	Mb La Chumbiada	Mb La Chumbiada	Unidad A

**Figura 2.1:** Principales esquemas litoestratigráficos desarrollados en sedimentos fluvio-lacustres para la Cuenca del río Salado.

Fidalgo *et al.* (1973b) desarrollaron para el sector continental de la bahía Samborombón un esquema estratigráfico utilizando por primera vez en el área unidades litoestratigráficas, el cual ha sido extrapolado a otras cuencas de la provincia de Buenos Aires, manteniendo su vigencia hasta la actualidad. Reconocen tres Formaciones de origen continental: Pampiano, Luján y La Postrera, y dos unidades edafoestratigráficas: Suelo Puesto Callejón Viejo y La Pelada.

La Fm Pampiano presenta una gran extensión en la zona y constituye la roca de base, esta formada por un limo-arenoso o limo arcillo-arenoso, de edad Pleistoceno Medio a Superior. La Fm Luján se distribuye a lo largo del tramo inferior del río Salado, es de origen fluvial y fue separada por los autores en dos Miembros (= Mb.): Guerrero y Río Salado. El primero de edad Pleistoceno Superior, está formado por arenas muy finas a limosas de color castaño claro, que gradan hacia el techo a arenas limosas y limos arcillo-limosos de color verde. El Mb. Río Salado se compone de limos arenosos y arenas limosas de color gris blanquecino, de edad Holoceno y se encuentra cubierto por el Aluvio de edad reciente, formado por limos arcillosos a arenosos de color gris blanquecino. Los autores reconocen que por sus características litológicas, muchas veces, resulta difícil diferenciar los sedimentos del Aluvio del miembro infrayacente (Mb Río Salado).

Identificaron también dos paleosuelos: 1- Puesto Callejón Viejo reconocido sobre la Fm. Pampiano o por encima del Mb. Guerrero, y 2- La Pelada identificado siempre sobre los sedimentos del Mb. Río Salado y cubiertos por el Aluvio. Fidalgo *et al.* (1973b) plantean la posibilidad de que el suelo La Pelada sea coetáneo al suelo Puesto Berrondo definido para la zona litoral (Fidalgo *et al.*, 1973a).

Fidalgo *et al.* (1973a) analizaron, también, la región litoral de la bahía Samborombón reconociendo tres unidades litoestratigráficas, cada una asociadas con una ingesión marina. Los sedimentos de la Fm. Pascua depositados durante el Pleistoceno Medio-Superior, se encuentran intercalados entre los sedimentos terminales de la Fm. Pampiano; la Fm. Destacamento Río Salado sería sincrónica a la depositación de los sedimentos del Mb. Guerrero (Pleistoceno Superior) y por último, la Fm. Las Escobas de edad Holoceno, durante la cual el mar habría penetrado por el río Salado formando un angosto estuario hacia el continente. La Fm. Las Escobas fue dividida en dos miembros: Cerro de la Gloria compuesto por depósitos de conchas con matriz arenosa, que forman los cordones litorales y el Mb. Canal 18 formado por sedimentos arenosos, con lentes y estratos limosos y arcillosos de colores castaños a verdosos.

Posteriormente, Dillon y Rabassa (1985) establecieron en el río Salado una nueva unidad litoestratigráfica basal para la Fm. Luján, el Mb. La Chumbiada de edad Pleistoceno

Superior y formada por arenas finas con limos subordinados, de colores castaños rojiza y estratificación marcada que corresponderían a la sección inferior del Mb. Guerrero. Su límite inferior con la Fm. Pampiano es discordante, mientras con el Mb. Guerrero superior es transicional. Por lo tanto, la Fm. Luján queda integrada por los Miembros La Chumbiada, Guerrero y Río Salado.

Los sedimentos acumulados en distintos cuerpos lacustres de la cuenca del río Salado han sido muy estudiados por Dangavs y colaboradores. Para estos ambientes, Dangavs y Blasi (1992) definieron una nueva unidad litoestratigráfica la Fm. Lobos, la primera interpretación que realizaron es que, por su contenido micropaleontológico, sus sedimentos se habrían acumulado en un ambiente marino con influencia estuárica, y fue correlacionada con el Querandinense (*sensu* Frenguelli), con una antigüedad aproximada de 7000–6000 años. Luego, Dangavs y Blasi (2002) reinterpretan esta unidad como de génesis fluvio-lacustre y de edad Pleistoceno Tardío, y proponiendo posteriormente el cambio de rango de Formación a Mb. Lobos (Dangavs y Blasi, 2003). Por lo tanto, según el esquema propuesto por estos autores para los ambientes lacustres, la Fm. Luján quedaría integrada por los Miembros La Chumbiada, Lobos y Río Salado. Así mismo, deben destacarse los trabajos realizados por Dangavs *et al.* (2003), Dangavs (2005), Dangavs (2009), Dangavs y Reynaldi (2008) y Dangavs y Pierrard (2013).

Fucks *et al.* (2010) reconocieron para el sector terminal de las cuencas de los ríos Salado y Samborombón dos eventos transgresivo-regresivos durante el Cuaternario Tardío. La Fm. Puente de Pascua reúne a los sedimentos acumulados por la ingresión ocurrida en el Pleistoceno Tardío, durante la cual, la línea de costa alcanzó una altura relativa del orden de los 9 m s.n.m., mientras los sedimentos de edad holocena, fueron reunidos en la Fm. Canal de las Escobas, la cual fue dividida en cuatro miembros: Mb. Destacamento Río Salado y Mb. Canal 18 con sedimentos de ambientes intermareales y lagunas costeras, Mb. Cerro de la Gloria con facies de cordones conchiles de alta energía y por último, Mb. Canal 15 incluye depósitos de baja energía (llanuras de mareas que han gradado a marismas).

En los últimos años, los trabajos realizados (Figini *et al.*, 1981; Tonni *et al.*, 2003; Fucks *et al.*, 2007; 2009; Mari *et al.*, 2013) han hecho hincapié en realizar dataciones radiocarbónicas para construir un marco cronológico más confiable.

### ANTECEDENTES PALEONTOLÓGICOS

La mención de moluscos cuaternarios en depósitos continentales de Argentina se refleja ya en bibliografía existente desde principios del siglo pasado, siendo las primeras observaciones aquellas realizadas por d'Orbigny (1842), Darwin (1846) y Bravard (1857), entre otros. En la actualidad existe una gran disparidad de información disponible en las distintas zonas de nuestro país, y lo más llamativo es que siendo la cuenca del río Salado un escenario clave para geólogos y estratígrafos, haya sido relegada en los estudios malacológicos.

El minucioso trabajo realizado por Doering (1884b), para analizar y determinar a las especies de moluscos continentales y marinas, quedó reflejado no solo en sus obras sino también en las de Florentino Ameghino (1889), en las cuales es citado permanentemente. Doering no solamente realizó listados taxonómicos de especies, sino que comparó a las especies encontradas en los depósitos terciarios y cuaternarios con las vivientes, y a partir de la proporción de especies extintas *versus* vivientes, planteó un esquema estratigráfico que permitió separar las grandes unidades del Neógeno argentino y que fue muy utilizado en su época; mostrando la meticulosidad e importancia de sus observaciones en el estado de preservación de las conchillas.

También hay que destacar el trabajo realizado por Camacho (1967), quien a modo de síntesis, en su catálogo sobre invertebrados fósiles de la provincia de Buenos Aires, describió, ilustró y brindó información sobre hábitat y antigüedad de especies de moluscos continentales.

Los moluscos continentales cuaternarios, principalmente los de ambientes de agua dulce, fueron estudiados en distintas regiones de nuestro país con diversos enfoques. Desde una perspectiva paleoambiental, podemos destacar los trabajos realizados en Argentina por Cuezco (1990) en Tucumán; De Francesco y Dieguez (2006), De Francesco *et*

*al.* (2007) y De Francesco y Hassan (2009) en la provincia de Mendoza; Hassan *et al.* (2012) en La Pampa, Lissa *et al.* (1989) en el noroeste de Corrientes; Tonni *et al.* (2001) y Aguirre *et al.* (2011) en la provincia de Entre Ríos.

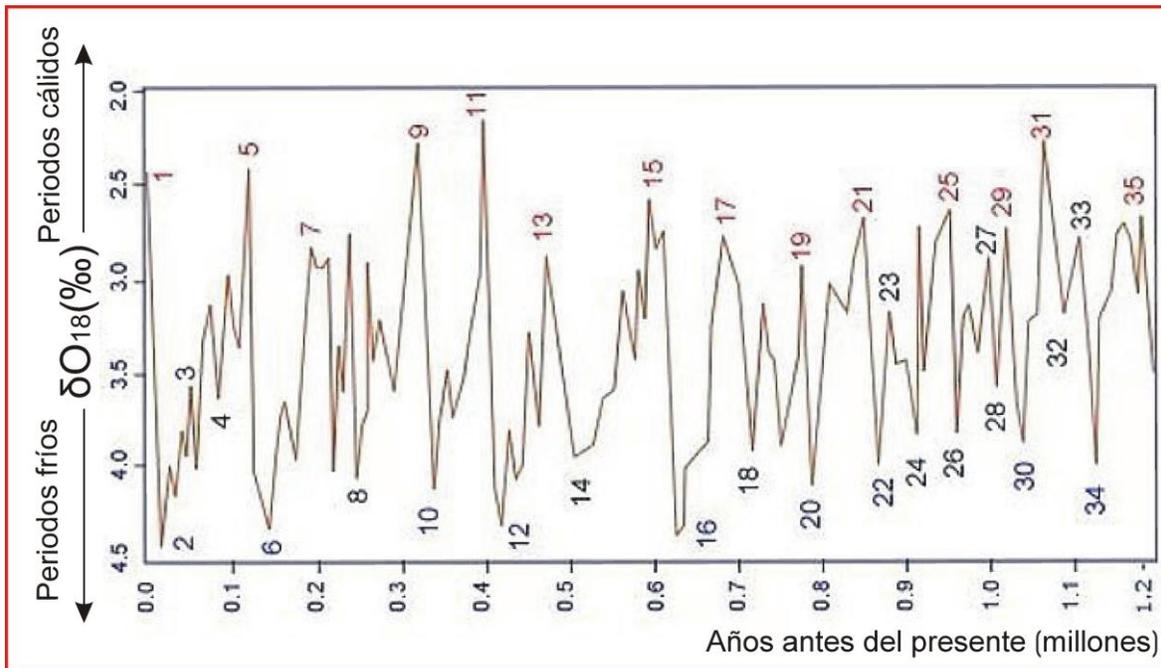
Se destacan también, aquellos trabajos que han abordado temáticas taxonómicas como el de Miquel y Steffan (2005) sobre restos de *Retidiscus reticulatus* en el cual, evaluaron además su uso como posible indicador de paleoclima subtropical húmedo. Martin y De Francesco (2006) trabajaron sobre el registro fósil de las especies de *Pomacea* en Argentina. De Francesco (2007) analizó las dificultades en la identificación de especies del Cuaternario Tardío del género *Heleobia* y como esto puede influir en la calidad de las reconstrucciones paleoambientales; mientras, De Francesco y Blasi (2012) realizaron una re-descripción de *H. ameghini*. Recientemente, Miquel y Aguirre (2011) han presentado un importante catálogo que reúne información ecológica, geográfica y estratigráfica de las especies terrestres, las cuales han sido las más relegadas.

Particularmente en la provincia de Buenos Aires, los moluscos continentales han sido utilizados, junto a otros indicadores, para realizar reconstrucciones paleoambientales. Por ejemplo, Kerlleñevich (1992) vinculó los cambios de densidades de gasterópodos con distintos ciclos climáticos en la región del arroyo Napostá Grande, en tanto, Prieto *et al.* (2004) y Blasi *et al.* (2010) reconstruyeron los paleoambientes y paleoclima del río Luján. Con el mismo fin, Steffan (2007), Bonomo *et al.* (2013), Messineo *et al.* (2013) y Steffan *et al.* (2014) analizaron la malacofauna encontrada en los sitios arqueológicos Paso Otero, Alfara y Empalme Querandés 1 respectivamente.

Recientemente, se han comenzado a utilizar técnicas cuantitativas modernas para la realización de reconstrucciones paleoambientales, tal como se destaca en el trabajo de De Francesco *et al.* (2014), donde evaluaron la variación taxonómica y el estado de preservación de los moluscos durante el Holoceno Tardío en el SE de la región Pampeana. También, se han publicado trabajos que tienen como objetivo comparar asociaciones actuales con otras subfósiles o fósiles (Tietze y De Francesco, 2010; 2012), para analizar y comprender cómo los procesos ambientales actuales afectan la preservación de las

conchas para luego extrapolar esta información a los fósiles encontrados en depósitos cuaternarios.

Como se ha mencionado, en la zona de estudio no se han realizado estudios malacológicos de la fauna fósil, sin embargo existen menciones realizadas por Frenguelli (1950) en las que destaca la similitud entre las especies fósiles y las que se encuentran viviendo actualmente en los cuerpos de aguas de la zona; y que éstas, junto con los mamíferos, constituyen los macrofósiles mayoritarios de los depósitos.



**Figura 2.2:** Estadios Isotópicos de oxígeno que permiten reconocer las numerosas fluctuaciones entre períodos cálidos (números impares) y fríos (números pares) durante el Cuaternario.

### ANTECEDENTES PALEOCLIMÁTICOS

Los cambios climáticos han sido una constante a lo largo del Cuaternario (Figura 2.2) y han actuado modificando los ambientes, sus características particulares y a los organismos que los habitaron.

Durante el Cuaternario, el clima mundial estuvo especialmente determinado por la oscilación entre períodos glaciales, en los que el clima fue particularmente riguroso debido a las bajas temperaturas, y períodos interglaciales con un clima más cálido. El

interglacial actual se inició hace aproximadamente 12 ka coincidiendo con el inicio del Holoceno (Uriarte Cantolla, 2003; Bardají y Zazo, 2009).

En esta sección se presentan los distintos esquemas climáticos propuestos para la región Pampeana en general, y en particular, para la cuenca del río Salado; los mismos provienen de distintas fuentes y han ido variando a lo largo de las décadas a medida que nuevas tecnologías fueron incorporadas. La determinación precisa de estos cambios requiere de estudios cronológicos, que constituyen la única forma de establecer límites a los eventos reconocidos, correlacionarlos a nivel local, y compararlos con situaciones regionales y mundiales.

Unos de los primeros esquemas climáticos elaborados para la región Pampeana surgen de los trabajos realizados por Frenguelli (1950, 1957), donde expuso que el Cuaternario fue un periodo caracterizado por una sucesión de fases glaciares e interglaciares. Las primeras, llamadas también cataclimáticas, se caracterizaron por un aumento discreto de las precipitaciones por lo cual, el clima se tornó más húmedo y fresco. Por el contrario las fases anaclimáticas, o interglaciares, presentaron regímenes más secos y cálidos (aumento de las temperaturas y disminución de las precipitaciones) que provocó el secado de lagunas y pantanos y la interrupción de la red fluvial.

Además, Frenguelli relacionó estas alternancias climáticas con cambios en los tipos de depósitos, por lo que, en cada uno de los pisos que definió (pág. 7) era posible observar un ciclo climático completo que comenzaba con la depositación de limos loessoides, bajo condiciones climáticas húmedas y muy lluviosas donde se excavaron los cursos fluviales, seguido de una etapa de acumulación de un manto de loess eólico asociado a una etapa más seca, en la que se desarrolló una estepa de tipo herbácea.

Por lo tanto, sedimentológicamente esto se vería reflejado en la alternancia de limos y loess en los perfiles estratigráficos. Durante las fases anaclimáticas se habría producido la acumulación de loess, mientras que los limos responderían a fases cataclimáticas; cada piso representa entonces un ciclo de variada magnitud que comenzó

con la acumulación de limos de la fase pluvial que fueron cubiertos por mantos o capas de loess de los periodos áridos.

Tricart (1973) relacionó los periodos glaciares con momentos de regresiones marinas y de clima más seco, durante los que habría ocurrido la depositación de niveles eólicos (E3 y E1). Por el contrario, durante los periodos interglaciares consideraba que el clima fue más húmedo y se habrían producido las transgresiones marinas. Estas dos condiciones, de clima seco y húmedo, alternantes habrían determinado, según el autor, la evolución de la Pampa.

Iriondo y Garcia (1993) reconocieron durante los últimos 18.000 años distintos periodos climáticos. El primero, acaecido entre los 18.000 y 8.500 años AP, correspondería a un clima subtropical árido a templado frío, y habría provocado la acumulación de espesos horizontes de arena y loess.

Durante el segundo periodo climático, sucedido entre los 8.000 y 3.500 años AP, habrían dominado condiciones subtropicales húmedas, con alta dinámica fluvial y el desarrollo de pedogénesis, por ejemplo la formación del suelo Puesto Callejón Viejo correspondería a esta etapa. Luego, entre los 3.500 y 1.000 años AP, habrían retornado las condiciones secas que habrían provocado la deflación de los suelos, y favorecido la acumulación de delgadas capas de arena y limo, que cubrieron la región Pampeana.

Desde los 1.000 años hasta el evento conocido como Pequeña Edad de Hielo, el clima fue muy similar al actual con formación de suelos, y luego se produjo un deterioro climático, para primar durante los siglos XIX y XX un clima de tipo subtropical húmedo. Atribuyen las variaciones climáticas ocurridas durante el Cuaternario Tardío, a cambios e intensificaciones de los anticiclones Pacífico y Atlántico que afectaron la circulación de los vientos zonales.

Moncaut (2001) y Deschamps *et al.* (2003) realizaron una gran recopilación de información proveniente de Actas de Cabildo, diarios y relatos de viajes de investigadores, cronistas, viajeros y de la población en general para reconstruir el clima en tiempos históricos. Ambos trabajos se concentran en las precipitaciones como factor principal, las cuales producen en momentos de excedentes importantes inundaciones, favorecidas por

una red de drenaje pobremente desarrollada en la región Pampeana, y sequías pronunciadas durante los déficit de agua, problema que fue tratado específicamente en la obra de Ameghino (1886). A través de estos trabajos de recopilación, es posible conocer como fue el clima en la región en tiempos históricos, es decir durante los últimos siglos previo a la instalación de estaciones meteorológicas.

Uno de los *proxies* más utilizado para llevar a cabo reconstrucciones climáticas en distintas regiones de la provincia de Buenos Aires ha sido el polen, en algunos casos combinados con otros indicadores. Prieto (2000), Prieto *et al.* (2004), Mancini *et al.* (2005), Quattrocchio *et al.* (2008) y Tonello y Prieto (2010) a través del análisis de secuencias polínicas, han podido reconocer distintas comunidades vegetales que respondieron a diferentes episodios climáticos.

En los últimos años, los restos de moluscos han representado una importante fuente de información climática sobre todo a través de los estudios sobre composición isotópica, ya que presentan un alto potencial para la reconstrucción de variaciones climáticas pasadas (Bonadonna *et al.*, 1995). A pesar de su importancia, son pocos los trabajos que se han realizado en Argentina sobre moluscos continentales, aunque caben destacar los realizados por Bonadonna *et al.* (1995; 1999) y Zanchetta *et al.* (1995) sobre moluscos recuperados principalmente de la Fm. Luján en distintas localidades de la región Pampeana.

---

## **CAPÍTULO III: ÁREA DE ESTUDIO**

En este capítulo se presentan aspectos generales del área de estudio en donde se llevó a cabo esta tesis desde un contexto geológico, geomorfológico y geográfico.

### **CUENCA DEL RÍO SALADO**

#### **Marco tectónico**

La depresión del Salado, como muchas cuencas del margen continental argentino, se originó a través de procesos termo-mecánicos que llevaron a la ruptura del margen occidental de Gondwana y la posterior deriva de las placas sudamericana y africana durante el Mesozoico-Cenozoico (Barredo y Stinco, 2010), conformándose una región aulacógena asociada a la apertura del océano Atlántico (Introcaso y Ramos, 1984).

La cuenca del Salado está compuesta por bloques rotados que delimitaron subcuencas asimétricas, permitiendo el desarrollo de ambientes fluviales-lacustres axiales, con amplias planicies de inundación y la acumulación de facies piroclásticas (cenizas volcánicas) (Barredo y Stinco, 2010). Esta región se encuentra formada por dos grandes cubetas o hemigrábenes, la Cuenca del Salado y la de Punta del Este (o Santa Lucía), separadas por el Alto de Martín García-del Plata, que se mantuvo activo hasta fines del Cretácico (Figura 3.1). Presenta forma elongada de orientación NO-SE, estrechándose hacia el NO y expandiéndose en la dirección contraria.

El relleno inicial de la cuenca comenzó en el Cretácico Inferior, estos sedimentos basales se agrupan en la Fm. Río Salado, que consiste en una secuencia de depósitos continentales intercalados con rocas efusivas y volcanoclásticas; por encima y en forma discordante, descansan dos Formaciones también cretácicas de origen marino: General Belgrano y Las Chilcas. Se reconocen además cuatro unidades terciarias que representan una alternancia de sedimentos regresivos-transgresivos: Fm. General Paz, Valeria del Mar, Los Cardos y Pipinas, correspondiendo las dos últimas a facies de progradación deltaica (Tavella, 2005).



Figura 3.1: Elementos estructurales del ámbito bonaerense (modificado de Yrigoyen, 1999).

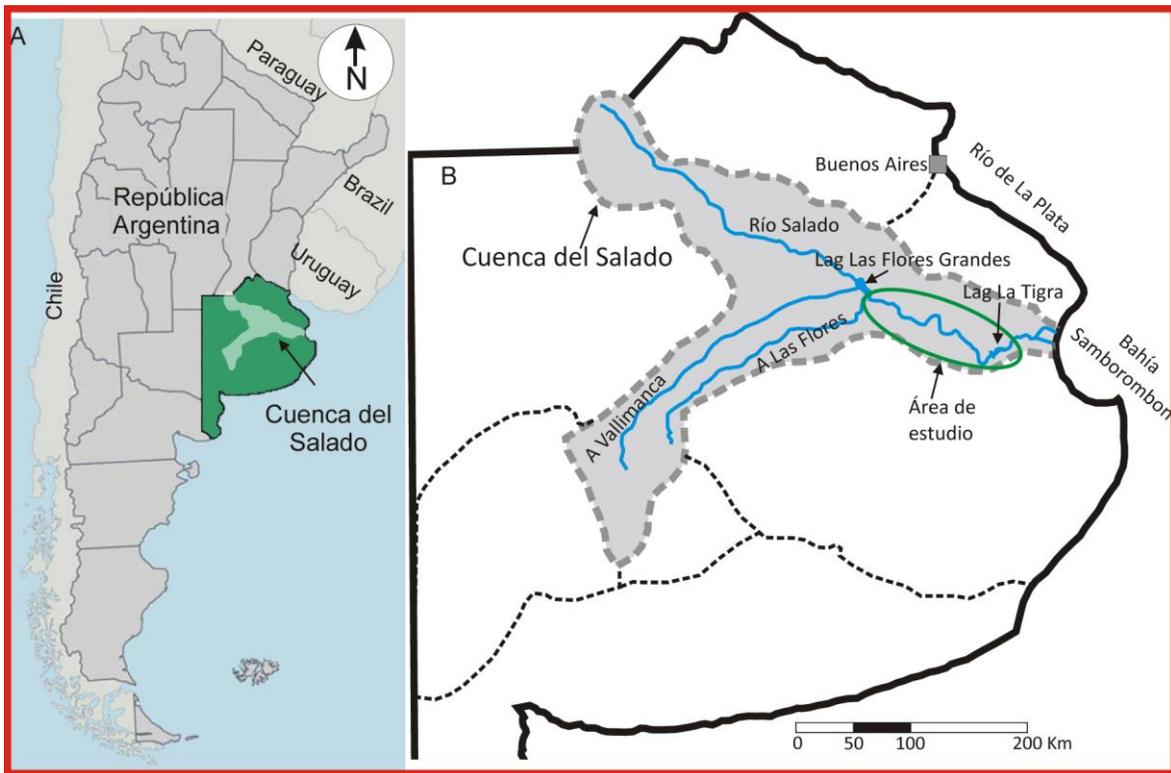


Figura 3.2: Delimitación de la Cuenca del Salado en la provincia de Buenos Aires, y ubicación particular del área de estudio.

### Ubicación y Marco Geomorfológico

En el noreste de la provincia de Buenos Aires se encuentra la cuenca del río Salado (Figura 3.2 A), que se extiende desde el sur de la provincia de Santa Fe y Córdoba (NO) hasta la bahía Samborombón al SE. Abarca un área aproximada de 17 millones de ha (186.000 km<sup>2</sup>), equivalente a más de la mitad de la superficie de la provincia de Buenos Aires, y cubriendo 56 de los 134 municipios de esta provincia (López *et al.*, 2003).

Geomorfológicamente, la cuenca se encuentra en el área que Frenguelli (1950) y Fidalgo (1992) denominaron área Pampásica deprimida o central, o Pampa Deprimida, y se caracteriza por ser la zona de menor pendiente con drenaje fluvial de la provincia de Buenos Aires, lo que la convierte en un sector fácilmente inundable (Fidalgo, 1992).

La Pampa Deprimida (Figura 3.3) se encuentra limitada al norte por la Pampa Ondulada, al sur por el sistema de Tandilia, al oeste por la Pampa Arenosa y al este por el océano Atlántico. Su ancho se manifiesta por la amplitud de la bahía de Samborombón y su eje está marcado por el cauce del río Salado. Se desarrolla en una zona de cotas bajas, donde los elementos de mayor altura resultan ser médanos que pueden llegar a medir de 5 a 10 metros, y pendientes muy poco pronunciadas (0,1 y 0,01 %), siendo el cauce del río Salado la zona de menor altura.

Por ser una cuenca de llanura, constituye un escenario de suma fragilidad ante eventos hidrológicos extremos, tanto de déficit como de exceso hídrico. En este último caso, la escasa pendiente del relieve impide evacuar los importantes volúmenes de agua que se acumulan en corto tiempo, y que conducen a la ocurrencia y persistencia de los anegamientos (Brandizi y Labraga, 2012). Esta situación de inundaciones prolongadas, periódicas y frecuentes se ha agravado desde comienzos de la década del '70, debido al inicio de un período más húmedo que afecta, en forma generalizada, a toda la región del Salado, con las consecuentes pérdidas de gran magnitud en la producción del sector agropecuario y la infraestructura vial y urbana (López *et al.*, 2003). Sin embargo, a pesar de la disponibilidad de agua que hay en la región durante los momentos de grandes inundaciones, éstas no provocan ningún trabajo morfogénico debido a la escasa pendiente del terreno (Tricart, 1973).

### Clima en la región

Dentro de la región Pampeana, la cuenca del río Salado se encuentra ubicada en subregión Pampa Húmeda u Oriental, limitada al oeste por la isoyeta de los 600 mm en el sudoeste y 1200 mm en el noreste. Actualmente, el clima de la subregión es templado-húmedo, sin estación seca y con un verano cálido a muy caluroso (Quirós, 2005; Magrin *et al.*, 2007).

Durante la elaboración del “Plan Maestro Integral de la Cuenca del Río Salado” se analizaron los datos obtenidos, durante el período 1911 a 1996, de estaciones meteorológicas distribuidas en la zona. En él se destaca que, el promedio de lluvias anuales se encuentra en 855 mm y existe una tendencia general al aumento en las precipitaciones medias de sur a norte. El periodo de menores lluvias fue a fines de la década '20 y ha aumentado, a un ritmo constante, a partir de 1980 (Halcrow y Partners, 1999). Las lluvias se distribuyen uniformemente, a lo largo de todo el año, sin generar una temporada seca, pero si varía su frecuencia de acuerdo a la estación concentrándose particularmente en los meses cálidos (Chiozza y Van Domselaar, 1985). Las precipitaciones, al igual que el gradiente de humedad, se incrementan en dirección oeste-este (Magrin *et al.*, 2007).

Con respecto a la temperatura media anual, ésta varía de norte a sur entre 13,8 y 15,9 °C (Halcrow y Partners, 1999; Díaz y Mormeneo, 2002). Particularmente en el noroeste oscilan entre los 24°C en verano y los 10°C en invierno, en tanto que, en el sudoeste de la región varía entre 20°C y 7°C respectivamente. Para el mismo periodo (1959 a 1996), las temperaturas fueron incrementándose mientras la humedad se redujo, conduciendo a periodos más secos.

Durante 1911 a 1996, el aumento de lluvias para sectores cercanos a la costa ha sido del orden del 6%, y la temperatura se incremento 0.5°C en el sector este y hasta aproximadamente 0.8°C en la parte interior de la cuenca del Río Salado (Halcrow y Partners, 1999).

## RIO SALADO

El río Salado desemboca en la bahía Samborombón (Figura 3.2 B), luego de recorrer aproximadamente 690 km desde sus nacientes en la laguna del Chañar, a 75 msnm y situada al sudeste de la provincia de Santa Fe. Como típico río de llanura que escurre por una zona de baja pendiente regional, es de régimen tranquilo y recorrido tortuoso, presenta un sentido de escurrimiento NO-SE, y su principal fuente de alimentación es el agua subterránea (Soldano, 1947). Los principales tributarios son los Arroyos Vallimanca y Las Flores (Figura 3.4 A) que drenan desde el sudoeste e ingresan por la margen derecha a la laguna Las Flores, aunque la mayoría de los tributarios menores ingresan por su margen izquierda.

Para el período 1911 a 1996, a partir de datos continuos medidos en cercanías de la ruta 2, Halcrow y Partners (1999) estimaron que hubo un aumento del caudal del río para el periodo considerado (entre 1932-1995=340.2 m<sup>3</sup>/s, 1959-1995= 386.4 m<sup>3</sup>/s, 1967-1995=429.7 m<sup>3</sup>/s), los máximos valores corresponden al periodo más reciente, y el valor medio de los picos anuales tiende a aumentar a medida que se considera una serie de tiempo más moderna.

Una serie de humedales, tales como lagunas y bañados que alimentan el río o reciben agua de él, se distribuyen a lo largo de todo su recorrido, desde su parte alta hasta la zona de su desembocadura (Figura 3.4B). Son en general permanentes, particularmente en el este, aunque algunas se desarrollan durante períodos de abundantes lluvias prolongados, que pueden durar hasta diez años (Halcrow y Partners, 1999). Estas cubetas fueron excavadas sobre sedimentos del “Pampeano” por deflación eólica y en la mayoría de los casos se encuentran agrupadas (Tricart, 1973).

La cuenca media del río Salado se inicia en las cercanías de la laguna Las Flores Grandes (Figura 3.4), en la cual desembocan los arroyos Saladillo, Las Flores y El Chileno entre otros, y finaliza en la laguna La Tigra. La longitud total del río en este sector, es de 206 km y la pendiente promedio del terreno es de 0,095 metros por kilómetro (Soldano, 1947). El sector inferior, comprende 98 km de longitud, se extiende desde la laguna La

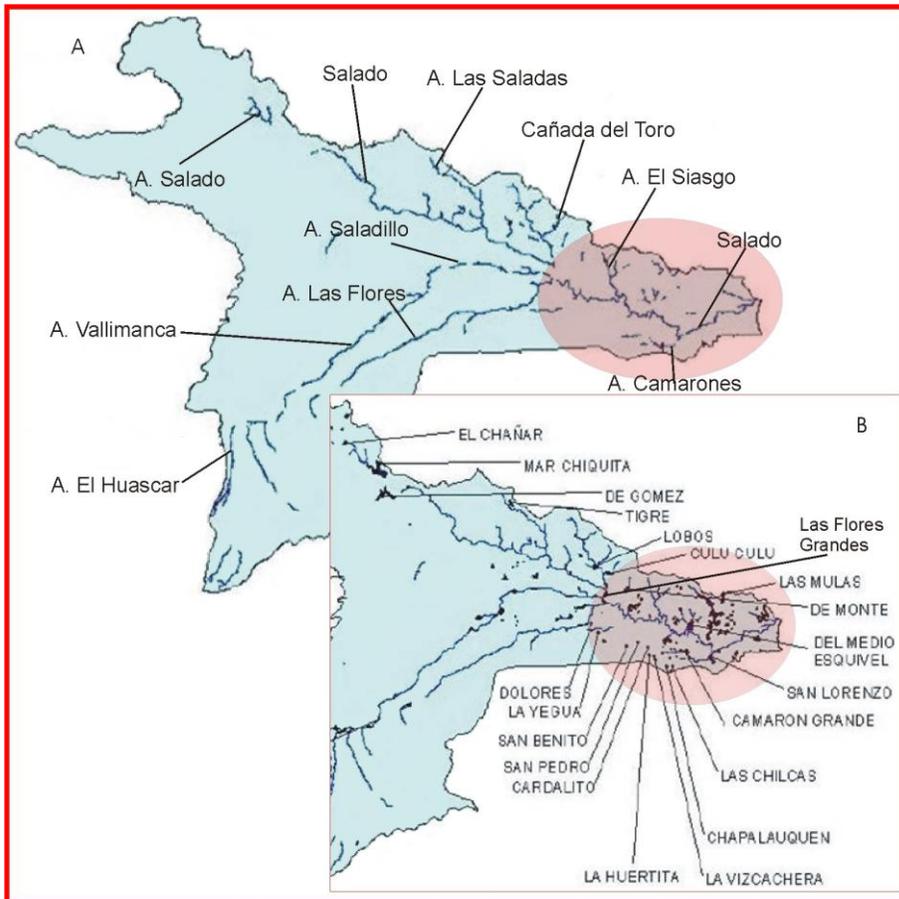
Tigra hasta su desembocadura, la pendiente promedio no supera los 0,013 m/km (Soldano, 1947) y en este tramo el recorrido se vuelve muy sinuoso.

A lo largo de su recorrido, el río Salado atraviesa una gran cantidad de ambientes geomorfológicos. Mientras en las cabeceras, los depósitos medanosos constituyen las morfologías más características, en el sector medio predominan las lagunas, paleolagunas y llanuras de inundación; para finalizar en un ambiente litoral relacionado con la transgresión holocena (Fucks *et al.*, 2012).

Desde el punto de vista ecológico, el río Salado con su extensa planicie de inundación y los cuerpos de agua dulce o salada, de régimen permanentes, semipermanentes y transitorios que se desarrollan en la zona, tienen un papel fundamental para el desarrollo de la fauna y flora de la región, así como para el abastecimiento de las napas freáticas, recarga y descarga de acuíferos, distribución de nutrientes y regulación del clima. Debido a estas características, Canevari *et al.* (1999) consideran a la cuenca del río Salado como uno de los principales humedales de la región Pampas (Apóstolo, 2005).



**Figura 3.3:** En el mapa se indican las subregiones de la llanura Pampeana y se resalta la zona de estudio.



**Figura 3.4:** Principales afluentes y cursos (A), y lagunas (B) de la cueanca del Salado. El área resaltada corresponde a la zona de estudio. Imagen tomada y modificada de la Subsecretaria de Recursos Hídricos.

---

## **CAPÍTULO IV: MATERIALES Y MÉTODOS**

### **TOMA DE MUESTRAS**

Para cumplir con el objetivo general de esta tesis se utilizaron una serie de aproximaciones metodológicas que incluyeron: análisis paleoecológicos, tafonómicos, estratigráficos y cronológicos. En esta sección, se detalla la metodología general llevada a cabo en la toma de las muestras, se presenta una breve descripción general de las unidades litológicas reconocidas, y por último, una descripción particular de los perfiles litológicos de las localidades de estudio. Luego en cada capítulo se desarrolla la metodología particular que se utilizó para el análisis de los datos.

Los **trabajos de campo** fueron realizados durante el periodo 2010-2013, y debido a los diferentes objetivos de trabajo, fue necesario aplicar metodologías de muestreo específicas para cada sección (Figura 4.1).

Para los capítulos VI y VII se seleccionaron diez localidades, y se utilizó un muestreo de tipo estratificado y aleatorio, ya que como plantean Krumbein (1965) y Doyle (1996) ambos métodos combinados permiten las mejores estimaciones para calcular parámetros poblacionales. Para ello, primero se llevó a cabo el reconocimiento y diferenciación de las distintas unidades litológicas en los afloramientos, se procedió a extraer una muestra aleatoria de volumen conocido de cada unidad, obteniéndose así un set de muestras estratificadas. Cuando el nivel era de gran potencia o, si presentaba cambios en alguna característica litológica dentro de él, se procedió a extraer más de una muestra.

Además, en el campo se caracterizaron las unidades litológicas a partir de distintos atributos como: espesor, tipo de contacto entre ellas, presencia de estructuras sedimentarias o biógenicas, presencia de concreciones y/o yeso, color y textura.

Se tomaron fotografías que permitieron ilustrar las características observadas ya que, dada la variabilidad en el nivel de agua que presentó el río Salado a lo largo de los años de estudio, ya sea por factores climáticos (lluvias y sequías) y antrópicos (obras de

ensanchamiento y profundización del cauce), en muchas ocasiones los perfiles estaban cubiertos por agua, lo cual dificultó nuevas observaciones. En otras localidades, las barrancas fueron reemplazadas por una superficie de suave pendiente debido a las obras de dragado.

En el caso de los contactos o discontinuidades entre unidades se definió si los límites eran netos o transicionales, discordantes o concordantes. El espesor se midió directamente con cinta métrica.



**Figura 4.1:** Metodología de muestreo. Arriba, muestreo estratificado y aleatorio. Abajo, extracción de testigos continuos.

En el laboratorio se tomaron 500 gramos de sedimento de cada muestra, el que fue tamizado bajo agua corriente. Se utilizaron cinco mallas de 4; 2; 0,50; 0,25 y 0,0623 mm de abertura, estos tamaños fueron elegidos con el fin de conocer la granulometría del sedimento. Luego de lavado, el sedimento se dejó secar a temperatura ambiente y se pesó la cantidad de material retenido en cada malla y, por defecto, la cantidad de sedimento más fino que se había perdido al atravesar todos los tamices.

Particularmente para el capítulo VIII, se seleccionaron cinco localidades, de las cuales era necesario contar con un registro continuo del perfil. Debido a las características del sedimento (presencia de concreciones de carbonato y yeso), y a la longitud de los afloramientos se eligió utilizar como muestreador la mitad de un tubo de PVC de aproximadamente de 2" de diámetro, previamente dividido en segmentos para una mejor manipulación. El tubo fue hincado en la pared de la barranca que había sido previamente "limpiada", es decir se extrajo la capa superficial para evitar contaminaciones. Una vez obtenidos los testigos fueron envueltos en papel film, rotulados y llevados al laboratorio para su estudio.

En el laboratorio los testigos continuos fueron procesados, utilizándose un muestreo de tipo sistemático, donde las muestras fueron tomadas de manera regular a un intervalo específico de 5 cm (salvo en la localidad Las Gaviotas, que fue muestreado cada 10 cms) a lo largo de toda la columna. El sedimento recuperado fue pesado con una balanza digital, tamizado (abertura de malla 0,50 mm) bajo agua corriente, y una vez seco, 5 gramos de sedimento fueron submuestreados mediante picking para recuperar los restos de moluscos presentes.

En todos los casos, los restos de moluscos fueron recuperados mediante picking; luego se procedió a la identificación y conteo general del material, se consideró la presencia de un espécimen siempre que estuviese presente el ápex (para gasterópodos) o el umbo (para bivalvos) de la valva. La abundancia de bivalvos se cuantificó como el número de individuos completos (articulados) sumados al número de la valva más abundante (derecha o izquierda).

La descripción del color, en una submuestra de sedimento tanto seco como

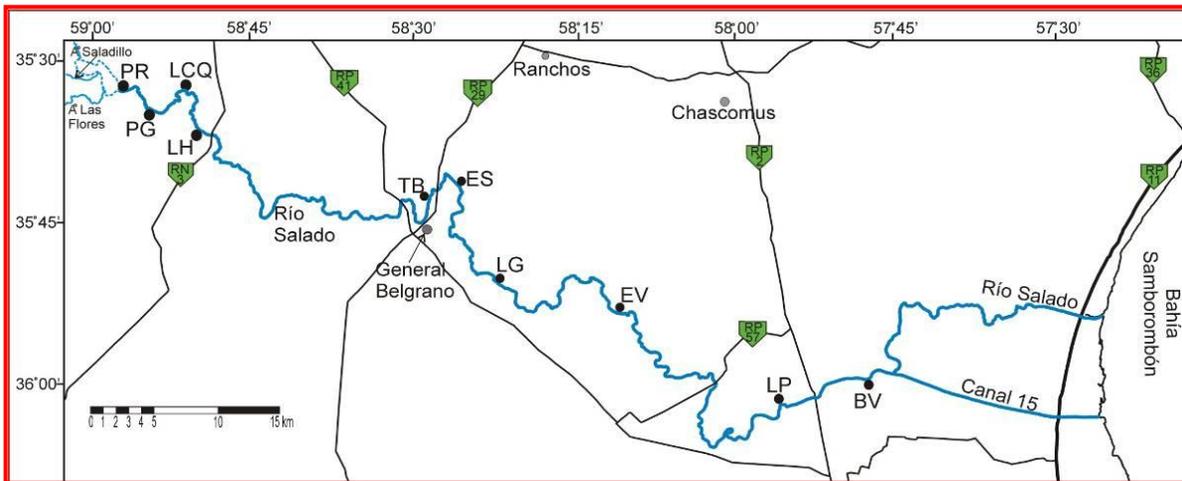
húmedo, se realizó utilizando el código colorimétrico de Munsell (1994). La denominación fue hecha comparando directamente los colores de los sedimentos con los estandarizados en la carta.

Parte de los ejemplares recuperados fueron ilustrados con Microscopio Electrónico de Barrido o Scanner dependiendo del tamaño de los mismos. El material fue ingresado a la colección del Museo Histórico Municipal “Alfredo Enrique Múlgura” de la localidad de General Belgrano, provincia de Buenos Aires.

Se realizaron dataciones radiocarbónicas, en colaboración con personal del LATYR (Laboratorio de Tritio y Radiocarbono, UNLP, CONICET), en el área de estudio tanto sobre conchas de moluscos como materia orgánica extraída de paleosuelos, para obtener un buen control cronológico de las unidades estratigráficas de la zona. La precisión en las mediciones es, la mundialmente aceptada, de  $\pm$  una desviación estándar, las edades se expresan en años radiocarbónicos antes del presente (año 1950 AD) –denominados años radiocarbónicos convencionales. Además se presentan también en años calibrados, dicha calibración se realizó utilizando el programa CALIB 7.0.0 usado en conjunción con Stuiver y Reimer (1993).

**SECCIONES ESTUDIADAS**

La zona de estudio abarca los sectores medios e inferior de la cuenca del río Salado. Los trabajos de campo se llevaron a cabo desde las inmediaciones de la laguna Las Flores Grande al NO ( $35^{\circ}34'34''\text{S}/59^{\circ}01'55''\text{O}$ ) hasta el comienzo del canal aliviador N° 15 al SE ( $35^{\circ}55'38''\text{S}/57^{\circ}43'28''\text{O}$ ). El tramo seleccionado comprende una longitud aproximada de 230 km, donde fueron elegidas 10 localidades (Figura 4.2) para llevar adelante los estudios. A continuación, se describen las principales características que presentan los afloramientos en cada localidad.



**Figura 4.2:** Ubicación de las localidades estudiadas. Abreviaturas: **PR:** Pte. Romero, **PG:** Pte. de Gorch, **LCQ:** Estancia (Ea.) La Cincuenta, **LH:** Los Horneros, **TB:** Termas de Gral. Belgrano, **ES:** Estación Río Salado, **LG:** Pte. Las Gaviotas, **EV:** Pte. El Venado, **LP:** Ea. La Postrera y **BV:** Ea. Buena Vista de Guerrero.

**Localidad Puente Romero ( $35^{\circ}35'44,15''\text{S}/58^{\circ}59'46,24''\text{O}$ )** Figura 4.3 A

Es un perfil de 1,60 m de potencia ubicado sobre la margen derecha, 500 m aguas abajo del puente homónimo. En él se encuentra representada la unidad B, con base no aflorante, compuesta por arenas fangosas homogéneas, de color amarillo pálido, que en su sector superior presenta gran cantidad de canalículos (pequeños canales interconetados). En el techo, esta unidad presenta el desarrollo de un paleosuelo, de color negro y estructura columnar, formado por arena fina a media y en el cual la materia orgánica (MO) fue fechada en  $2.900 \pm 60$  años  $^{14}\text{C}$  A.P..

La unidad C, en el techo del perfil, esta formada por sedimentos de granulometría arena fina a media de color gris, que no presentan estructuras sedimentarias y son muy friables. Para esta unidad se obtuvo una edad de 680+/-60 años <sup>14</sup>C A.P..

**Localidad Puente Gorch (35°56'9,77''S/57°46'38,61''O) Figura 4.3 B**

El perfil fue realizado sobre la margen derecha del río Salado, aproximadamente 300 m aguas abajo del puente homónimo y presenta cerca de 2 m de potencia. En la base se encuentra la unidad A, que está compuesta por 1,20 m de arenas finas de color marrón claro (10YR 6/4) en seco, las que se tornan ligeramente más oscuras en húmedo (10YR 4/3). Se observa la presencia de laminación paralela, en determinados sectores, y también paleocanales. La presencia de yeso, tanto en rosetas como en láminas, es muy abundante.

De forma discordante se pasa a la unidad B, la cual presenta 0,60 m de espesor y esta formada de un limo-arenoso color amarillo pálido en seco (5Y7/3), que adquiere tonalidades oliva en húmedo (5Y5/3; 6/3), presentando en la base abundante precipitados de yeso y tosca, los cuales desaparecen hacia el techo. En este sector terminal el sedimento se vuelve más arcilloso y se observa la presencia de múltiples canalículos.

Por encima descansa la unidad C, formada por 0,30 m de una arena media a fina homogénea, de color gris verdoso claro en seco (5Y 6/2) y oscuro en húmedo (5Y 3/2). En la margen opuesta (izquierda) fue posible observar un nivel oscuro que pasa transicionalmente a la unidad C (Fig 4.3 B) de 20 cm, y que posiblemente represente un nivel pedológico.

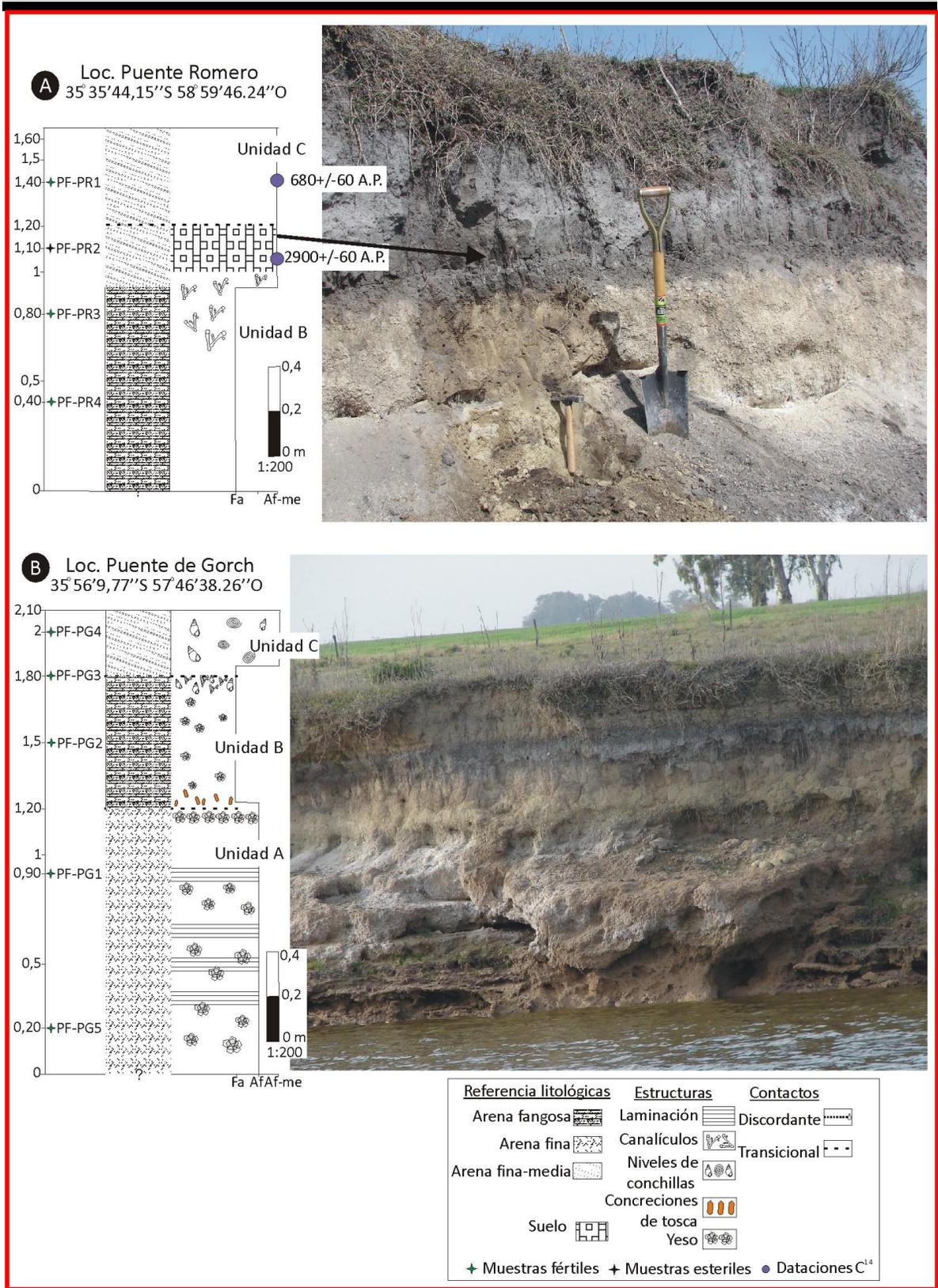


Figura 4.3: Perfil estratigráfico de la localidad A: Puente Romero y B: Puente de Gorch.

**Localidad Estancia La Cincuenta (35°36'9,23''S/58°52'44,11''O) Figura 4.4 A**

El perfil presenta más de 2,50 metros de potencia y esta integrado, de base a techo, por las unidades B y C, separadas por un paleosuelo y con la presencia de otro paleosuelo dentro de la unidad C.

La unidad B presenta 0,60 m de potencia, y a pesar de su coloración uniforme, amarillo pálido en seco (5Y 7/3; 8/2) y oliva claro en húmedo (5Y 6/3; 5/3), fue posible discriminar dos sectores: uno basal compuesto por arenas finas laminadas y con abundante presencia de yeso en rosetas, y por encima, otro sector constituido por un horizonte de fracción limo a limo-arenoso, con una alta densidad de canalículos.

Por encima y de forma transicional se encuentra un primer paleosuelo, representado por una arena fina de color gris amarronado (2.5Y 6/2 en seco, 2.5Y 4/2 en húmedo) y estructura piramidal.

Transicionalmente, se pasa a los sedimentos que conforman la unidad C, la cual presenta 0,30 m de potencia y esta compuesta por una arena fina, de color gris claro en seco (2.5Y 7/1), y amarronado en húmedo (2.5Y 4/2), que presenta una alta concentración de moluscos de agua dulce.

Luego se reconoce un segundo paleosuelo de aproximadamente 0,25 m, formado por sedimentos arenosos finos a medios, con estructura migajosa, de color gris oscuro en seco (2.5Y 5/3) que se torna negro al mojarlo (10YR 2/1).

Para finalizar, en el techo del perfil se encuentran 1 m de sedimentos arenosos finos. Mayormente macivos, aunque en determinados sectores puede observarse una fina laminación, en esta sección los restos de moluscos se encuentran muy dispersos.

**Localidad Los Horneros (35°38'59,26''S/58°51'7,66''O) Figura 4.4B**

Este perfil se encuentra ubicado 200 m aguas arriba de la ruta nacional N° 3 en la margen izquierda del río Salado y presenta cerca de 2,40 m de longitud total.

La unidad A, de 1 m de espesor, presenta en la base sedimentos arenosos finos y macivos que gradan hacia el techo, a limo-arenosos con canalículos. El contacto con la unidad B suprayacente, es neto.

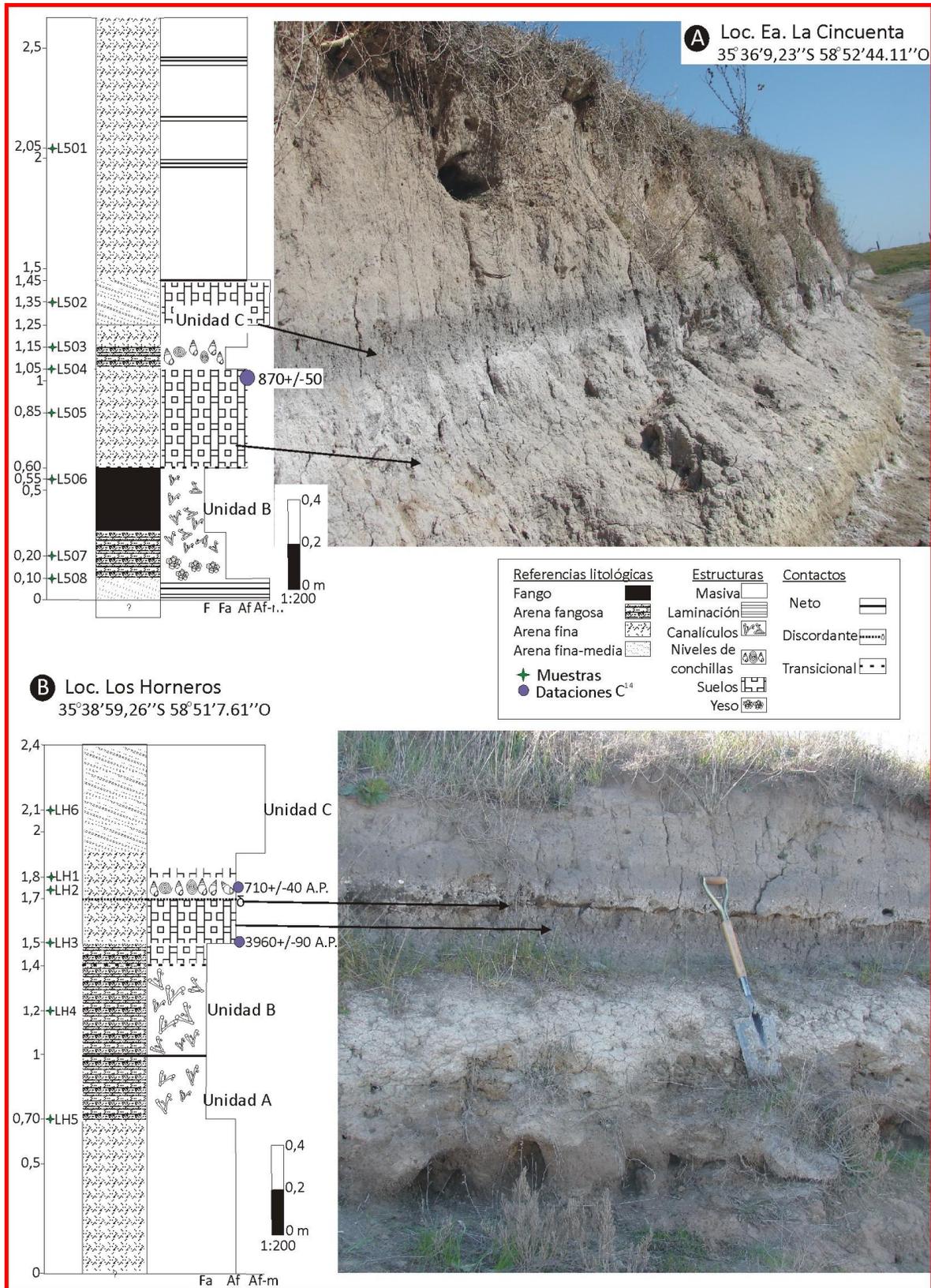


Figura 4.4: Perfil estratigráfico de la localidad A: Ea. La Cincuenta y B: Los Horneros.

La unidad B esta formada por sedimentos limo-arenosos de color amarillo pálido en seco (5Y 7/3), y verde oliva en húmedo (5Y 5/3), y se encuentra muy bioturbado por la presencia de canalículos. Por encima se desarrolla un paleosuelo de 0,30 m de espesor, que en perfil presenta la típica forma de media caña y estructura en bloques, texturalmente es un sedimento limo-arenoso que gradúa a una arena fina hacia el techo, de color amarillo amarronado (2.5y 6/3) que en húmedo se vuelve gris muy oscuro (2.5y 3/1). Materia orgánica obtenida de este nivel, arrojó una edad de 3.960+/-90 años <sup>14</sup>C A.P.. El contacto con la unidad C, es claramente discordante y presenta forma ondulada (Ver detalle en la Figura 4.6).

Hacia el techo del perfil se encuentra la unidad C, de 0,70 m de espesor, compuesta por arenas finas en la base y arena fina a media hacia el techo, de color mayormente grisáceos y sin estructuras sedimentarias. De la base de la unidad, se recuperaron conchas de *P. canaliculata* que fueron datados en 710±40 años <sup>14</sup>C A.P.. Un horizonte más oscuro de 15 cm, puede ser reconocido por encima del nivel donde se encuentran las conchillas.

#### **Localidad Termas de General Belgrano (35°43'11,05''S/58°29'28,34''O) Figura 4.5 A**

Este perfil fue realizado sobre la margen izquierda, en cercanía a la localidad de General Belgrano, y presenta 2,85 m de espesor total. En la base, la unidad A era apenas visible ya que se encontraba cubierta por el agua. La unidad B de 0,45 m de espesor, estaba formada por un sedimento limoso, de color amarillo pálido en seco (5Y 8/2), verde oliva pálido en húmedo (5Y 6/3), y presentaba una alta densidad de canalículos. En el techo de esta unidad, un paleosuelo de 15 cm de espesor es claramente identificable (ver Figura 4.6), de material limo-arenoso y con estructura en bloques. MO datada de este nivel dió una edad de 5.100±100 años <sup>14</sup>C A.P..

Por encima, separada por un límite neto, se encuentra la unidad C de 0,75 m de potencia, formada por una arena media, sin estructuras presentes. Un nivel de alta concentración de moluscos fue encontrado en la base de esta unidad (ver detalle en la Figura 4.7).

En el techo del perfil se ha identificado un depósito masivo, formado por sedimentos limo arenosos, de colores castaños claros (2.5Y 6/3), con conchas de moluscos dispersas y escasas.

**Localidad Estación Río Salado (35°41'59,06''S 58°26'50,66''O) Figura 4.5 B**

La unidad A formada por sedimentos de granulometría arena fina, presenta un importante depósito de yeso, conformando rosetas de varios centímetros. El espesor total de esta unidad es desconocido, ya que sólo una parte de la misma se encontraba sobre el nivel de agua.

La unidad B presenta 0,70 m de espesor, compuesta por un sedimento fango arcilloso con gran cantidad de canaliculos, que en la parte superior se encuentra laminado. El contacto con la unidad C es de tipo transicional. En esta localidad la unidad C presenta su máximo desarrollo, con un espesor mayor a los 2 m, presentando en la base una arena fangosa que grada a arena fina hacia el techo, con colores grisáceos en toda su extensión y finamente laminado.

En la unidad C, se destaca la presencia de dos niveles (ver Figura 4.5B) con altas concentraciones de conchillas, el primero con restos de *P. canaliculata* de  $1.710 \pm 60$  años  $^{14}\text{C}$  A.P. y el segundo de  $960 \pm 50$  años  $^{14}\text{C}$  A.P. (edad obtenida a partir de conchas de *H. parchappii*).

**Localidad Puente Las Gaviotas (35°49'47,36''S 58°22'32,99''O) Figura 4.6**

El perfil fue levantado sobre la margen derecha, 300 metros aguas abajo del puente homónimo, y es el de mayor espesor con casi 5 metros.

La unidad A se encuentra muy bien representada por casi 2,80 m de arenas finas, que se vuelven finas-medianas hacia el techo. Las estructuras sedimentarias no son continuas verticalmente, sino que se presentan niveles con estratificación paralela y en artesa, del mismo modo se observaron niveles con yeso que llegan a formar verdaderas capas de varios centímetros de espesor, y se ha identificado también una lente de ceniza volcánica.

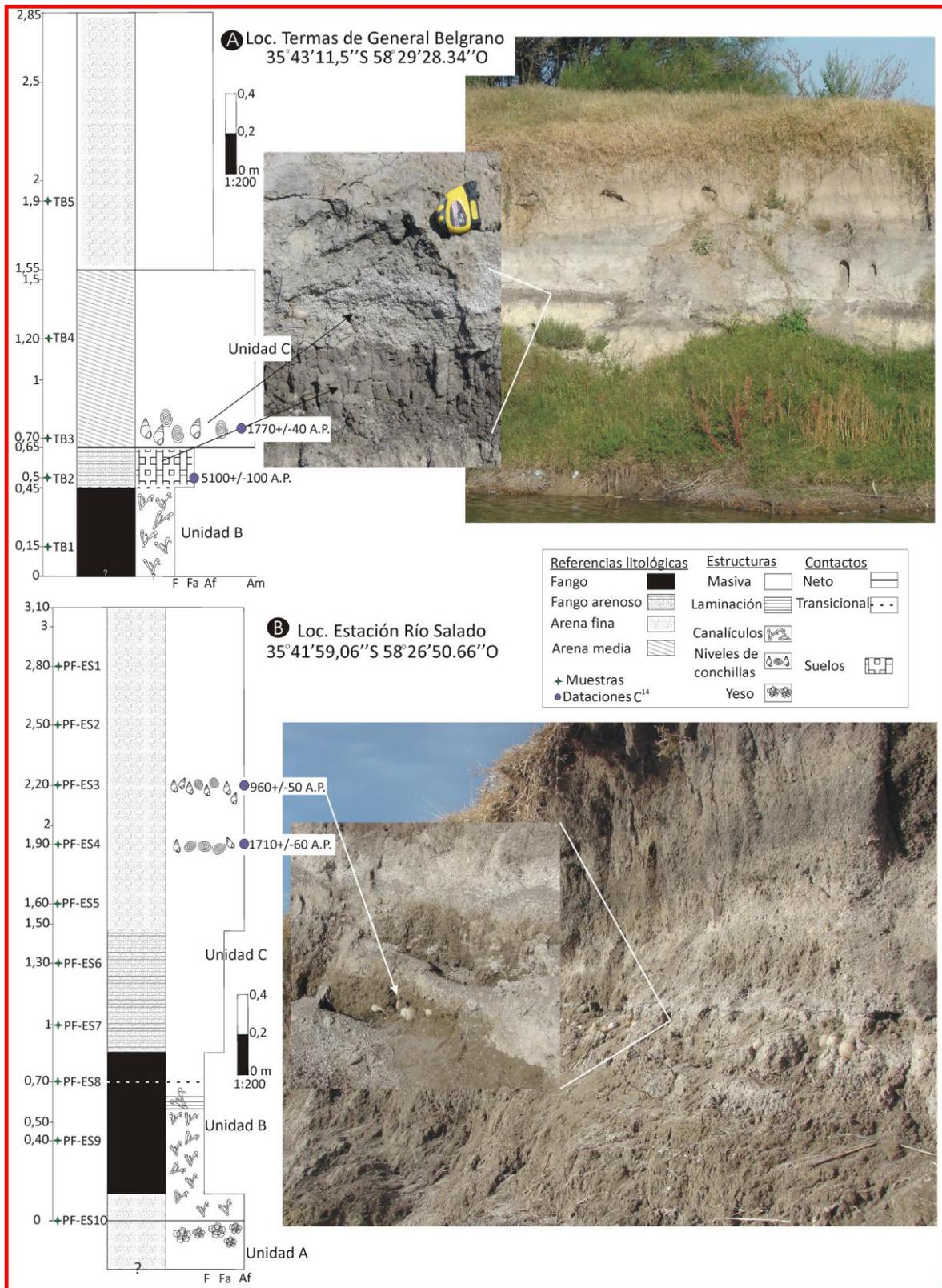


Figura 4.5: Perfil estratigráfico de la localidad **A**: Ea. Termas de Gral. Belgrano y **B**: Estación Río Salado.

De forma transicional se pasa a la unidad B, con 1,40 m de longitud, esta compuesta por arenas finas a medianas masivas, de color amarillo pálido en seco (5Y 7/3), mientras en húmedo se torna oliva (5Y 5/3), de la base se obtuvieron restos de *H. parchappii* que fueron datados en  $9.280 \pm 150$  años  $^{14}\text{C}$  A.P..

La unidad C con aproximadamente 1,30 m de espesor, esta formada por arena fina a media en la base y arenas medianas en el techo, de color gris a gris amarronado (2.5Y 5/2; 5Y 6/1) que se vuelve negras al mojarlas. A los 4,2 m se reconoce un nivel de conchas de *P. canaliculata* de  $1.550 \pm 80$  años  $^{14}\text{C}$  A.P. de antigüedad, hacia el techo de la unidad fue posible observar un horizonte más oscuro que evidencia una pedogénesis de escaso desarrollo.

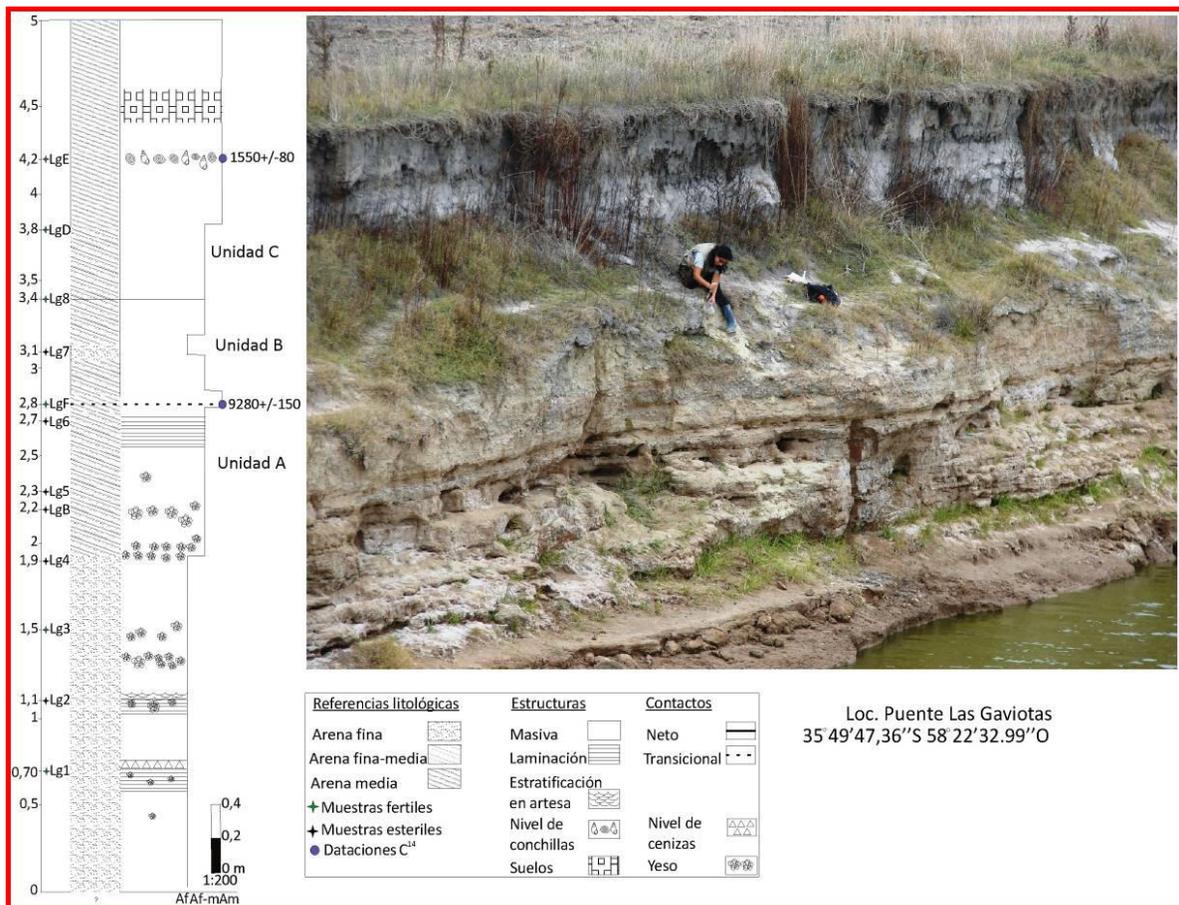


Figura 4.6: Perfil estratigráfico en la localidad Punte Las Gaviotas.

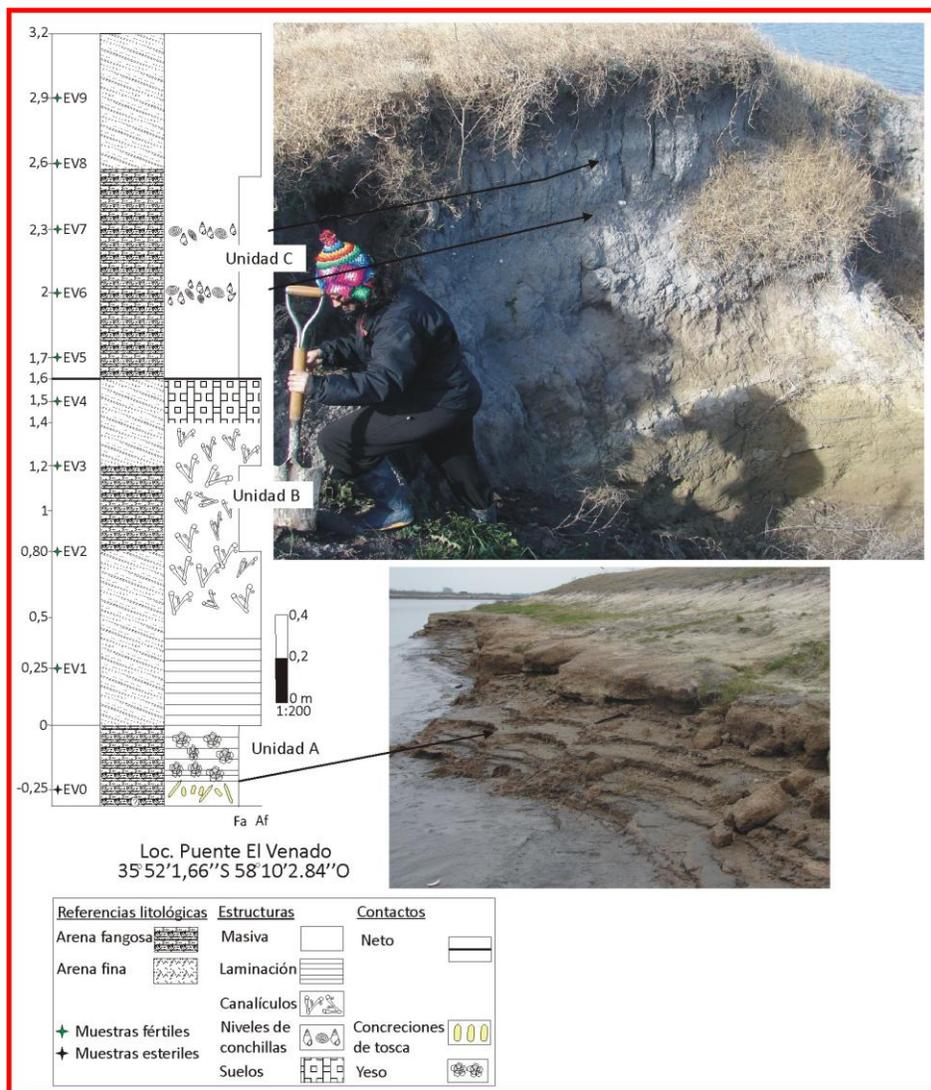
**Localidad Punte El Venado (35°52'1,66" S 58°10'2,84" O) Figura 4.7**

El perfil de 3,20 m de espesor fue realizado sobre la margen izquierda, 200 m aguas arriba del puente homónimo. La unidad A está formada por sedimentos areno-fangosos,

que se encuentran muy laminados, son de color amarillo pálido en seco, y marrón en húmedo, con fuerte presencia de tosca y yeso en rosetas.

La unidad B presenta 1,60 m de espesor, compuesta por arenas fangosas a finas, de color amarillo pálido que se torna gris oliváceo hacia el techo, la base se encuentra muy laminada, mientras en el sector superior es característica la presencia de canaliculos. Hacia el techo y en contacto neto con la unidad C, se reconoció la presencia de un horizonte pedogenizado de 20 cm de espesor, de color gris muy oscuro (10YR 3/2).

Hacia el tope del perfil se encuentra la unidad C, de 1,60 m de espesor y formada por sedimentos areno-fangosos que gradan a arena fina, predominantemente grisáceos y masivos. En esta unidad, pudieron ser individualizados dos niveles con alta concentración de moluscos, el superior con restos de *P. canaliculata*.



**Figura 4.7:** Perfil estratigráfico en la localidad Puesto El Venado.

**Localidad Estancia La Postrera (35°58'23,28''S 57°53'48,27''O) Figura 4.11**

Este perfil se encuentra ubicado 350 m aguas arriba del puente La Postrera sobre la margen izquierda del río Salado. De la unidad A solo se observaron los 30 cm superiores, ya que el resto se encontraba bajo el nivel de agua durante los muestreos. Es una arena fangosa de color gris amarillento en seco (2.5Y 6/3), que se vuelve gris amarronado en húmedo (10YR 4/2). Transicionalmente, se encuentran los sedimentos que conforman la unidad B, la cual presenta casi 1 m de espesor y esta formada por fangos masivos en la base, y presencia de canalículos en la parte superior, de color amarillo pálido (5Y 7/3) en seco y gris oliváceo en húmedo (5Y 6/2). Conchas de *H. parchappii* obtenidos del sector medio indicaron una edad de  $9.510 \pm 110$  años  $^{14}\text{C}$  A.P..

En contacto neto se apoya la unidad marina D, que presenta 0,80 m de espesor y se encuentra formada por sedimentos fangosos, con laminación paralela en todo su espesor, aunque en la base estas estructuras son menos notorias. Se destaca la presencia de valvas articuladas de *Tagelus plebeius* las que fueron datados en  $5.920 \pm 90$  años  $^{14}\text{C}$  A.P.. Por encima, y en contacto neto, se encuentra la unidad C, compuesta por arenas fangosas grisáceas, ejemplares de *H. parchappii* obtenidos del sector intermedio de la misma fueron fechados en  $1.840 \pm 80$  años  $^{14}\text{C}$  A.P..

**Localidad Estancia Buena Vista de Guerrero (35°37'24,61''S 58°55'55,84''O) Figura 4.12**

Este perfil, de casi 4m de espesor, fue elaborado 7 km aguas abajo de la ruta 2 sobre la margen derecha del río. La unidad A presenta 0,60 m de potencia y está formada principalmente por arenas finas de color amarillo pálido que se tornan marrón en húmedo, y presenta laminación paralela en determinados sectores. De forma transicional se pasa a la unidad B, la cual esta formada por arenas finas a fangosas de color amarillo pálido en seco y verde oliva en húmedo. Generalmente masivas, salvo en el techo de la unidad donde se observa la presencia de canalículos. El límite con la unidad superior se encuentra muy bioturbado.

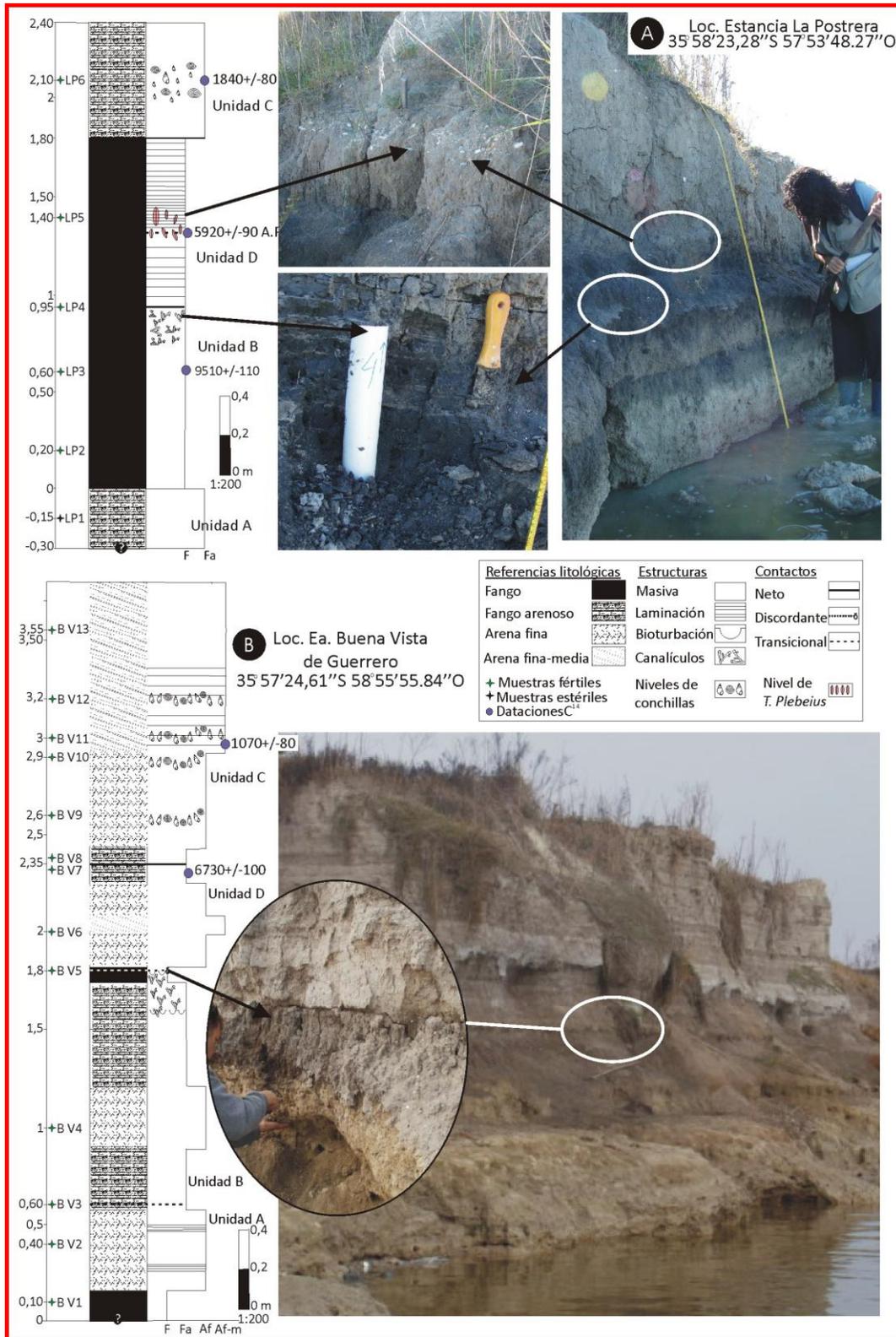


Figura 4.8: Perfil estratigráfico de la localidad A: Ea. La Postera y B: Ea. Buena Vista de Guerrero.

La unidad D esta formada principalmente por arenas finas, que aumentan de tamaño en el sector intermedio y predominan los colores grises o gris verdosos. Restos de *T. plebeius* recuperados del sector superior fueron datados en  $6.730 \pm 100$  años  $^{14}\text{C}$  A.P..

La unidad C de 1,40 m de potencia, esta formada por arenas finas que gradan a fino-medianas hacia el techo del perfil, de color gris a gris amarronado, con evidencias de laminación paralela en el sector intermedio. A lo largo de esta unidad se reconocieron 4 niveles con alta concentración de conchillas claramente diferenciables. Restos de *H. parchappii* del tercer horizonte indicaron una edad de  $1.070 \pm 80$  años  $^{14}\text{C}$  A.P..

### ESQUEMA LITOLÓGICO

El esquema litoestratigráfico de Fidalgo *et al.* (1973a,b; Figura 2.1) modificado por Dillon y Rabassa (1985), pese a ser definido en la cuenca del río Salado, no se ajusta acabadamente a lo que ha podido ser observado durante los trabajos de campo; y algunas de las unidades litoestratigráficas y pedoestratigráficas identificadas por los autores no han podido ser reconocidas en el área (e.g. Miembro Guerrero y Suelo Puesto Callejón Viejo).

Luego de realizar los relevamientos de campo en el area de estudio, analizar y describir los perfiles seleccionados de las diferentes localidades, se han podido reconocer en base a una serie de características litológicas, cuatro unidades litoestratigráficas diferentes, las cuales han sido designadas informalmente con letras (A, B, C y D), estableciendo un esquema litológico que servira de base, para poder analizar e interpretar los ensambles de moluscos recuperados en un contexto ambiental y cronológico.

En este sentido, se expone a continuación una descripción de las características litológicas generales de cada unidad, acompañado de su ambiente de depositación y edades obtenidas, las que representan un resumen de los diferentes perfiles levantados.

**Unidad A:** constituye la unidad basal en los perfiles analizados. Puede presentar estructuras sedimentarias laminares paralelas o en artesas, o carecer de ellas formando horizontes masivos; está constituida por sedimentos limo arenosos correspondientes a facies de canal, asociadas a planicies de inundación y albardón, depositadas en ambientes

restringidos de cubetas, como también en ambientes deprimidos más abiertos, los que fueron evolucionando a planicies de inundación (Corrales Zarauza *et al.*, 1977; Spalletti, 1980).

Incluye sedimentos de edad Pleistoceno Tardío, y corresponde a la parte basal del Mb. Guerrero de la Fm. Luján (Fidalgo *et al.*, 1973b) y al Mb. La Chumbiada (Dillon y Rabassa, 1985) (Tabla 1).

Unidad	Localidad	Código de laboratorio	Edad <sup>14</sup> C AP	Material Datado	Referencias
Unidad A	Estancia Los Cerrillos	LP-2184	12.100 ± 100	M.O.	Scanferla <i>et al.</i> (2013)
		LP-2259	12.860 ± 120	<i>Hippidion principale</i>	
		LP-2184	13.400 ± 200	<i>Smilodon sp.</i>	Prado <i>et al.</i> (2013)
		LP-2568	12.380 ± 190	<i>Doedicurus sp.</i>	
		Beta-311032	14.120 ± 50	<i>Hippidion sp.</i>	

Tabla 1: Edades radiocarbónicas expresadas en años AP para la Unidad A. (M.O.: materia orgánica).

Unidad	Localidad	Cód. lab.	Edad <sup>14</sup> C BP	Edad cal AP	Mat. Datado	Ref.
Unidad B	Ea. La Postrera	LP-2561	9.510±110	8.859 – 8.607	<i>Heleobia parchappii</i>	Mari <i>et al.</i> (2013)
	Aº. San Miguel	LP-2127	5.610±110	6.222-6.230 6.276-6.487	<i>H.parchappii</i>	Fucks <i>et al.</i> (2009)
	Pte. Las Gaviotas	LP-2515	9.280±150	10.234-10.579	<i>H.parchappii</i>	Fucks <i>et al.</i> (2007)
	Termas de Belgrano	LP-1770	8.640±90	9.473-9.704 9.723-9.799	<i>H. parchappii</i>	
	Ea. Los Cerrillos	LP-2299	9.570±150	10.608-10.614 10.658-11.101	<i>H. parchappii</i>	Mari <i>et al.</i> (2013)
	Pte. Romero	LP-2699	8.720±100	9.530 – 9.777	<i>H. parchappii</i>	
	La Cincuenta (San Genaro 2)	AA89718	4.530±56	4.884-4.931 4.958-5.305	M.O.	Mehll (2011)

Tabla 2: Edades radiocarbónicas expresadas en años AP y calibradas obtenidas para la Unidad B.

**Unidad B:** sedimentos areno-fangosos a areno-gravosos, de colores grisáceos y amarillentos grisáceos en seco, pero pueden adquirir tonalidades verdosas cuando se encuentran muy húmedos o sumergidos, aunque estos tonos han sido escasamente observados.

Sus depósitos se presentan generalmente macivos, o con estratificación paralela horizontal sobre todo en aquellos sectores que han sido poco disturbados. Se los encuentra también rellenando cárcavas dentro de los sedimentos infrayacentes.

La gran cantidad de carbonato de calcio y yeso que se encuentra en esta unidad, el elevado grado de actividad orgánica y el desarrollo de un suelo en sectores deprimidos, se relacionarían a grandes periodos de exposición aérea con elevados niveles de evaporación.

Esta unidad podría correlacionarse con el Mb. Lobos (Dangavs y Blasi, 1992 y posteriores), pero de edad holocena. Con respecto al esquema de Fidalgo *et al.* (1973b), y debido a que englobamos a sedimentos de color amarillento, grises y a los escasos amarillos verdosos, con edades holocenas, correspondería a lo que denominaron Mb. Río Salado y posiblemente a la porción verdosa del Mb. Guerrero, aunque estos últimos, como se ha ya mencionado, fueron poco reconocidos en la zona de trabajo.

**Unidad C:** se encuentra en el sector superior de todos los perfiles analizados. En muchas localidades (Puente de Gorch, Ea. La Cincuenta, Los Horneros, Pte. Las Gaviotas) es posible observar un paleosuelo o nivel más oscuro ubicado en el sector medio de la unidad, el cual permite diferenciar dos sectores. El inferior presenta colores grisáceos variando los tonos en función del contenido de humedad, y con densas concentraciones de moluscos de agua dulce que forman niveles muy conspicuos. La sección superior de tonos más castaños y que, comúnmente, presenta restos de *P. canaliculata* dispuestos en la base del nivel o en contacto con el paleosuelo.

Los sedimentos se habrían depositados tanto en ambientes de albardón, que es donde alcanza su mayor desarrollo y las texturas más gruesas, como en las planicies de inundación y fondo de lagunas en donde los espesores son menores, las texturas más finas y los colores más verdosos y oscuros, aunque en general estas geoformas están siempre interconectadas.

Las edades obtenidas corresponden al Holoceno Tardío (Tabla 3), pudiéndose situar el límite cronológico entre ambos sectores alrededor de los 1.5 ka AP, basado en la presencia

del nivel de *P. canaliculata* directamente apoyado sobre el paleosuelo. Estos valores indican una edad más antigua de la que en general se le atribuía a esta unidad.

Corresponde a lo que se ha denominado Aluvio, Aluvio Actual, Fm. Aluvial y Fm. Subaluvial (Fidalgo *et al.*, 1973b; Dangavs y Blasi, 2002; Dangavs, 2009; Dangavs y Reynaldi, 2008, entre otros).

Unidad	Localidad	Cód. Lab.	Edad <sup>14</sup> C BP	Edad cal BP	Mat. Dat.	Ref.
Unidad C	Ea. Buena Vista de Guerrero	LP-2586	1.070±80	899-986	<i>H.parchappii</i>	Mari <i>et al.</i> (2013)
	Est. Río Salado	LP- 2817	960 ± 50	772-844 856-905	<i>P.canaliculata</i>	Esta tesis
		LP- 2825	1.710 ± 60	327-438	<i>H.parchappii</i>	
	Ea. La Postrera	LP-2577	1.840±80	133-269	<i>H.parchappii</i>	Mari <i>et al.</i> (2013)
	Aº. San Miguel	LP-2120	8.20±60	663-741	<i>P.canaliculata</i>	Fucks <i>et al.</i> (2009)
	Pte. Las Gaviotas	LP-2483	1.550±80	1.306-1418	<i>P.canaliculata</i>	Fucks <i>et al.</i> (2007)
	Frig. Belgrano	LP-2179	1.240±60	772-899	<i>P.canaliculata</i>	
	Frig. Belgrano	LP-2278	3.040±70	3.068-3265	<i>H.parchappii</i>	
	Termas de Belgrano	LP-2519	1.770±40	1.563-1692	<i>H.parchappii</i>	Mari <i>et al.</i> (2013)
	Balneario Belgrano	LP-1445	1.060±40	1.186-1204 1.240-1304	<i>P.canaliculata</i>	Fucks <i>et al.</i> (2007)
		LP-1769	2.440±70	2.346-2612 2.637-2686	<i>H.parchappii</i>	
	Los Horneros	LP-2693	710±40	1.288-1318	<i>P.canaliculata</i>	Mari <i>et al.</i> (2013)
	La Cincuenta	LP-2718	870±50	684-769	<i>H. parchappii</i>	Esta tesis
	La Cincuenta (San Genaro 2)	AA89720	3.002±40	2.962-3253	conchillas	Mehll (2011)
Pte. Romero	LP-2153	680±60	560-653	<i>P.canaliculata</i>	Mari <i>et al.</i> (2013)	
Pte. Romero	LP-2228	1.650±80	358-365 381-571	<i>H.parchappii</i>		

**Tabla 3.** Edades radiocarbónicas expresadas en años AP y calibradas obtenidas para la Unidad C.

**Unidad D:** en las localidades cercanas a la bahía Samborombón, intercalados entre los sedimentos fluviales (unidad B) se observan los sedimentos marinos correspondientes a la última transgresión marina (MIS1). Compuesta por sedimentos fangosos, de color negro

finamente laminados, con valvas de moluscos marinos, pudiéndose desarrollar por encima, una facie más arenosa, castaño grisácea, también portadora de malacofauna marina.

Durante esta transgresión, el mar ingresó en la zona de estudio exclusivamente por el curso del río Salado, produciéndose el desborde en las paleolagunas de Ea. Buena Vista de Guerrero y Ea. La Postrera (Fucks *et al.*, 2010). La edad de esta unidad corresponde al máximo transgresivo del MIS1 (Holoceno Medio, Tabla 4), y se correlaciona con la Fm. Las Escobas (Fidalgo *et al.*, 1973a), o el Querandinense y Platense de Frenguelli (1950).

Unidad	Localidad	Cód. Lab.	Edad <sup>14</sup> C AP	Edad cal AP	Mat. Dat.	Ref.
Unidad D	Ea. El Callejón	LP-1209 LP-1211	5.640±70 5.870±50	5.946-6.125 6.234-6.346	<i>Zidona</i> sp. <i>T. plebeius</i>	Figini <i>et al.</i> (1981)
	Ea. Buena Vista de Guerrero	LP-2597	6.730±100	7.160-7.363	<i>T. plebeius</i>	Mari <i>et al.</i> (2013)
	Ea. La Postrera	LP-2509	5.920± 90	6.556–6.788	<i>T. plebeius</i>	

**Tabla 4.** Edades radiocarbónicas expresadas en años AP y calibradas obtenidas para la Unidad D.

Unidad	Localidad	Cód. lab.	Edad <sup>14</sup> C AP	Edad cal AP	Mat. Dat.	Ref.
Gesuelo La Pelada	Aº San Miguel	LP-2119	2.580±50	2.559 –2.749	M.O	Fucks <i>et al.</i> (2009)
	Termas de Belgrano	LP-2514	5.100±100	3.954- 3.760	M.O.	Mari <i>et al.</i> (2013)
	Balneario Belgrano	LP-1773	4.220±90		M.O.	Fucks <i>et al.</i> (2007)
	Los Horneros	LP-2703	3.960±90	4.226- 4.438	M.O.	Mari <i>et al.</i> (2013)
	Ea. San Genaro	AA89917	2.989±43	2.950- 3.252	M.O	Mehll (2011)
	Ea. San Genaro	AA89718	4.530±56	4.884-4.931 4.958-5.305	M.O.	
	Puente Romero	LP-2697	2.900±60	2.870-3.038	M.O	Mari <i>et al.</i> (2013)

**Tabla 5:** Edades radiocarbónicas expresadas en años AP y calibradas para el geosuelo La Pelada.

Además en la zona pudo ser reconocido un paleosuelo, de unos 50 cm de espesor, que se presenta en forma discontinua a lo largo de los afloramientos (localidades Puente Romero, Ea. La Cincuenta, Los Horneros y Termas de Belgrano). Se desarrolla entre las

unidades B y C, y se ha formado principalmente a expensas de sedimentos fluviales de la Unidad B.

Este paleosuelo, ha sido observado en lagunas actuales o paleolagunas, por lo que podría vincularse con ambientes deprimidos, que ante la ausencia de acumulaciones fluviales importantes, evolucionó como un suelo de pantano. Se ha desarrollado en el Holoceno Medio (Tabla 5) y puede correlacionarse con el suelo La Pelada (Fidalgo *et al.*, 1973b).

## **CAPÍTULO V: ANÁLISIS AUTOECOLÓGICO**

### **Objetivos específicos:**

- Identificar las especies continentales recuperadas de los depósitos fluviales estudiados.
- Recopilar información disponible sobre características autoecológicas particulares de cada una, relevantes para las interpretaciones paleoambientales.

### **INTRODUCCIÓN**

La base para la reconstrucción de los paleoambientes del Cuaternario puede resumirse principalmente en dos supuestos: **1)** que los hábitats y rangos de tolerancia de las especies, de moluscos en este caso, en el pasado eran los mismos que en la actualidad (Sparks, 1961); y **2)** los moluscos han tenido una evolución conservativa durante el Cuaternario (Miller y Bajc, 1989). Teniendo en cuenta que las especies encontradas en los sedimentos cuaternarios, en el área de estudio, se encuentran viviendo en la actualidad, es que los estudios sobre comunidades actuales y las variables ambientales que favorecen y limitan su desarrollo, son de gran importancia para realizar reconstrucciones paleoambientales precisas.

En Argentina, en los últimos años, se han desarrollado numerosos trabajos sobre diferentes aspectos ecológicos de los moluscos de agua dulce (e.g. Ciocco y Scheibler, 2008; De Francesco y Hassan, 2009; Seuffert *et al.*, 2010; Tietze y De Francesco, 2010; Tietze *et al.*, 2011; Hassan *et al.*, 2012; Seuffert y Martín, 2013). Además se cuenta con importantes catálogos desarrollados por Castellanos y colaboradores (e.g. Castellanos y Fernández, 1976; Castellanos y Landoni, 1981; Fernández, 1981a, b; Rumi, 1991; Landoni, 1992), los cuales son material de consulta obligada, por su importancia y precisión en las descripciones morfológicas. Sin embargo algunas especies, ya sea por su abundancia, su valor sanitario como huéspedes de parásitos de importancia para el hombre, o por sus implicancias agropecuaria por ser depredadoras de cultivo, han recibido mayor atención, mientras que en otros casos, la información disponible es muy poca.

A la hora de realizar reconstrucciones paleoambientales del Cuaternario, resulta imprescindible conocer cómo son los ambientes que ocupan las especies en la actualidad, y cuáles son las variables ambientales que condicionan o favorecen su desarrollo. Así, mediante el principio del actualismo, la información ambiental obtenida sobre las especies de moluscos vivientes puede ser extrapolada al registro fósil cuaternario (De Francesco, 2013).

Por lo tanto, en este capítulo se dan a conocer: **1)** las especies que fueron recuperadas de los depósitos estudiados, y **2)** la información recopilada de cada taxón en particular, es decir, sus requerimientos ecológicos, características del hábitat en el que viven y, rangos geográficos y estratigráficos. La clasificación sistemática seguida (Figura 5.1) en esta tesis corresponde a la adoptada por Bouchet y Rocroi (2005).



**Figura 5.1.** Clasificación adoptada de Bouchet y Rocroi (2005) de las especies presentes en el área de estudio.

---

## ESPECIES ENCONTRADAS

En las 10 localidades analizadas fueron recuperados cerca de 70.000 ejemplares pertenecientes a siete familias de gasterópodos (Lámina 1 y 2): Ampullariidae, Cochliopidae, Lymnaeidae, Planorbidae, Physidae, Succineidae y Scolodontidae; de las cuales ocho son especies de agua dulce: *Pomacea canaliculata*, *Heleobia parchappii*, *Lymnaea viator*, *Antillorbis nordestensis*, *Biomphalaria peregrina*, *Drepanotrema heloicum*, *Uncancylus concentricus* y “*Stenophysa marmorata*” y dos son especies terrestres: *Succinea meridionalis* y *Miradiscops brasiliensis*.

Además se encontraron 11 especies de ambientes estuáricos y marinos (Lámina 3), los gasterópodos: *Heleobia australis*, *Acteocina candeii*, *Olivella puelcha*, *Crepidula* sp. y *Buccinanops* sp.; y los bivalvos: *Tagelus plebeius*, *Anomalocardia brasiliana*, *Mactra isabelleana*, *Pitar rostratus*, y *Carditamera plata*.

A continuación se describen y detallan los requerimientos ecológicos de las especies continentales encontradas y de *H. australis*, la cual, a pesar de no ser una especie de agua dulce, se destaca por sobre las demás especies salobres no solo por su abundancia sino también por su presencia en unidades de origen fluvial. A modo de resumen en las tablas 6 y 7 se presentan el número de ejemplares recuperados en cada localidad, y su presencia en las distintas unidades litológicas analizadas en esta tesis.

### *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822)

#### Lámina 1, figura 1

Es la especie de mayor tamaño de toda la malacofauna dulceacuícola de la región (entre 4 a 6 cm de longitud aproximadamente). Es la especie nativa más estudiada de Argentina (Martín y De Francesco, 2006), y es una de las cien “especies exóticas invasoras más dañinas del mundo” (Lowe *et al.*, 2004) por el daño y las pérdidas económicas que causa en los cultivos.

Su ciclo de vida dura aproximadamente de tres a cuatro años y son caracoles de rápido crecimiento en primavera y verano, mientras que en invierno viven sumergidos en

el fango o refugiados entre las raíces de las plantas sumergidas (Castellanos y Fernández, 1976).

**Hábitat:** son de vida anfibia, si bien pasan la mayor parte del tiempo en el agua respirando por medio de branquias, es común que las hembras salgan por las noches a depositar sus huevos, subiendo por lo juncos y alejándose varios centímetros fuera del agua, pueden resistir un periodo largo en el exterior y pueden sobrevivir en condiciones de desecación. Ha sido considerada clásicamente como una especie de ambientes lénticos (Castellanos y Fernández, 1976), pero, recientemente, Martín *et al.* (2001) y Seuffert y Martín (2012, 2013) han demostrado que esta especie es encontrada más frecuentemente en arroyos de aguas tranquilas o de baja energía.

**Alimentación:** es variada, en general son voraces. Son los principales consumidores de vegetación macrofítica (Estebenet, 1995; Giorgi *et al.*, 2005), aunque pueden alimentarse de cualquier resto de animal fresco o no, y hay evidencias de canibalismo sobre ejemplares muertos (Castellanos y Fernández, 1976).

**Distribución geográfica:** es una especie tropical a subtropical, su rango de distribución actual se extiende desde la Cuenca de Amazonas en Brasil, hasta los sistemas serranos de Tandil y Ventania en Buenos Aires, Argentina (Estebenet *et al.*, 2006), siendo más comunes en la ladera norte y bastantes raros y aislados sus registros en el sector sur de estos sistemas montañosos. En Argentina, sin embargo, la distribución de *P. canaliculata* fue más restringida durante el Pleistoceno Tardío-Holoceno (Martín y De Francesco, 2006), limitándose casi exclusivamente a las cuencas de los ríos Salado y de la Plata y, en menor medida, a cuencas en la ladera norte de los sistemas serranos de Ventania y Tandilia (Martín *et al.*, 2001; Martín y De Francesco, 2006 y citas allí mencionadas).

Esta especie fue introducida para la cría y posterior consumo humano, pero debido a un mal manejo ha invadido varios países del oeste de América del Sur, como Chile (Jackson y Jackson, 2009), Perú (Paredes *et al.*, 1999) y Ecuador, donde particularmente afecta los cultivos de tomate (Villalva, 2013), y del sudeste asiático donde es considerada

una plaga importante sobre los cultivos de arroz (Halwart, 1994; Martín *et al.*, 2001; Cowie, 2005).

**Distribución estratigráfica:** Pleistoceno-Holoceno del NE de provincia de Buenos Aires, su preservación suele ser en general muy buena (Martin y De Francesco, 2006). También se han encontrado registros cuaternarios de esta especie en Uruguay (Martinez y Rojas, 2004).

**Material hallado en esta tesis:** se recuperaron 22 individuos de todas las localidades estudiadas a excepción de Puente Romero y Puente Gorch; el material provino únicamente de la unidad C. **Número de colección:** MHM-PI 1

*Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835)

#### Lámina 1, figura 2

Es la especie dominante en los ambientes dulceacuícolas de la región pampeana (Tietze *et al.*, 2011), presenta una conchilla cónica alargada de pequeño tamaño (de 2 a 5 mm de longitud). Es una especie oportunista, que presenta altas tasas de reproducción, rápido desarrollo y reproducción temprana (Tietze *et al.*, 2011), su ciclo de vida presenta desarrollo directo, sin fase larval libre (Cazzaniga, 2011).

**Hábitat:** se la encuentra tanto en arroyos como lagunas, viviendo asociadas a vegetación sumergida, piedras o fondos fangosos (Tietze y De Francesco, 2010); los juveniles y adultos se dispersan por flotación (Cazzaniga, 2011). Como respiran exclusivamente por branquias necesitan de ambientes bien oxigenados.

Clásicamente era conocida como una especie exclusiva de agua dulce, pero ha quedado demostrado que puede vivir tanto en aguas dulceacuícolas como salobres y en pequeños cuerpos de agua con alta concentración de sales por efecto de la evaporación (Bonadonna *et al.*, 1995). En la región Pampeana ha sido encontrada en aguas con conductividades que fluctúan entre 6 y 33 mS/cm (De Francesco e Isla, 2003; Tietze y De Francesco, 2010). De Francesco (2002) concluyó que esta especie es capaz de sostener poblaciones estables, a lo largo del año, en condiciones de extrema salinidad; sumado a que De Francesco y Hassan (2009) y Hassan *et al.* (2012) han encontrado que es la única

especie presente en las lagunas salobres (con alta conductividad y dureza) de las provincias de la Mendoza y La Pampa. De este modo la presencia de *H. parchappii* sin otra especie asociada, es decir formando ensambles monoespecíficos, puede ser indicativa de agua muy duras y salinas.

**Alimentación:** es una especie detritívora. Se alimenta de microanimales, por necrofagia o raspando el perifiton (Cazzaniga, 2011).

**Distribución geográfica:** En ríos y arroyos de la provincia de Entre Ríos, Santa Fe, Buenos Aires, La Pampa y Río Negro (Gaillard y Castellanos, 1976) y Mendoza (Ciocco y Scheibler, 2008; De Francesco y Hassan, 2009). La especie también está presente en cuerpos de agua dulce de Uruguay y del sur de Brasil.

**Distribución estratigráfica:** Es la especie más representativa en los depósitos Cuaternarios de la región Pampeana con abundancias relativas que llegan al 90 – 100% (De Francesco y Zárate, 1999, De Francesco *et al.*, 2014), y es la segunda especie más abundante después de *H. australis* en los depósitos estuáricos de la costa bonaerense (De Francesco, 2002). El registro más antiguo de esta especie es del Pleistoceno (35.000 años A.P) en la región central de Argentina (ver citas en Matínez y De Francesco, 2011).

**Material hallado en esta tesis:** es la especie más abundante, se recuperaron 62126 ejemplares en todas las localidades estudiadas y de todas las unidades litológicas. **Número de colección:** MHM-PI 2

*Heleobia australis* (d'Orbigny, 1835)

### Lámina 1, figura 3

Es una especie de tamaño pequeño que no supera los 10 mm de longitud. Su concha presenta en la superficie externa solo líneas de crecimiento muy finas y en muchos casos poco evidentes (Aguirre y Farinati, 2000).

**Hábitat:** habita en áreas con influencia de mareas, tales como lagunas costeras y estuarios estratificados (De Francesco e Isla, 2003), y en ambientes protegidos de la acción directa del mar (Fiori y Carcedo, 2011). Exhibe una gran plasticidad ajustando sus características vitales a las condiciones ambientales (Fiori y Carcedo, 2011). En cuanto al

clima, es una especie que habita ambientes típicamente templado-cálidos a subtropicales (Aguirre y Farinati, 2000). Según Fiori y Carcedo (2011), la temperatura resulta ser el factor que limita su distribución, ya que se observa un descenso en las tasas de crecimiento individual y un alargamiento del ciclo de vida de norte a sur.

**Distribución geográfica:** se distribuye desde Surinam hasta San Antonio Oeste (Canepuccia *et al.* 2007), es decir abarca el litoral atlántico de América del Sur hasta los 42° S.

**Distribución estratigráfica:** los restos más antiguos se encuentran en sedimentos del Pleistoceno Tardío, corresponden a ambientes estuáricos del último interglacial, probable piso isotópico 5e, ca. 125.000 años A.P. (ver citas en Matínez y De Francesco, 2011), y es la especie más abundante en sedimentos holocenos de ambientes estuáricos con abundancias relativas del 50 al 90% (Aguirre y Farinati, 2000).

**Material hallado en esta tesis:** se encontraron 4832 ejemplares, lo que la convierte en la segunda especie más abundante. Se hallaron ejemplares en todas las localidades estudiadas (a excepción de Puente Romero), y en todas las unidades litológicas definidas. **Número de colección:** MHM-PI 3.

*Lymnaea viator* d'Orbigny, 1835

#### Lámina 1, figura 4a y b

La información predominante acerca de esta especie se encuentra principalmente relacionada a su ciclo de vida por su importancia sanitaria ya que, al igual que otros representantes de la familia, actúa como hospedador intermediario del parásito *Fasciola hepatica*, un parásito de gran importancia en la salud pública y animal para nuestro país (Deis *et al.*, 2008).

Es un caracol anfibio, de pequeño tamaño (no superan los 7 u 8 mm) que respira oxígeno atmosférico mediante un pulmón, una amplia cámara constituida por una porción de la cavidad del manto muy irrigada con vasos sanguíneos que se abre al exterior por un neumoporo. Para obtener oxígeno del aire, los caracoles se dirigen hacia la superficie del

agua, y cuando la cámara respiratoria está repleta de aire se sumergen, repiten esta acción periódicamente para renovar el aire del pulmón (Castellanos y Landoni, 1981).

**Hábitat:** se encuentra en diferentes ambientes lénticos y lóticos de aguas claras de alta calidad como: charcas, aguadas, manantiales, ríos, arroyos, cañadas y aún en aguas termales. En los ríos y arroyos prefieren zonas de remansos, de flujo lento sin turbulencias o pequeñas entradas entre las plantas acuáticas (Castellanos y Landoni, 1981; Deis *et al.*, 2008).

Es altamente resistente a condiciones ambientales adversas tales como frío extremo o aguas termales, stress hídrico y altas altitudes. Por ejemplo, en la provincia de Mendoza fue encontrada en alturas superiores a los 1900 m.s.n.m (Deis *et al.*, 2008), mientras en Perú se la registró sobre los 4000 m.s.n.m. (Londoño *et al.*, 2009). Puede tolerar aguas con altas conductividades, entre 151 y 2420 mS cm<sup>-1</sup> (Castellanos y Landoni, 1981; Scheibler y Ciocco, 2011) y frente a condiciones poco favorables puede vivir varios meses inactiva en el barro seco.

**Alimentación:** los representantes de esta familia se alimentan de la vegetación acuática del medio donde viven, ya sea de algas filamentosas o plantas superiores, y también de diminutos organismos que viven adheridos sobre la superficie de piedras y plantas (Castellanos y Landoni, 1981).

**Distribución geográfica:** principalmente en el centro-oeste del país, llegando hasta Salta y Jujuy (Castellanos y Landoni, 1981). Su presencia ha sido bien documentada en la región de Cuyo (Deis *et al.*, 2008; De Francesco and Hassan, 2009). Kleiman *et al.* (2004) han registrado esta especie en Patagonia (El Bolsón y Cholila, provincias de Río Negro y Chubut). Por el contrario, hay escasos registros en la región Pampeana (Tietze *et al.*, 2011).

**Distribución estratigráfica:** El registro más antiguo se remontaría al Plioceno Temprano, representado por la Fm. Andalhuala en la provincia de Catamarca (Morton *et al.*, 2011), además se la documentó en sedimentos del Pleistoceno Tardío de Tucumán (Trauth *et al.*, 2003). En la provincia de Mendoza ha sido encontrada en altas abundancias en sedimentos del Cuaternario Tardío (De Francesco y Dieguez, 2006; De Francesco *et al.*,

2007), y en la provincia de Buenos Aires fue hayada en el río Luján (Prieto *et al.*, 2004) y en el arroyo Cortaderas (Steffan *et al.*, 2014).

**Material hallado en esta tesis:** solo se recuperaron seis individuos, todos provenientes de la unidad B de la localidad Puente El Venado. **Número de colección:** MHM-PI 4.

*Antillorbis nordestensis* (Lucena, 1954)

**Lámina 1, figura 5a, b y c**

Son caracoles muy pequeños, que llegan a medir 5 mm de diámetro y 1,5 mm de ancho. Es una especie poco documentada y quizás su presencia en el registro esta subvalorada debido a su pequeño tamaño y, tal como plantean Tietze *et al.* (2011), probablemente es confundida con ejemplares juveniles de otras especies.

**Hábitat:** como la mayoría de los planórbidos, prefieren microhábitats con vegetación y se ubican en las partes bajas de los cuerpos de agua, así como en arroyos con aguas estancadas (Tietze y De Francesco, 2010).

**Distribución geográfica:** Se encuentra presente en Brasil y Uruguay, y también en Argentina, donde hay registros de hallazgos puntuales en las provincias de Misiones, Entre Ríos, Buenos Aires, Santa Fe y Río Negro (Rumi, 1991; Paraense, 2005).

**Distribución estratigráfica:** En sedimentos holocenos del SE de la provincia de Buenos Aires (Messineo *et al.*, 2013; De Francesco *et al.*, 2014; Steffan *et al.*, 2004).

**Material hallado en esta tesis:** se obtuvieron 11 individuos de la unidad C de las localidades Puente Romero, Estación Río Salado y Buena Vista de Guerrero. **Número de colección:** MHM-PI 5.

*Biomphalaria peregrina* (d'Orbigny, 1835)

**Lámina 1, figura 6 a, b y c**

Es una especie de interés sanitario, ya que potencialmente es un hospedador intermediario del digeneo *Schistosoma mansoni* (Paraense, 1973). Además, es el

planorbido más frecuente y más ampliamente distribuido en la Argentina (Rumi *et al.*, 2008).

**Hábitat:** se distribuye preferentemente en ambientes lénticos tales como lagunas y estanques dominados por vegetación acuática (Rumi, 1990). Ha sido encontrada viviendo en cuerpos de agua oligohalina, con valores de conductividad entre 0.46 y 1.63 mS cm<sup>-1</sup>, y valores de pH entre 8.19 y 9.22, en ambientes con baja velocidad de corriente y alta cubierta vegetal (De Francesco y Hassan, 2009, Tietze y De Francesco, 2010). En regiones semiáridas, fue encontrada en cuerpos de agua que presentan mayores valores de conductividad (hasta 7,2 mS cm<sup>-1</sup>) y pH (hasta 10,5) (Hassan *et al.*, 2012).

**Distribución geográfica:** presenta una amplia distribución en America del Sur. En Argentina se encuentra en las provincias de Buenos Aires, Misiones, Mendoza, Córdoba, Santa Fe, San Luis, Entre Ríos, Corrientes, San Juan, Salta, Jujuy, La Rioja, Chaco, Tucumán, Neuquén, Río Negro y Chubut (Rumi, 1991).

**Distribución estratigráfica:** es una especie encontrada en muchos depósitos continentales del Cuaternario de Argentina como en Santa Fe (Parent *et al.*, 2010), Holoceno de la provincia de Buenos Aires (Prieto *et al.*, 2004; Steffan, 2007; Fucks *et al.*, 2011; Bonomo *et al.*, 2013; Messineo *et al.*, 2013; De Francesco *et al.*, 2014; Steffan *et al.*, 2014) y Pleistoceno de Mendoza (De Francesco *et al.*, 2007). También, ha sido encontrada en sedimentos Cuaternarios de Uruguay (Martínez y Rojas, 2004)

**Material hallado en esta tesis:** el material recuperado se compone de 3896 individuos siendo, por lo tanto, la tercera especie más abundante, y encontrada en todas las localidades (excepto en Puente Romero) y las unidades litológicas. **Número de colección:** MHM-PI 6.

*Drepanotrema heloicum* (d'Orbigny, 1835)

### Lámina 2, figura 1 a y b

Presenta una concha planiespiral de tamaño relativamente pequeño, su tamaño medio es de 6mm de diámetro por 1,5 mm de altura.

**Hábitat:** los representantes del género prefieren zonas con vegetación arraigada, con hojas flotantes o sumergidas que les ofrece el sustrato preferencial, ya que actúa como refugio contra el ataque de los depredadores y reduce el arrastre que podrían sufrir por el efecto de las corrientes (Rumi, 1991). Las temperaturas extremas de verano tienen un efecto importante en la regulación poblacional, ya que producen la desecación de los cuerpos de agua donde habitan (Tietze *et al.*, 2011).

**Distribución geográfica:** Brasil, Paraguay, Uruguay, Chile y en Argentina en Buenos Aires, Misiones, Corrientes y Entre Ríos (Paraense, 2005; Rumi *et al.*, 2008).

**Distribución estratigráfica:** No se tiene información de la presencia de esta especie en el registro fósil de Argentina.

**Material hallado en esta tesis:** solo se cuenta con un individuo extraído de la unidad C en la localidad Estación Río Salado. **Número de colección:** MHM-PI 7.

*Uncancylus concentricus* (d'Orbigny, 1835)

#### Lámina 2, figura 2

Son conocidas como lapas de agua dulce, por su concha pateliforme oval y transparente y su abertura muy ancha. Presentan tamaños promedios de 7 a 8 mm de largo, 4 a 5 mm de ancho y 2 a 2.6 mm de alto (Fernández, 1981b; Fuentealba, 2011).

**Hábitat:** prefieren vivir en ambientes de sustrato duros, lénticos o lóuticos de baja energía, en lugares sombríos sujetos al lado inferior de hojas de plantas acuáticas, en tallos parcialmente sumergidos o sobre piedras, (Fernández, 1981b; Darrigan y Lagreca, 2005), y en aguas con abundante materia orgánica (Dos Santos, 2003).

En los ambientes lacustres de la región pampeana vive adherida a los tallos de los juncos (*Schoenoplectus californicus*), y se alimenta exclusivamente de perifiton (Tietze y De Francesco, 2010).

**Distribución geográfica:** presenta una amplia distribución en América del Sur, desde Costa Rica hasta el lago Buenos Aires en Argentina (Dos Santos, 2003).

**Distribución estratigráfica:** ha sido encontrada en sedimentos holocenos de Santa Fe (Parent *et al.*, 2010) y de Buenos Aires (Zárate *et al.*, 1998, Messineo *et al.*, 2013; De

Francesco *et al.*, 2014; Steffan *et al.*, 2014). De Francesco *et al.* (2014) han determinado que el arribo de esta especie a las lagunas pampeanas se habría producido *ca.* 1.697 años cal. A.P..

**Material hallado en esta tesis:** Se colectaron 81 ejemplares provenientes de todas las localidades (salvo Puente Romero y Pte. Las Gaviotas). Solo parte del material proveniente de la localidad Buena Vista de Guerrero pertenece a la unidad D, mientras todo el resto fue colectado en la Unidad C. **Número de colección:** MHM-PI 8.

*“Stenophysa marmorata”* Guilding, 1828

### Lámina 2, figura 3

Tal como plantean Rumi *et al.* (2008) la familia Physidae en general, y esta especie en particular, son objeto de importantes revisiones sistemáticas. Taylor (2003) entiende que *S. marmorata* no se encontraría presente en Argentina. Debido a que no es la finalidad de esta tesis revisar aspectos taxonómicos, se ha comparado el material colectado con el descrito en la bibliografía y se determinó que corresponde a esta especie, más allá de la posición sistemática definitiva que pueda ocupar.

**Hábitat:** preferentemente en ambientes lénticos con aguas bien aireadas, aunque puede vivir también en arroyos y ríos (Fernández, 1981a, Tietze *et al.*, 2011), sobre hidrófitas, limos o sustratos pedregosos (Darrigan y Lagreca, 2005). Las rocas y la vegetación le ofrecen un refugio para el establecimiento de los individuos (Tietze *et al.*, 2011).

**Distribución geográfica:** su presencia ha sido citada para gran parte de la Región Neotropical, desde las Antillas hasta la provincia de Río Negro, Argentina (Fernández, 1981a).

**Distribución estratigráfica:** su registro fósil es escaso y solo ha sido encontrada en sedimentos holocenos de Santa Fe (Parent *et al.*, 2010).

**Material hallado en esta tesis:** se cuenta con cinco individuos extraídos todos de la unidad C en las localidades de Estación Río Salado y Pte. El Venado. **Número de colección:** MHM-PI 9.

*Succinea meridionalis* d'Orbigny, 1846**Lámina 2, figura 4 a y b**

**Hábitat:** es un caracol terrestre asociado a ambientes acuáticos (De Francesco *et al.*, 2007), ya sea en terrenos inundados o bajo rocas cerca de las orillas de cuerpos lénticos y lóticos (Miquel y Aguirre, 2011). También puede habitar en zonas con importantes niveles de salinidad (De Francesco *et al.*, 2007), o asociados a macrófitas emergentes (Tietze y De Francesco, 2012).

**Distribución geográfica:** Perú, Brasil, Bolivia, Paraguay y Uruguay. En Argentina, se distribuye en áreas tropicales y templadas hasta el norte de Patagonia (Miquel y Aguirre, 2011).

**Distribución estratigráfica:** Pleistoceno Temprano – Reciente. Sin embargo, el registro más antiguo parecería corresponder al Plioceno Temprano de Catamarca (Morton *et al.*, 2011). Es una especie muy frecuente en los depósitos cuaternarios continentales del país, encontrándose en Mendoza (De Francesco *et al.*, 2007), Santa Fe (Parent *et al.*, 2010), Entre Ríos (Aguirre *et al.*, 2011) y Buenos Aires (Steffan, 2007; Bonomo *et al.*, 2013; Messineo *et al.*, 2013; De Francesco *et al.*, 2014; Steffan *et al.*, 2014).

**Material hallado en esta tesis:** es la especie terrestre más abundante, fueron recuperados 1050 individuos los cuales provienen de todas las localidades analizadas y fue hallada en todas las unidades litológicas. **Número de colección:** MHM-PI 10.

*Miradiscops brasiliensis* (Thiele, 1927)**Lámina 2, figura 5 a, b y c**

**Hábitat:** es una especie terrestre de tamaño muy pequeño, que vive en la cobertura vegetal de ambientes húmedos. Es carnívora (Miquel y Aguirre, 2011) malacófaga, y probablemente, arborícola (Colley, 2013).

**Distribución geográfica:** Brasil, Paraguay y Uruguay. En Argentina, se encuentra distribuida en la Mesopotamia, y en el norte y centro del país (Miquel y Aguirre, 2011).

**Distribución estratigráfica:** Holoceno Medio (Bonomo *et al.*, 2013; Messineo *et al.*, 2013) y Tardío (Steffan *et al.*, 2014) de Buenos Aires, y Holoceno Tardío de Entre Ríos (Aguirre *et al.*, 2011).

**Material hallado en esta tesis:** se encontraron seis individuos, los cuales provienen de la unidad B de las localidades Puente Romero y Puente Gorch, y de la unidad C de Estación Río Salado y Buena Vista de Guerrero, en esta última localidad también fue encontrado material en la unidad D. **Número de colección:** MHM-PI 11.

### CONCLUSIONES

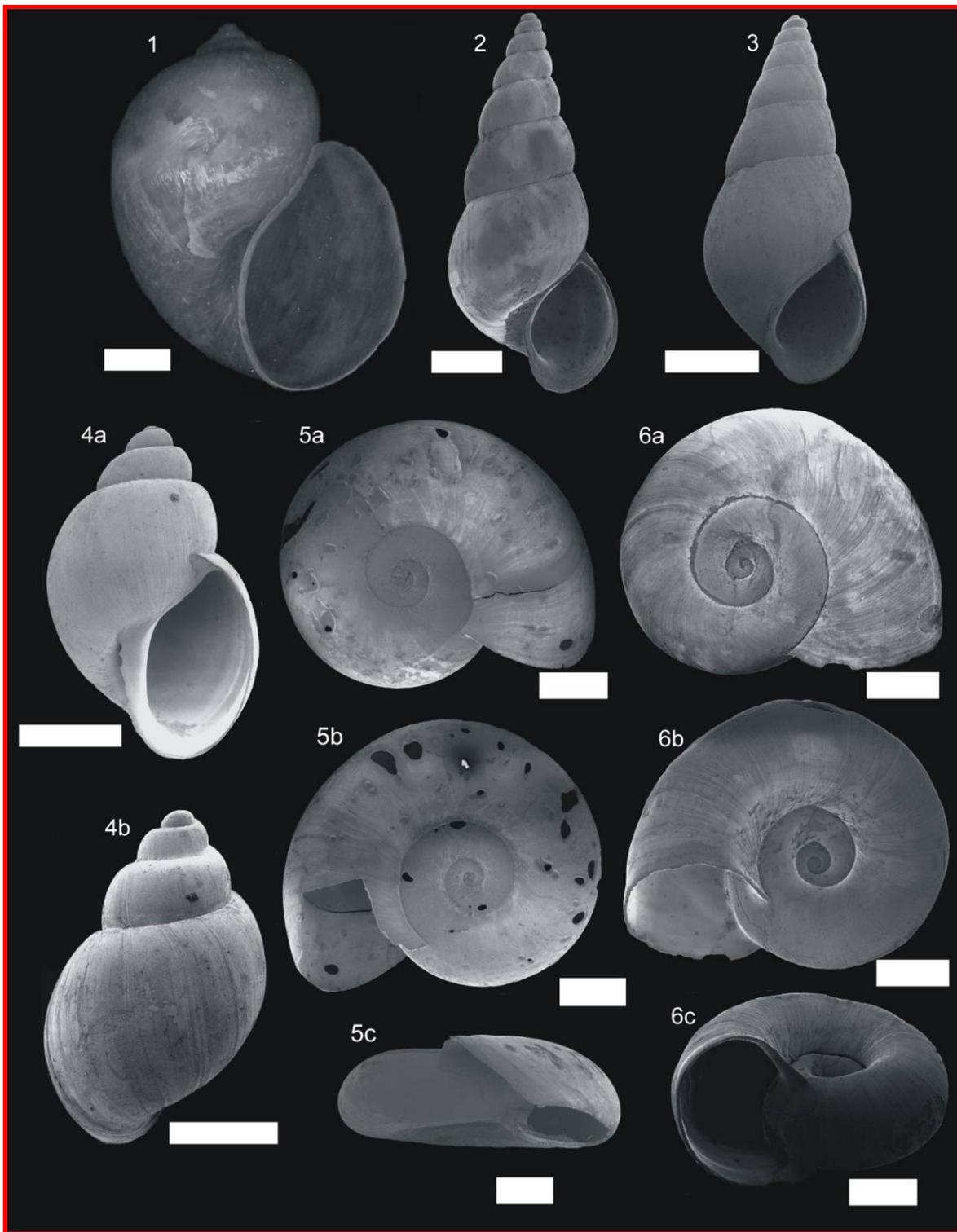
- *Lymnaea viator* fue hallada en sedimentos del Holoceno Medio (unidad B), por lo cual este sería el registro más antiguo de la especie para la provincia de Buenos Aires.
- Se destaca el primer hallazgo en sedimentos cuaternarios para el sector NE de la provincia de Buenos Aires de *A. nordestensis* que solo había sido recuperada en el sector SE de la provincia de Buenos Aires, y "*S. marmorata*" solo encontrada antes en Santa Fe.
- Se registra por primera vez, la presencia de *D. heloicum*, en los depósitos Holocenos de Argentina.

Localidad	<i>Pc</i>	<i>Hp</i>	<i>Ha</i>	<i>Lv</i>	<i>An</i>	<i>Bp</i>	<i>Dh</i>	<i>Uc</i>	<i>Spm</i>	<i>Sm</i>	<i>Mb</i>
PR		33								1	1
PG		991	16			228		5		99	2
Cq	2	1964	45			613		15		119	
LH	2	1415	21			153		6		39	
TB	3	1957	4			119		11		10	
ES	1	29474	48		10	926	1	27	4	408	1
LG	1	2151	27			268				23	
EV	3	14342	9	6		1064		8	1	219	
LP	9	3261	2889			98		2		50	
BV	1	6538	1773		1	427		7		89	2
<b>Total</b>	<b>22</b>	<b>62126</b>	<b>4832</b>	<b>6</b>	<b>11</b>	<b>3896</b>	<b>1</b>	<b>81</b>	<b>5</b>	<b>1057</b>	<b>6</b>

Tabla 6: Número de individuos recuperados en cada localidad.

Localidad	<i>Pc</i>	<i>Hp</i>	<i>Ha</i>	<i>Lv</i>	<i>An</i>	<i>Bp</i>	<i>Dh</i>	<i>Uc</i>	<i>Spm</i>	<i>Sm</i>	<i>Mb</i>
PR		B,C								B	B
PG		A,B,C	B			C		C		A,B,C	B
Cq	C	B,C	B,C			B,C		C		B,C	
LH	C	A,B,C	B,C			A,C		C		B,C	
TB	C	B,C	B,C			C		C		C	
ES	C	A,B,C	B,C		C	B,C	C	C	C	B,C	C
LG	C	A,B,C	A,B,C			C				B,C	
EV	C	B,C	B	B		B,C		C	C	B,C	
LP	C	A,B,C	B,C,D			B,C		C		B,C,D	
BV	C	A,B,C,D	A,B,C,D		C	A,B,C,D		C,D		B,C,D	D,C

Tabla 7: Presencia de las diferentes especies en las unidades litológicas de cada localidad.



**Lámina 1:** Figura 1 *Pomacea canaliculata*, 2 *Heleobia parchappii*, 3 *Heleobia australis*, 4 *Lymnaea viator*, 5 *Antillorbis nordestensis*, 6 *Biomphalaria peregrina*.

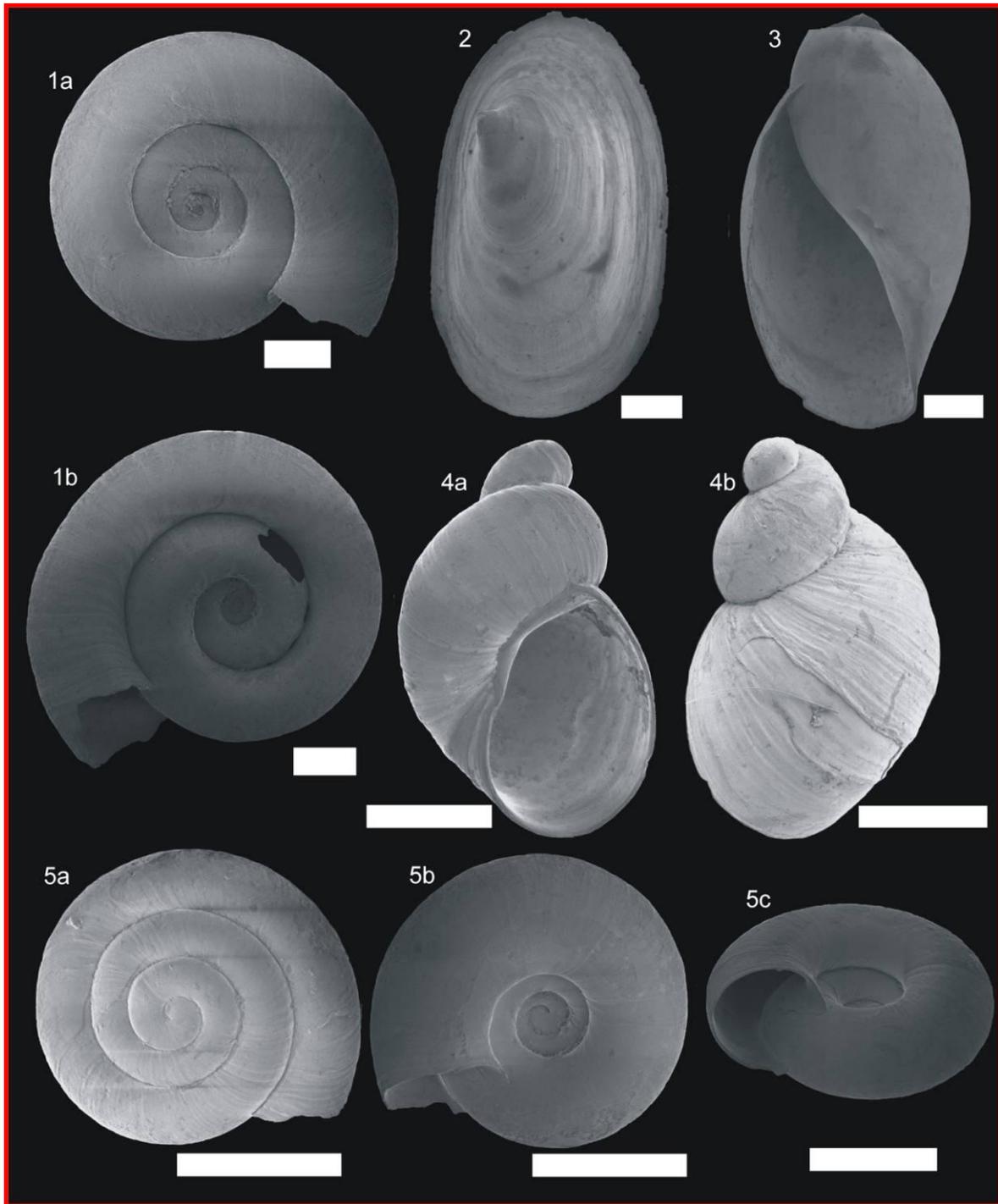
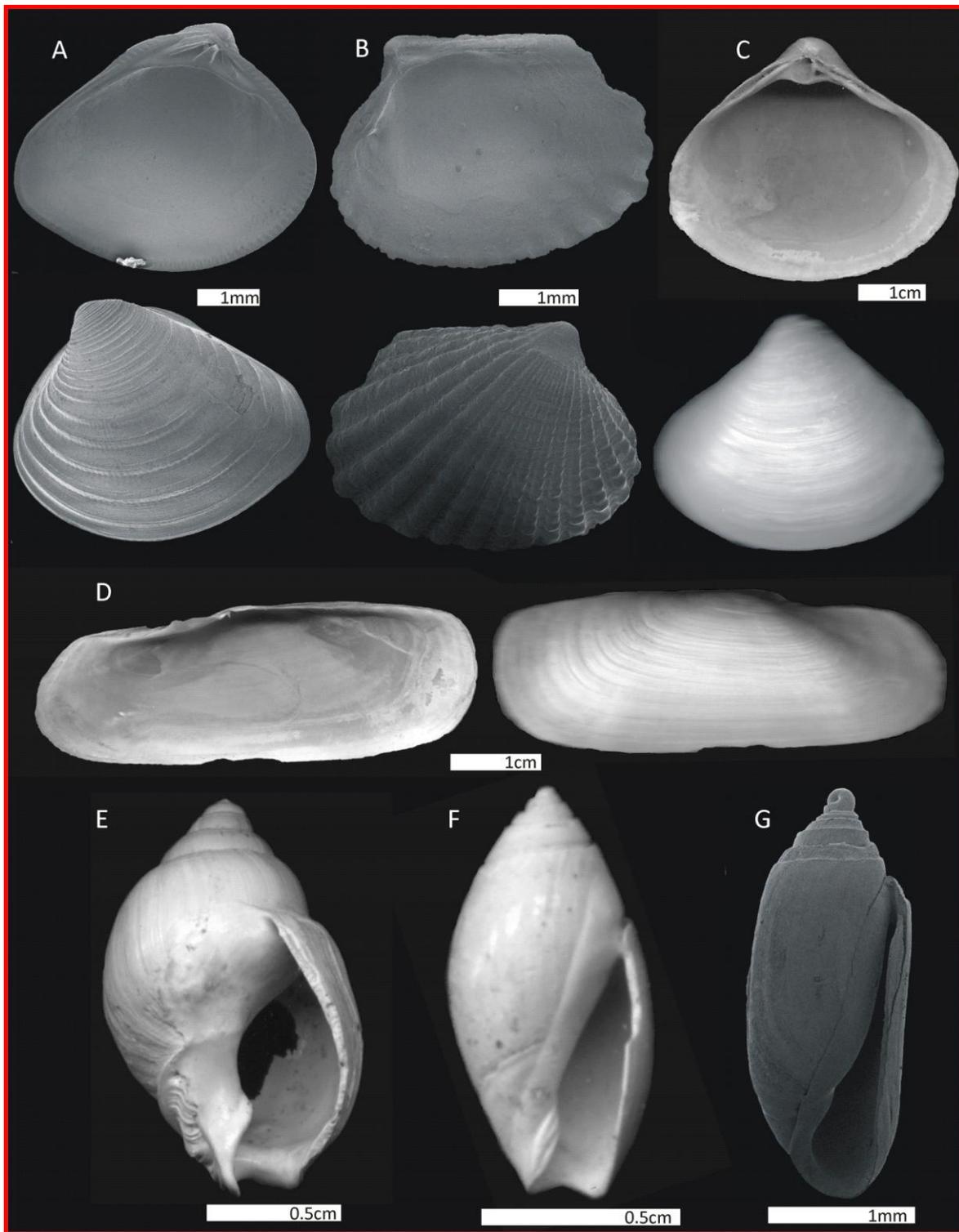


Lámina 2: Figura 1 *Drepanotrema heloicum*, 2 *Uncancylus concentricus*, 3 "*Stenophysa marmorata*", 4 *Succinea meridionalis*, 5 *Miradiscops brasiliensis*.



**Lámina 3:** Figura A *Anomalocardia brasiliana*, B *Carditamera plata*, C *Mactra isabelleana*, D *Tagelus plebeius*, E *Buccinanops* sp., F *Olivella puelcha*, G *Acteocina candei*.

---

## **CAPÍTULO VI: ANÁLISIS PALEOCOLÓGICO**

### **Objetivos específicos**

- Conocer las características y la composición que presentan los ensambles de moluscos.
- Reconocer cambios espaciales y temporales, en cuanto a la abundancia, diversidad y estructura de los ensambles.

### **INTRODUCCIÓN**

Una comunidad biológica puede ser definida como un conjunto de poblaciones de organismos que interactúan entre sí de distintas maneras, habitan un ambiente común y están caracterizadas por una asociación repetitiva de especies (Brenchley y Harper, 1998). Una paleocomunidad consiste en los restos fosilizados que perduraron en el tiempo, luego de que la comunidad original haya perdido parte de su composición original, producto de la acción de procesos físicos, químico y biológico, y puede ser reconocida por la ocurrencia de una o más asociaciones de especies (Pickerill y Brenchley, 1975). Los estudios paleoecológicos tienen como objetivo reconstruir esas comunidades fósiles y evaluar sus tendencias a lo largo del tiempo a través de la evidencia fósil (Rull, 2010).

Dada las características que presenta el registro fósil, una paleocomunidad presenta una serie de factores particulares. En principio, la coexistencia espacial y temporal asegura, entre otras cosas, la interacción de los organismos, pero en el registro el transporte dentro o fuera del hábitat y el time-averaging que sufren los ensambles es una característica que comúnmente los afecta.

Por otro lado, los procesos de destrucción que ocurren desde la muerte hasta el enterramiento final, y posterior fosilización de los individuos tienden a introducir sesgos preservacionales que impiden la conservación completa de todas las poblaciones existentes, e incluso en los yacimientos excepcionales se conserva solo una parte de los individuos que conformaron la comunidad original. Para sortear estas dificultades, los paleoecólogos utilizan medidas de similitud estadística, entre ensambles, que permiten reconocer a las paleocomunidad (Louys *et al*, 2012), ya que la recurrencia de especies no

es producto del azar, sino que está relacionada a variables ambientales específicas (Pickerill y Brenchley, 1975).

Por lo tanto, los ejemplares fósiles recuperados de una muestra tomada de un nivel o capa del afloramiento representan ensambles, que son las unidades básicas de los análisis paleoecológicos. Los ensambles, pueden exhibir frecuentemente recurrencia en cuanto a la composición de las especies, y en conjunto conforman las paleocomunidades (Bambach y Bennington, 1996).

La diversidad biológica es el resultado de varios factores, entre ellos la selección natural y la adaptación de las especies a condiciones de vida cambiantes, Whittaker (1960) dividió la diversidad en distintos componentes. La diversidad **alfa** ( $\alpha$ ) es aquella intrínseca de cada ensamble, conocida también como la diversidad dentro del hábitat o dentro de una localidad determinada. La diversidad **beta** ( $\beta$ ) es el recambio de especies que existe entre dos o más ambientes, ya que entre localidades existirán especies diferentes y otras comunes, este componente refleja la diferencia de composición de dos o más ensambles ( $\alpha$ ). Por último, la diversidad **gamma** ( $\gamma$ ) estima la variedad de especies en una región determinada, incluyendo todas las comunidades que se encuentran en ella, por lo tanto es el resultado de las diversidades alfa y beta.

## METODOLOGÍA PARA ESTIMAR LA DIVERSIDAD

### Índices de Diversidad

La diversidad de las comunidades se relaciona con el número de especies y su abundancia. Los índices de diversidad son parámetros que resumen mucha información en un solo valor y permiten comparar diferentes ensambles.

Existe una gran cantidad de índices y las diferencias principales entre ellos radican en el peso que se le otorga a la riqueza, equitatividad o abundancia y a la sensibilidad que presentan frente al tamaño de la muestra (Magurran, 2004). Por este motivo resulta útil la estimación de distintos índices que en conjunto puedan otorgar una visión más completa de la estructura de los ensambles que se están analizando.

Según las variables biológicas medidas, estos índices pueden dividirse en dos grupos (Moreno, 2001; Magurran, 2004; Maurer y McGill, 2011): **A)** Métodos basados en la cuantificación del número de especies presentes y **B)** Métodos basados en la estructura de la comunidad, es decir, la distribución proporcional del valor de importancia de cada especie, y estos a su vez pueden dividirse según se basen en la dominancia o en la equitatividad (Moreno, 2001).

A) Métodos basados en la cuantificación del número de especies presentes

**Riqueza de especies = S**

Es el índice más sencillo para medir biodiversidad y fácil de calcular, ya que representa el número de especies presentes en un área determinada. Uno de los problemas de este índice es su alta sensibilidad al tipo y esfuerzo de muestreo, así como al tamaño de la muestra.

B) Métodos basados en la estructura de la comunidad

**Índice de Shannon-Wiener= H'**

Este índice procede de la teoría de la información y mide, por tanto, la entropía de un sistema, es decir el grado de incertidumbre en la identificación de la especie a la que pertenece un organismo. En una comunidad donde todos los individuos tienen la misma abundancia relativa la entropía será alta y esto ha sido interpretado como evidencia de alta diversidad (Moreno *et al.*, 2011). Es ampliamente empleado ya que considera tanto la riqueza como la abundancia de las especies.

El índice de Shannon-Wiener supone que los individuos son muestreados al azar de una comunidad grande o “infinita” y que la mayoría de las especies están representadas en la muestra (Magurran, 2004). Se expresa con un número positivo, que en la mayoría de los ecosistemas naturales varía entre 0 (cuando hay solo una especie) y el logaritmo natural de S ( $\ln S$ , cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos) es decir, aumenta a medida que lo hace la equitatividad y la riqueza de especies.

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

Donde:  $p_i$ : es la abundancia relativa o proporción de individuos de la especie  $i$ .

### **Índice de Simpson = D**

Es un índice de dominancia que expresa la probabilidad de que dos individuos tomados al azar pertenezcan a la misma especie. Se encuentra fuertemente influenciado por las abundancias de las especies más comunes (Bravo Nuñez, 1991), las cuales tienen mayor peso respecto a las raras, y es una de las medidas más robustas de diversidad (Magurran, 2004).

El aumento en los valores de este índice representa una disminución en la diversidad, ya que toma valores entre 0 (ausencia de dominancia) y 1 (dominancia de un grupo taxonómico).

$$D = \sum p_i^2$$

Donde:  $p_i$  es la abundancia proporcional de la especie  $i$ .

### **Índice de equitatividad de Pielou= J.**

Mide la uniformidad, expresada como la diversidad observada respecto a la diversidad que se podría obtener en una comunidad con el mismo número de especies pero con uniformidad máxima. Oscila entre 0 (existencia de dominancia) y 1 (cuando todas las especies se encuentran representadas por un número similar de individuos).

$$J = H' / H'_{\max}$$

Donde:  $H'_{\max} = \ln(S)$ .

### **Métodos de ordenación y clasificación para estimar la Diversidad $\beta$ .**

La diversidad  $\beta$ , como se ha mencionado, es el grado de reemplazo de especies y está basada en proporciones o diferencias, las cuales pueden evaluarse en función de índices de similitud, disimilitud o de distancia entre muestras (Magurran, 1988), a partir de datos cualitativos (presencia-ausencia de especies) o cuantitativos (abundancia relativa de especies).

Los métodos multivariados, de ordenación y clasificación, organizan a partir de matrices la semejanza en composición o estructura de varias muestras. Estas semejanzas se pueden representar a través de gráficos, los que se construyen a partir de diferentes tipos de distancias (índices de similitud, correlaciones, desviaciones, residuales, etc).

El análisis de las matrices de datos pueden ser de dos tipos: **Análisis tipo R**: en los cuales se comparan las especies por su distribución en las muestras, y **Análisis tipo Q**: en los cuales se comparan y ordenan las muestras principalmente por la composición taxonómica que poseen (Dodd y Stanton, 1981).

Las matrices pueden construirse con datos cualitativos (presencia-ausencia) o cuantitativos (abundancia) de las especies, y a partir de estos datos se obtienen valores de similitud o disimilitud o bien, se calcula la distancia entre las comunidades con diferentes tipos de medidas, de las cuales las más comunes son la distancia euclidiana, de Bray Curtis o las derivadas de ellas (Magurran, 1988).

## MATERIALES

Para llevar adelante los análisis de este capítulo se examinaron diez localidades en las cuales se recuperó un total de 69 muestras, estimándose en cada una de ellas el número de individuos ( $n$ ) de cada especie.

Los cambios en la diversidad  $\alpha$  fueron evaluados siguiendo un patrón espacial y temporal. En el primer caso, a partir de los datos de abundancias absolutas de cada una de las especies registradas se calculó la riqueza específica ( $S$ ), y los índices de diversidad Shannon ( $H'$ ), Simpson ( $D$ ) y Pielou ( $J$ ). Para facilitar la descripción y comparación de los datos se definieron, según la posición que ocupan las localidades muestreadas, tres sectores en el área de estudio: superior, medio e inferior

Para evaluar los cambios temporales de los ensambles se realizó una serie de manipulaciones en los datos, debido a las diferencias en el tamaño de las muestras. Para este propósito, primero se eliminaron aquellas muestras con  $n < 50$  individuos y las restantes fueron estandarizadas a un mismo número de individuos por rarefacción ( $n = 50$ ) con remuestreo aleatorio de  $n$  individuos, sin reemplazo, a partir de todos los

individuos presentes en la muestra. Luego H, S, D y J fueron calculados como valores medios de 1000 submuestras replicadas. Por último, se testearon las diferencias entre los valores de los índices obtenidos con el test no paramétrico de Kruskal- Wallis.

Para estimar la diversidad  $\beta$  se utilizaron dos métodos de ordenación. 1- **el análisis de Agrupamiento** (Modo Q) se realizó partiendo de una matriz de similitud generada mediante el índice de Bray-Curtis , como criterio de agrupamiento se utilizó el ligamiento promedio, ya que de él se obtuvo el índice de correlación cofenética más alto (0,85 vs ligamiento simple 0,55 y completo 0,77). 2- un **análisis de Correspondencia** que es una técnica multivariada, mediante la cual las muestras son representadas a lo largo de ejes cartesianos, los cuales representan las abundancias de las especies a partir de la asociación entre las variables analizadas (Legendre y Legendre, 1998), en este caso las especies.

Los valores 0 (cero) en las matrices de abundancias de especies pueden deberse a distintos factores, uno de ellos puede ser la incompatibilidad de los factores ambientales necesarios para la vida de los distintos taxones. Dentro de las especies encontradas se registran dos grandes grupos, por un lado aquellas que habitan en ambientes continentales (agua dulce o terrestres), y por el otro las de hábitos salobres o estuáricos que se encuentran presentes solo en las muestras de la unidad D, por lo tanto se encuentran siempre ausentes en las unidades fluviales (A, B y C). Por este motivo, se decidió excluir del análisis las abundancias de estas especies, ya que la calidad de las asociaciones que pueden registrarse disminuyen notablemente al aumentar la cantidad de ausencias (ceros) en una matriz (Borcard *et al.*, 2011), que en este caso se debe básicamente al origen de las unidades litológicas que se estudiaron.

Todos los análisis mencionados se realizaron con los paquetes “vegan” (Oksanen *et al.*, 2013) y “BiodiversityR” (Kindt y Coe, 2005) pertenecientes al programa estadístico R versión 3.0.1. (R Core Team, 2013).

## RESULTADOS

De las 69 muestras obtenidas en las diez localidades analizadas se colectaron 72.082 ejemplares pertenecientes a 19 especies, 14 de las cuales corresponden a gasterópodos y cinco a bivalvos. Los datos de abundancias absolutas y totales de cada localidad, junto a los valores obtenidos al calcular los distintos índices se presentan en las tablas 8 a la 17.

Al analizar las abundancias relativas de las distintas especies en los ensambles, se observa que *Heleobia parchappii* representa el 86,21 % (N=62162 ejemplares), seguido en orden decreciente por *H. australis* 6,70% (N=4832), *Biomphalaria peregrina* 5,40% (N=3896) y *Succinea meridionalis* 1,45% (N=1045).

Dentro de las especies poco abundantes (<1%) se encuentran *Uncancylus concentricus* (0,11%, N=81), *Anomalocardia brasiliiana* (0,04%, N=27), *Pomacea canaliculata* (0,03%, N=22), *Antillorbis nordestensis* y *Tagelus plebeius* (aportan 0,01% cada especie, N=11 cada una), *Miradiscops brasiliensis* y *Lymnaea viator* (con un N=6, equivalen cada una al 0,008%), "*Stenophysa marmorata*" (0,006%, N=5), *Buccinanops* sp. (0,004%, N=3), *Acteocina candei* y *Mactra isabelleana* (N=2, representan cada una un 0,003%), y por último se encuentran aquellas especies de las cuales solo ha sido recuperado un ejemplar (*Crepidula* sp., *Pitar rostratus*, y *Carditamera plata*) que suman en conjunto un 0,004%.

## DIVERSIDAD $\alpha$

### Cambios Espaciales

La figura 6.1 resume los valores obtenidos de los distintos índices de las localidades, ordenadas de oeste (Puente Romero) a este (Ea. Buena Vista de Guerrero).

**Sector superior:** se extiende desde la localidad de Puente Romero hasta Los Horneros. En estos sitios los ensambles presentaron una riqueza general de 6 especies y bajo número de individuos, siendo el mínimo de 35 (PR) y el máximo de 2700 (CQ). Los mayores valores de  $H'$  (superiores a 0,94) fueron hallados en este sector (PG=1,22; CQ= 1,03 y LH= 0,94). El 63% de los ensambles presentaron valores de dominancia superiores a 0,54 (D máximo =0,93), mientras en un 23% los valores de D fueron menores a 0,49 es decir que en ellos hubo ausencia de dominancia de una especie, el 14% restante son

ensambles en donde solo se encontraron restos de *H. parchappii* por lo cual la dominancia fué máxima ( $D=1$ ). Con respecto a la equitatividad, este sector contiene una gran cantidad de ensambles (36 %) con valores de  $J$  superiores a 0,63.

**Sector medio:** incluye las localidades Termas de Belgrano, Estación Río Salado, Pte. Las Gaviotas y Pte. El Venado, aquí se incluyen las localidades con la mayor cantidad de individuos (ES y EV), y valores de riqueza promedios ( $S= 6, 9, 5$  y  $8$  respectivamente).

Los valores de  $H'$  se encuentran entre 0,04 y 0,77. En general, la dominancia fue muy alta y en el 86% de los ensambles  $D$  alcanzó valores por encima de 0,62, y el 14% presentó valores máximos ( $D=1$ ), también en este caso, por el hallazgo exclusivo de *H. parchappii*. Solo uno de los ensambles analizados (LG1) presentó un valor de  $J$  de 0,81, en todos los restantes fue inferior a 0,55.

**Sector inferior:** agrupa a las localidades Ea. Buena Vista de Guerrero y Ea. La Postrera, con valores de riqueza máximos ( $S = 11$  y  $15$ ), y abundancias de individuos de valores intermedios ( $N= 6.335$  y  $8.861$ ).  $D$  mayores a 0,56 se registraron en el 83% de los ensambles, el 17 % restante presentó valores menores a 0,50, no hubo presencia de ensambles monoespecíficos, además  $J$  siempre obtuvo valores inferiores a 0,57.

En resumen al evaluar los valores totales de los índices calculados (tabla 6.11), podemos establecer que los ensambles se caracterizan por sus bajos valores de diversidad,  $H'$  siempre se mantiene por debajo de 1, siendo Estación Río Salado la que presenta el menor valor ( $H'=0,23$ ) y La Postrera el máximo ( $H'=0,84$ ). Los máximos valores de  $H'$  se obtienen en las localidades extremas del área de estudio, PG-Cq y LP-BV.

Al analizar la dominancia ( $D$ ) todas los ensambles resultaron ser fuertemente dominantes, fundamentalmente aquellos que provienen del sector medio, la presencia de *H. parchappii* en altas abundancias resulta muy fuerte en todas las localidades y esto determina la baja diversidad y equitatividad ( $J$  varía entre 0,10 y 0,45) de las muestras, que se encuentran influenciadas fuertemente por esta especie.

**Abreviaturas utilizadas. Especies:** **Hp:** *Heleobia parchappii*, **Ha:** *Heleobia australis*, **Bp:** *Biomphalaria peregrina*, **Sm:** *Succinea meridionalis*, **Uc:** *Uncancylus concentricus*, **Pc:** *Pomacea canaliculata*, **Mb:** *Miradiscops brasiliensis*, **Spm:** “*Stenophysa marmorata*”, **An:** *Antillorbis nordestensis*, **Lv:** *Lymnaea viator*, **Tp:** *Tagelus plebeius*, **Mi:** *Mactra isabelleana*, **Ab:** *Anomalocardia brasiliana*, **Csp:** *Crepidula sp*, **Bsp:** *Buccinanops sp*, **Pr:** *Pitar rostratus*, **Cp:** *Carditamera plata*, **Ac:** *Acteocina candeii*. **Índices de diversidad:** **S:** riqueza específica, **H’:** Shannon, **D:** dominancia, **J:** equitatividad.

Muestras	Hp	Sm	Mb	Total	S	H’	D	J
PR4	18	0	0	18	1	0	1	X
PR3	12	1	1	14	3	0,51	0,88	0,46
PR1	3	0	0	3	1	0	1	X
<b>Total</b>	<b>33</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>35</b>	<b>3</b>	<b>0,26</b>	<b>0,89</b>	<b>0,23</b>

**Tabla 8:** Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad Puente Romero y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.

Muestras	Hp	Ha	Bp	Sm	Uc	Mb	Total	S	H’	D	J
PG5	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	X
PG1	3	0	0	1	0	0	4	2	0,56	0,62	0,81
PG2	9	4	0	3	0	2	18	4	1,22	0,34	0,88
PG3	442	12	0	28	0	0	482	3	0,34	0,84	0,31
PG4	536	0	228	67	5	0	836	4	0,87	0,49	0,63
<b>Total</b>	<b>991</b>	<b>16</b>	<b>228</b>	<b>99</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>1341</b>	<b>6</b>	<b>0,80</b>	<b>0,58</b>	<b>0,45</b>

**Tabla 9:** Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad Puente Gorch y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.

Muestras	Hp	Ha	Bp	Sm	Uc	Pc	Total	S	H'	D	J
Cq8	7	0	1	0	0	0	8	2	0,38	0,78	0,54
Cq7	83	8	2	0	0	0	93	3	0,39	0,80	0,36
Cq6	23	30	1	7	0	0	61	4	1,03	0,40	0,74
Cq5	121	0	8	31	0	0	160	3	0,68	0,61	0,62
Cq4	698	0	289	41	0	0	1028	3	0,75	0,54	0,68
Cq3	753	0	307	38	15	2	1115	5	0,80	0,53	0,50
Cq2	193	0	5	2	0	0	200	3	0,17	0,93	0,16
Cq1	86	7	0	0	0	0	93	2	0,27	0,86	0,38
<b>Total</b>	<b>1964</b>	<b>45</b>	<b>613</b>	<b>119</b>	<b>15</b>	<b>2</b>	<b>2758</b>	<b>6</b>	<b>0,81</b>	<b>0,56</b>	<b>0,45</b>

**Tabla 10:** Abundancias absolutas, totales de las especies encontradas en la localidad **Ea. La Cincuenta** y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.

Muestras	Hp	Ha	Bp	Sm	Uc	Pc	Total	S	H'	D	J
LH5	7	0	1	0	0	0	8	2	0,38	0,78	0,54
LH4	4	19	0	4	0	0	27	3	0,81	0,54	0,74
LH3	84	1	27	21	0	0	133	4	0,94	0,46	0,68
LH2	1032	0	89	5	0	2	1128	4	0,32	0,84	0,23
LH1	237	0	30	0	3	0	270	3	0,41	0,78	0,37
LH6	51	1	6	0	3	0	61	4	0,59	0,71	0,43
<b>Total</b>	<b>1415</b>	<b>21</b>	<b>153</b>	<b>30</b>	<b>6</b>	<b>2</b>	<b>1627</b>	<b>6</b>	<b>0,50</b>	<b>0,76</b>	<b>0,28</b>

**Tabla 11:** Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad **Los Horneros** y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.

Muestras	Hp	Ha	Bp	Sm	Uc	Pc	Total	S	H'	D	J
TB1	50	2	0	0	0	0	52	2	0,16	0,93	0,23
TB2	131	0	0	1	0	0	132	2	0,04	0,98	0,06
TB3	1274	2	74	8	0	2	1360	5	0,27	0,88	0,17
TB4	493	0	45	1	11	1	551	5	0,40	0,81	0,25
TB5	9	0	0	0	0	0	9	1	0	1	X
<b>Total</b>	<b>1957</b>	<b>4</b>	<b>119</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>3</b>	<b>2104</b>	<b>6</b>	<b>0,30</b>	<b>0,87</b>	<b>0,17</b>

**Tabla 12:** Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad **Termas de Belgrano** y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.

Muestras	Hp	Ha	Bp	Sm	Uc	Pc	Mb	Spm	An	Total	S	H'	D	J
ES10	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	X
ES9	39	4	0	1	0	0	0	0	0	44	3	0,11	0,79	0,37
ES8	352	0	2	44	0	0	0	0	0	398	3	0,38	0,79	0,34
ES7	3154	0	195	227	0	0	0	0	0	3576	3	0,44	0,78	0,40
ES6	5466	0	527	105	3	0	0	1	0	6102	5	0,38	0,81	0,24
ES5	2825	0	43	5	4	0	0	0	0	2877	4	0,10	0,96	0,07
ES4	10878	0	86	16	2	1	0	0	3	10986	6	0,06	0,98	0,03
ES3	3900	40	60	7	4	0	0	3	7	4021	7	0,17	0,94	0,09
ES2	2604	4	11	3	14	0	0	0	0	2636	5	0,08	0,97	0,05
ES1	255	0	2	0	0	0	1	0	0	258	3	0,07	0,98	0,06
<b>Total</b>	<b>29474</b>	<b>48</b>	<b>926</b>	<b>408</b>	<b>27</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>10</b>	<b>30899</b>	<b>9</b>	<b>0,23</b>	<b>0,91</b>	<b>0,10</b>

**Tabla 13:** Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad **Estación Río Salado** y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.

Muestras	Hp	Ha	Bp	Sm	Pc	Total	S	H'	D	J
LG1	3	1	0	0	0	4	2	0,56	0,62	0,81
LG3	1	0	0	0	0	1	1	0	1	X
LGf	714	11	0	1	0	726	3	0,09	0,97	0,08
LG8	3	0	0	0	0	3	1	0	1	X
LGD	1072	15	250	22	0	1359	4	0,61	0,66	0,44
LGE	358	0	18	0	1	377	3	0,21	0,90	0,19
<b>Total</b>	<b>2151</b>	<b>27</b>	<b>268</b>	<b>23</b>	<b>1</b>	<b>2470</b>	<b>5</b>	<b>0,46</b>	<b>0,77</b>	<b>0,28</b>

Tabla 14: Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad **Puente Las Gaviotas** y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.

Muestras	Hp	Ha	Bp	Sm	Uc	Pc	Spm	Lv	Total	S	H'	D	J
EV2	86	5	9	3	0	0	0	5	108	5	0,77	0,65	0,48
EV3	378	4	11	49	0	0	0	1	443	5	0,53	0,74	0,33
EV4	299	0	32	35	0	0	0	0	366	3	0,60	0,68	0,55
EV5	1054	0	59	87	0	0	1	0	1201	4	0,46	0,78	0,33
EV6	8960	0	681	28	4	0	0	0	9673	4	0,28	0,86	0,20
EV7	2558	0	206	14	1	1	0	0	2780	5	0,30	0,85	0,19
EV8	962	0	64	3	3	2	0	0	1034	5	0,28	0,87	0,18
EV9	45	0	2	0	0	0	0	0	47	2	0,17	0,92	0,25
<b>Total</b>	<b>14342</b>	<b>9</b>	<b>1064</b>	<b>219</b>	<b>8</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>6</b>	<b>15652</b>	<b>8</b>	<b>0,34</b>	<b>0,84</b>	<b>0,16</b>

Tabla 15: Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad **Puente El Venado** y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.

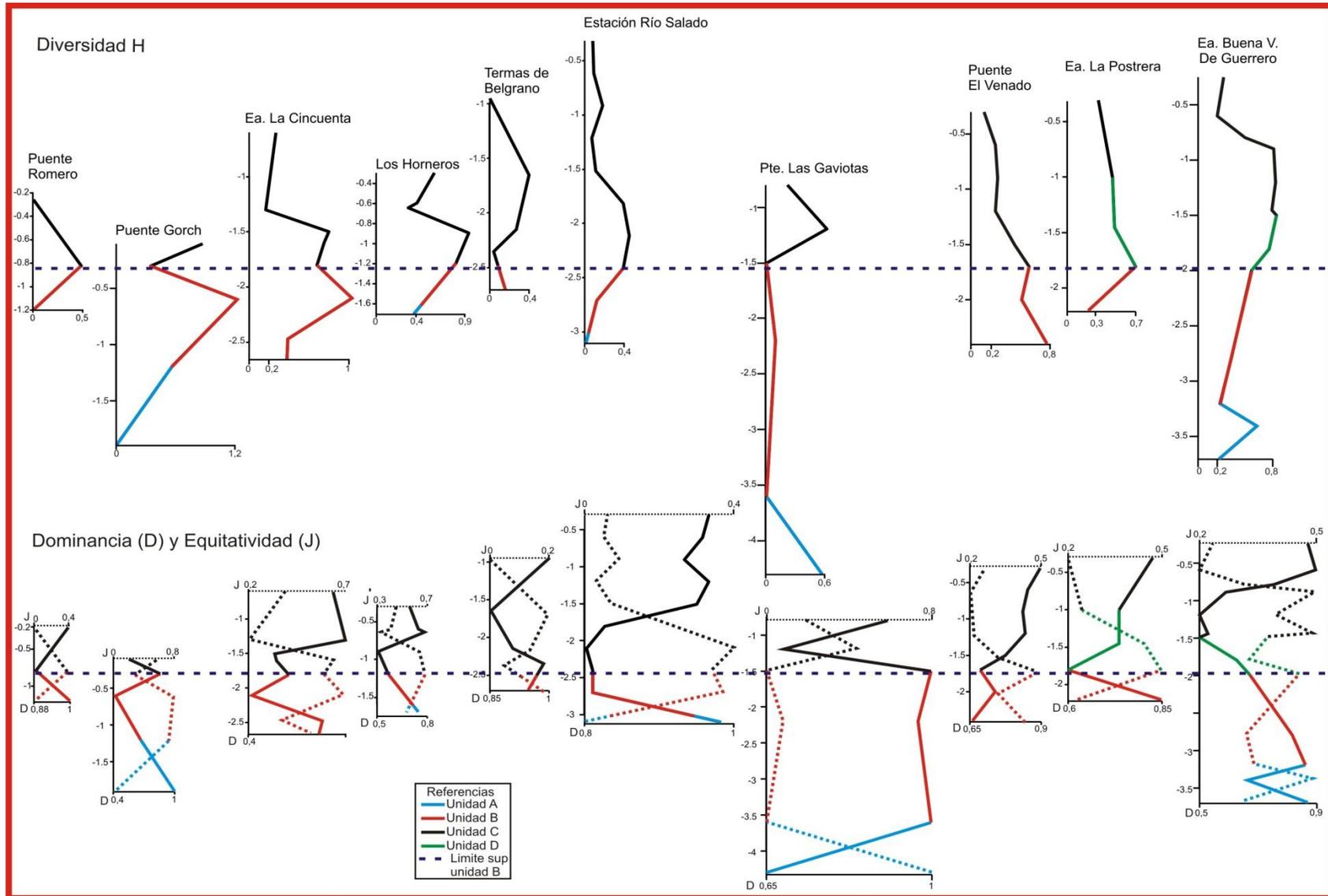
Muestras	Hp	Ha	Bp	Sm	Uc	Pc	Tp	Mi	Ab	Csp	Bsp	Total	S	H'	D	J
LP2	200	11	0	1	0	0	0	0	0	0	0	212	3	0,23	0,89	0,21
LP3	852	340	4	25	0	0	0	0	0	0	0	1221	4	0,70	0,56	0,51
LP4	11	72	0	0	0	0	2	0	0	0	0	85	3	0,49	0,74	0,45
LP5	400	2452	0	4	0	0	5	2	14	1	2	2880	8	0,47	0,74	0,23
LP6	1798	14	94	20	2	9	0	0	0	0	0	1937	6	0,33	0,86	0,18
<b>Total</b>	<b>3261</b>	<b>2889</b>	<b>98</b>	<b>50</b>	<b>2</b>	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>14</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>6335</b>	<b>11</b>	<b>0,84</b>	<b>0,47</b>	<b>0,35</b>

Tabla 16: Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad **Ea. La Postrera** y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.

Muestras	Hp	Ha	Bp	Sm	Uc	Mb	Pc	An	Tp	Ab	Bsp	Pr	Cp	Ac	Total	S	H'	D	J
BV1	33	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	35	2	0,22	0,89	0,31
BV2	12	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	3	0,63	0,66	0,57
BV3	15	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	2	0,23	0,88	0,34
BV4	40	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	44	3	0,35	0,83	0,32
BV5	32	7	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	3	0,57	0,67	0,52
BV6	404	98	4	7	3	1	0	0	4	6	1	0	0	0	528	9	0,76	0,62	0,33
BV7	306	229	4	1	0	0	0	0	0	7	0	1	1	2	551	8	0,84	0,48	0,40
BV8	989	508	57	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1557	4	0,79	0,50	0,57
BV9	1231	823	59	12	4	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2131	7	0,83	0,48	0,43
BV10	743	53	170	41	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1007	4	0,81	0,58	0,58
BV11	781	17	84	18	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	901	5	0,50	0,76	0,31
BV12	1695	26	38	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1763	4	0,20	0,92	0,14
BV13	257	5	8	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	272	4	0,27	0,89	0,19
<b>Total</b>	<b>6538</b>	<b>1773</b>	<b>427</b>	<b>89</b>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>13</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>8860</b>	<b>15</b>	<b>0,77</b>	<b>0,59</b>	<b>0,28</b>

Tabla 17: Abundancias absolutas y totales de las especies encontradas en la localidad **Ea. Buena Vista de Guerrero** y valores de los índices de diversidad obtenidos de las distintas muestras.

**Figura 6.1:** Variación en los índices de diversidad (H, arriba), dominancia (D, abajo línea entera) y equitatividad (J, abajo, línea partida) en las distintas localidades, los colores indican las distintas unidades litológicas reconocidas.



Localidades	S	H'	D	J
PR	3	0,26	0,89	0,23
PG	6	0,80	0,58	0,45
Cq	6	0,81	0,56	0,45
LH	6	0,50	0,76	0,28
TB	6	0,30	0,87	0,17
ES	9	0,23	0,91	0,10
LG	5	0,46	0,77	0,28
EV	8	0,34	0,84	0,16
LP	11	0,84	0,47	0,35
BV	15	0,77	0,59	0,28

Tabla 18: Resumen con los valores totales de los índices de diversidad calculados en las localidades.

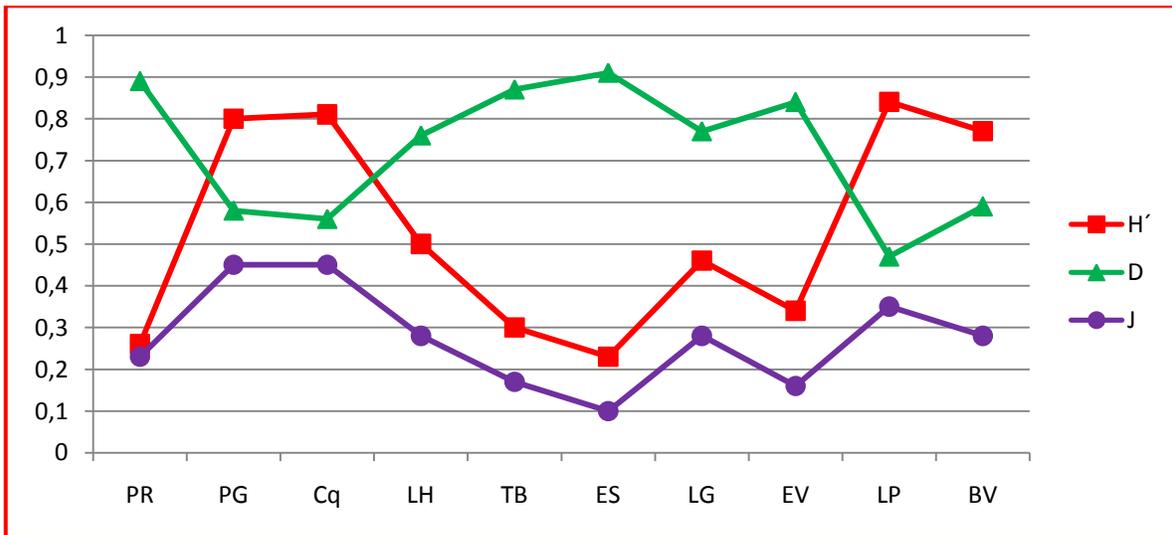


Figura 6.2: Valores totales de los índices de Shannon (H'), dominancia (D) y equitatividad (J) obtenidos en las localidades de estudio.

### Cambios en el tiempo

Al analizar los perfiles a lo largo de un gradiente temporal se pone de manifiesto un enriquecimiento en el número de especies que componen los ensambles, aunque esta diferencia no resulta significativa estadísticamente ( $p = 0,54$ ). En cuanto a los componentes de diversidad analizados, no muestran diferencias significativas entre las unidades analizadas ( $H' p = 0,22$ ;  $D p = 0,12$  y  $J p = 0,11$ ) (Tabla 19).

La diversidad (H) se mantiene siempre baja aunque podemos observar que es incluso menor y con una amplia dispersión en las unidades fluviales (B y C) al compararla

con la unidad D (Figura 6.3) y lo mismo ocurre al considerar la dominancia y la uniformidad.

**Unidad A:** si bien fueron obtenidas 16 muestras de esta unidad en todas las localidades analizadas (a excepción de CQ y TB), solo nueve de ellas presentaron restos de moluscos y en todos los casos el número de individuos fue muy bajo, por lo cual su evaluación estadística no fue posible y estas muestras debieron ser excluidas del análisis comparativo.

De forma descriptiva podemos mencionar que en promedio, los ensambles se encontraban compuestos por menos de tres especies, y en tres muestras solo se recuperó un individuo de *H. parchappii*, además se registro la presencia de *H. australis*, *B. peregrina* y *S. meridionalis* (N= 5, 3 y 1 ejemplar cada una).

**Unidad B:** seis especies pudieron ser reconocidas en estos ensambles, además de la presencia de *H. parchappii*, *H. australis*, *B. peregrina* y *S. meridionalis*, se encontraron restos de *M. brasiliensis* (en Puente Romero y Puente Gorch) y seis ejemplares de *L. viatrix* que solo esta presenta en esta unidad en la localidad Puente El Venado. Los mayores índices de diversidad (H) corresponden a ensambles de esta unidad (e.g. Cq6=1,02; EV2=1).

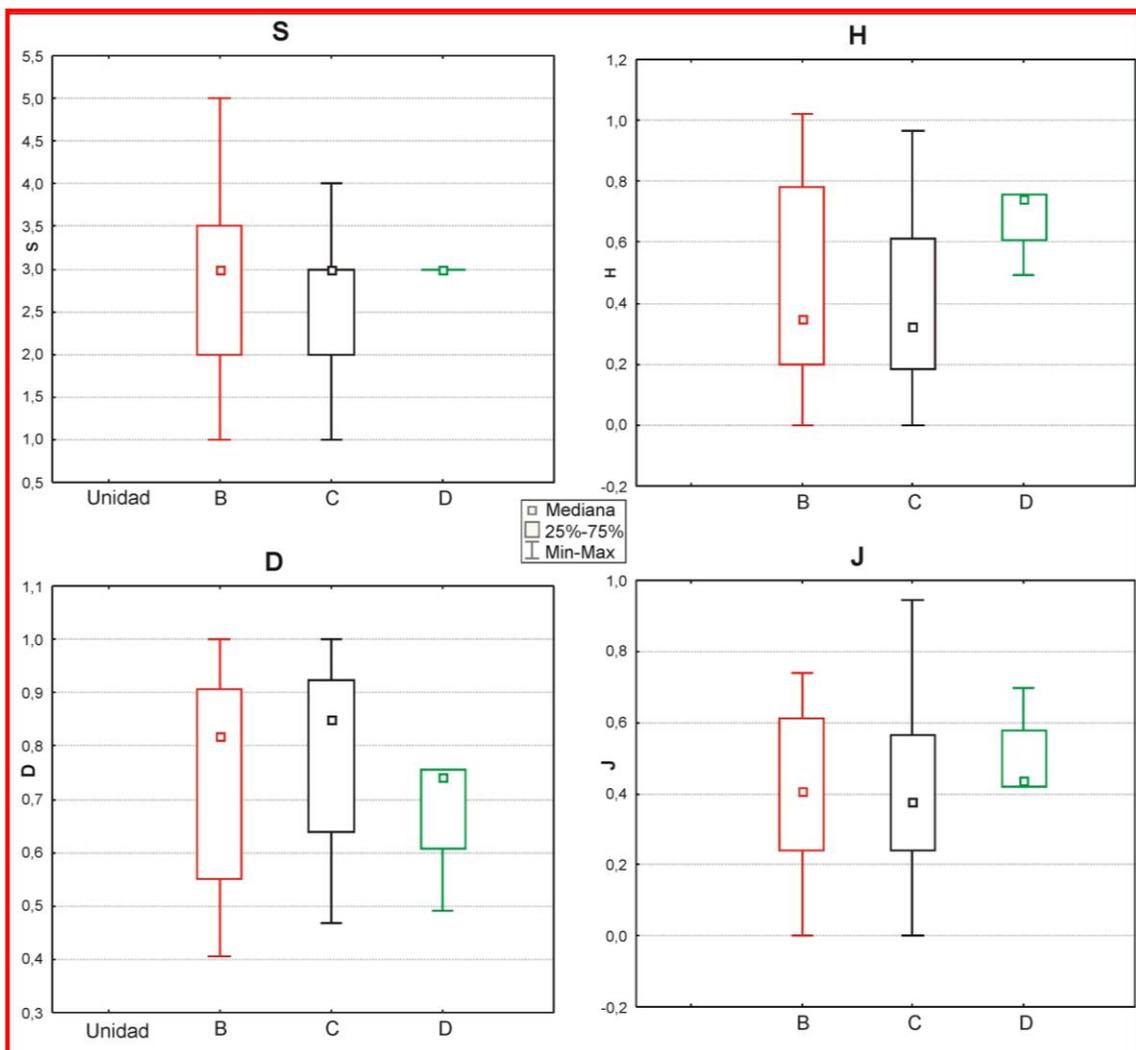
**Unidad C:** se encontraron nueve especies registradas: *H. parchappii* en muy altas abundancias, principalmente en las localidades del sector medio, *B. peregrina* y *S. meridionalis* presente en todas las localidades (menos PR), *H. australis* registró las mayores abundancias en el sector inferior, *M. brasiliensis* (solo en Estación Río Salado y Buena Vista de Guerrero) y *U. concentricus*. Como especies exclusivas de esta unidad se encontraron *P. canaliculata*, "*S. marmorata*" y *A. nordestensis*.

**Unidad D:** solo presente en las localidades del sector inferior, a pesar de que los datos rarefaccionados indican una riqueza específica baja (S=3), es importante al analizar los datos crudos observar que en esta unidad la riqueza alcanza su valor máximo (S= 11 y 15, si rarefaccionar), en estos ensambles se encontraron tanto especies salobres o marinas siendo *H. australis* la más abundante, junto a especies de ambientes continentales como *H. parchappii*, *B. peregrina*, *S. meridionalis* y *U concentricus* estas

últimas tres, en muy bajas cantidades (N= 8, 12 y 3 ejemplares cada una). Los valores medios de H' obtenidos son comparativamente mayores que en las unidades fluviales (figura 6.3), como consecuencia del mayor número de especies encontradas.

Indice	$\chi^2$	g.l.	p-valor
S	1,23	2	0,54
H'	3,04	2	0,22
D	4,15	2	0,12
J	4,50	2	0,11

**Tabla 19:** Comparación de los índices calculados por rarefacción entre unidades litológicas  $\chi^2$  = valor de la prueba de Kruskal-Wallis, g.l. = grados de libertad



**Figura 6.3:** Box plots muestran la mediana, primer, tercer cuartil y las líneas verticales indican la desviación estándar de los datos. Medidas de diversidad rareficcadas (n=50 individuos) S: riqueza específica, H: diversidad de Shannon, D: dominancia y J: uniformidad de Pielou entre las unidades.

### DIVERSIDAD $\beta$

En el dendrograma general (Figura 6.4) se pueden reconocer dos grupos principales: A y B y se distinguen además tres subgrupos (A1-A3 y B1-B3, respectivamente), definidos especialmente a partir de las abundancias relativas de *H. parchappii*. El **grupo A** incluye a las muestras que presentan bajas abundancia de esta especie (entre 1 y 131 individuos), por lo que todas las muestras provenientes de la unidad A se encuentran contenidas aquí, por el contrario en el **B** siempre son mayores a 200 individuos.

**A1:** incluye muestras de las unidades A y B, de las localidades Puente Gorch, Ea. La Cincuenta y Los Horneros, correspondientes a las localidades del sector superior. Se caracterizan por la baja abundancia de *H. parchappii* (4-23 ind), *H. australis* (4-30 ind), *B. peregrina* (1 ind) y *S. meridionalis* (menos de 7 individuos en las muestras). Este grupo presenta índices de equitatividad moderados a altos (0,54 a 0,81) dentro de los rangos encontrados. Las muestras que presentan los mayores índices de diversidad (Cq6 y PG2) se encuentran incluidas aquí.

**A2:** en este grupo la abundancia de *H. parchappii* varía aproximadamente entre 50 y 130 individuos, *H. australis* está presente en la gran mayoría de las muestras pero en bajo número (no más de 8 individuos), mientras aumenta la cantidad de individuos de *B. peregrina* y *S. meridionalis* con respecto al subgrupo anterior pero siguen siendo bajas (2-27 y 1-31 individuos respectivamente). Los valores de  $H'$  presentan un amplio rango, entre 0,044 y 0,94, la dominancia es alta con valores que se encuentran mayormente por encima de 0,60.

**A3:** Este grupo se caracteriza por la presencia de *H. parchappii* de manera exclusiva en el 50% de las muestras, en las restantes puede aparecer acompañada de unos pocos ejemplares de *H. australis*, *B. peregrina* o *S. meridionalis*.  $H'$  varía entre 0 y 0,62, con índices de dominancia máximos (=1) en aquellos ensambles con únicamente *H. parchappii* presente. Aquí se encuentran, principalmente, las muestras provenientes de la localidad Puente Romero y todas aquellas obtenidas de las unidades A y B de las localidades Buena Vista de Guerrero y Pte. Las Gaviotas.

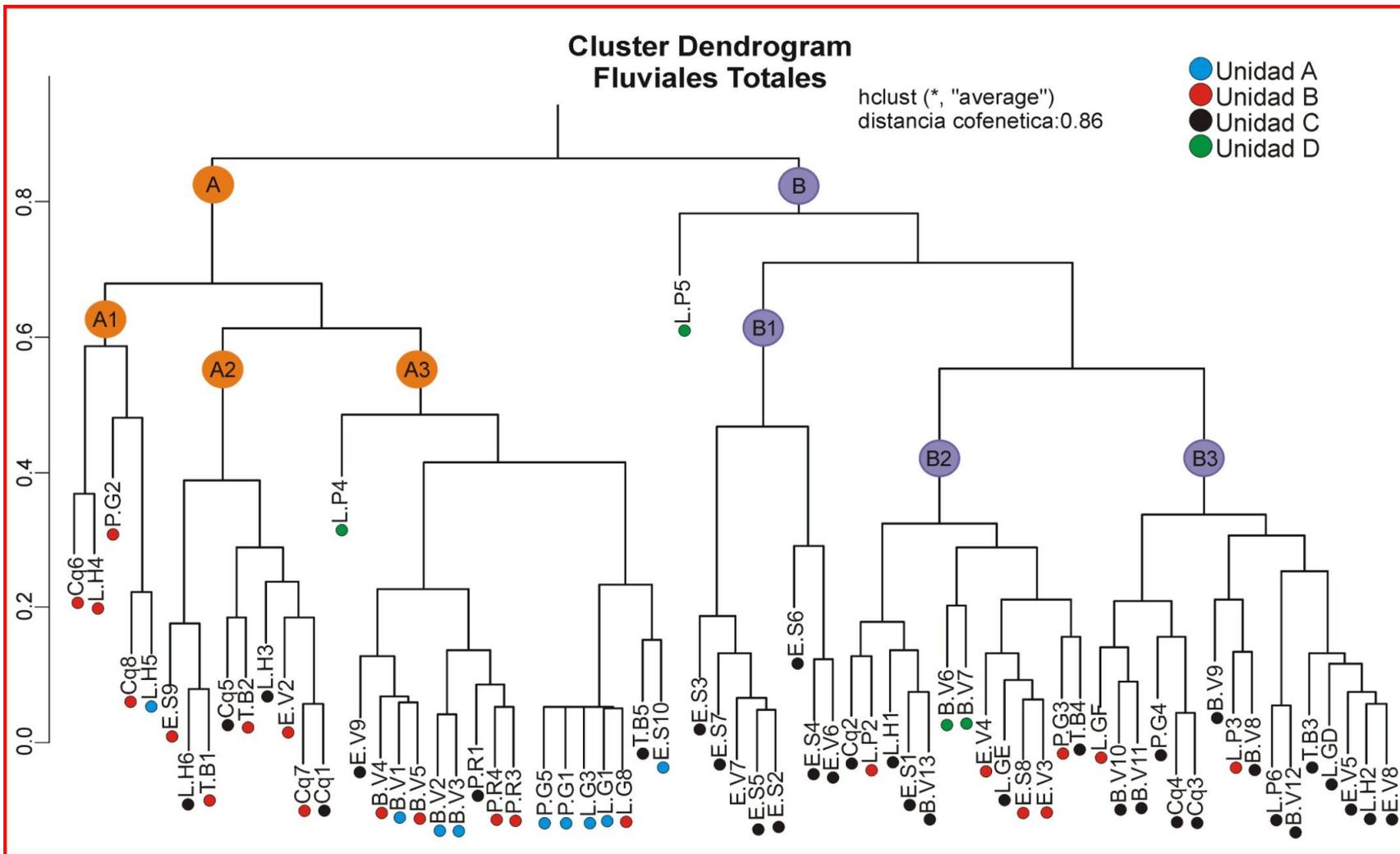


Figura 6.4: Dendrograma obtenido a partir del análisis de agrupamiento (modo Q, ligamiento promedio) utilizando el coeficiente de Bray Curtis.

**B1:** en todos los ensambles se registra la presencia de *H. parchappii*, *B. peregrina*, *S. meridionalis* y *U. concentricus*, con las abundancias máximas de *H. parchappii* entre 2500 a más de 10000 individuos, *B. peregrina* entre 11 y 680 y *S. meridionalis* de 3 a 681 individuos). El valor máximo de  $H'$  es de 0,44, y los valores de dominancia son siempre muy altos (0,78-0,98). Este grupo incluye todas las muestras de la unidad C obtenidas de las localidades Estación Río Salado (todas a excepción de ES1) y Pte. El Venado.

**B2:** este subgrupo es un conjunto de ensambles obtenidos de las unidades B, C y D de todas las localidades analizadas (menos Puente Romero). En este clado se reúnen todas las muestras en donde la abundancia de *H. parchappii* fluctuó entre 190 y 500 individuos. *B. peregrina* y *S. meridionalis* se encuentran presentes en la mayoría de las muestras, pero el número de ejemplares recuperados es menor que en **B1** (*B. peregrina* entre 2 y 32; *S. meridionalis* entre 1 a 49) y *H. australis* se registra en el 50 % de las muestras. Los valores de  $H'$  oscilan en un amplio rango que va de 0,17 a 0,83, los valores de equitatividad se encuentran por debajo de 0,51 y la dominancia es media a alta (0,48-0,97).

**B3:** la abundancia de *H. parchappii* se encuentra entre los 500 y 1700 individuos, se registra siempre la presencia de *B. peregrina* (entre 4 y 290 ind) y *S. meridionalis* (de 1 a 87 ejemplares), *H. australis* se encuentra presente en la mayoría de las muestras, y en algunas de ellas con un alto número de ejemplares (entre 300 y 800 individuos). Ocasionalmente se registra la presencia de *U. concentricus* y *P. canaliculata*. Todas las muestras de este subgrupo pertenecen a la Unidad C, a excepción de LGF y LP3 que pertenecen a la unidad B, de todas las localidades analizadas (menos Puente Romero y Estación Río Salado).

El análisis de Correspondencia (Figura 6.5) permite individualizar distintos grupos en función de la abundancia de *H. parchappii* (eje 2) que se incrementa hacia el sector superior, y la disminución de *H. australis* y aumento de *B. peregrina* y *S. meridionalis* (eje 1) de izquierda a derecha.

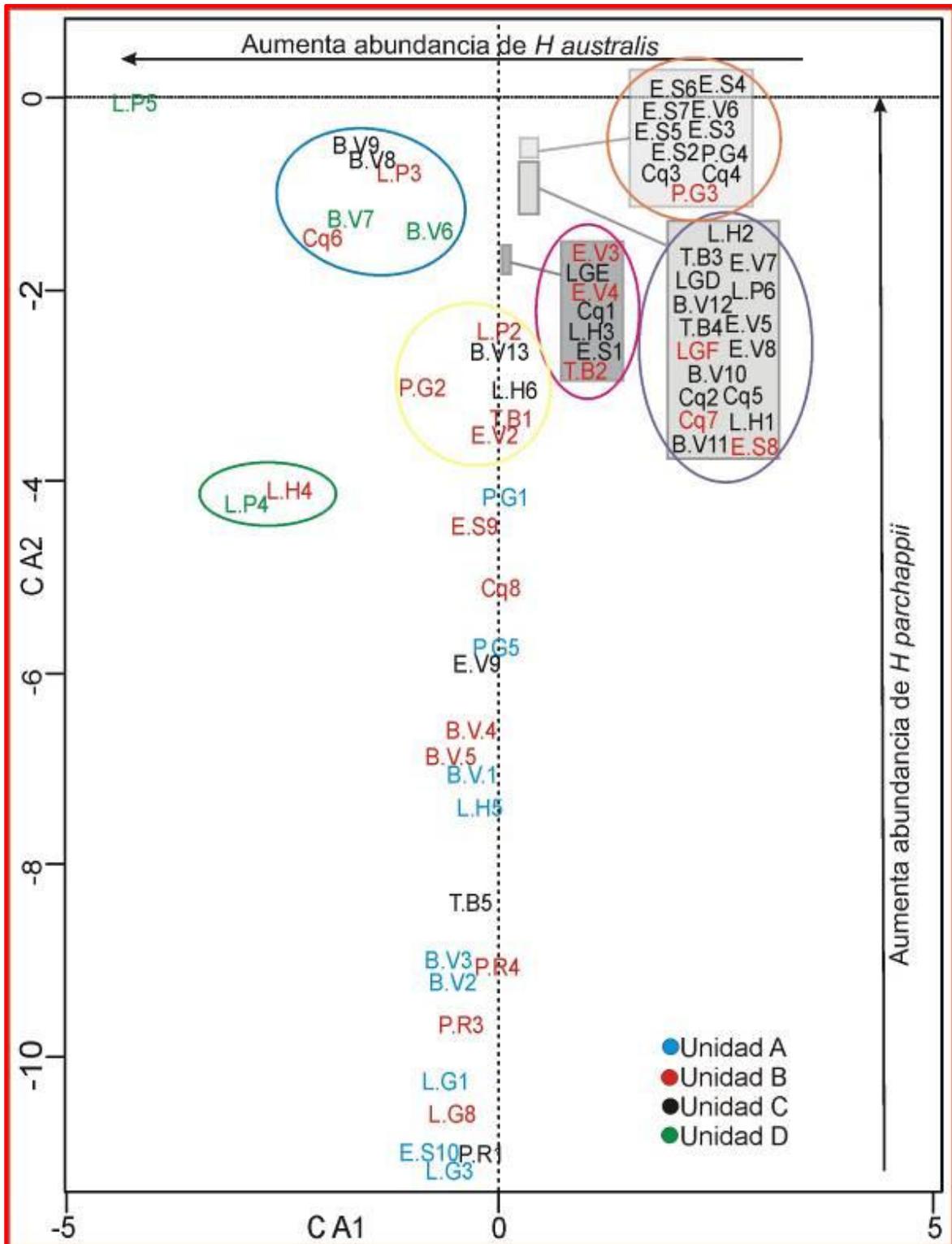


Figura 6.5: Análisis de correspondencia, donde se representan los distintos ensambles analizados.

## DISCUSIÓN

Tal como fuera planteado para otros sectores de la provincia de Buenos Aires (De Francesco y Zárate, 1999; Prieto *et al.*, 2004; Steffan, 2007; De Francesco *et al.*, 2014), y con valores similares, *H. parchappii*, es la especie dominante (86 %) de todos los ensambles siendo además, la única que se encuentra presente en todas las localidades analizadas.

Los moluscos de agua dulce de la provincia de Buenos Aires están representados por pocas familias y géneros, y presentan una baja riqueza específica comparada con otros sectores de la región Neotropical (Tietze *et al.*, 2011). Del mismo modo, los ensambles estudiados se caracterizan por su baja diversidad y riqueza específica, coincidiendo con los datos obtenidos por Tietze y De Francesco (2012) para asociaciones subfósiles y actuales estudiadas en el SE de la provincia de Buenos Aires.

Los ensambles recuperados de la Unidad A con edades mayores a los 12.000 años A.P., se caracterizan por su baja riqueza específica ( $S$  máximo = 3) y abundancia, la cual aumenta levemente en las localidades provenientes del sector superior del río Salado. Los altos valores de dominancia que se obtuvieron, se explican por la presencia de muchos ensambles de los cuales se recuperó un solo individuo, con lo cual  $D=1$ ,  $H'$  varía entre 0,22 y 0,56. Con respecto a la composición de los ensambles, *H. parchappii* se encuentra presente en todas las muestras, acompañada por *B. peregrina*, *S. meridionalis* o *H. australis*, esta última especie fue registrada en las localidades del sector inferior (Pte. Las Gaviotas y Buena Vista de Guerrero) del río Salado.

Entre los 11.000 y los 5.600 años AP, aumenta la riqueza específica de los ensambles por la aparición de *M. brasiliensis* y *L. viator*, esta última presente solamente en muestras obtenidas de la unidad B. A esta unidad pertenecen también los máximos valores de  $H'$  obtenidos (PG2, Cq6 y LH4, EV2 y LP3), que se deben a la alta riqueza específica asociada a abundancias similares en las especies ( $J > 0,74$ ) o por la presencia de dos especies con altas abundancias.

Durante la última transgresión marina (MIS 1), el mar ingresó por el cauce del río Salado y ocupó las zonas negativas del terrero, como las paleolagunas de las localidades

Buena Vista de Guerrero y Ea. La Postrera, lo que originó la acumulación de los sedimentos de la unidad D, entre los 5.300 y 6.300 años A.P. Los ensambles recuperados muestran la mayor riqueza específica ( $S > 8$ ) por presentar una mezcla de especies de ambientes continentales con otras de ambientes marino-estuaríacos, entre las que destaca *T. plebeius*, que fue hallada en ambas localidades con la valvas unidas y en posición de vida.

La presencia de especies con distintos requerimientos ambientales en los mismos depósitos podría deberse al efecto producido por el time-averaging, el cual puede reconocerse por el hallazgo conjunto en un mismo nivel, de restos esqueléticos que pertenecen a poblaciones o comunidades no contemporáneas (Fürsich y Aberhan, 1990). Hay distintos criterios que permiten reconocer el efecto del time-averaging, uno de ellos es la incompatibilidad de encontrar en un mismo nivel especies que presentan distintos requerimientos ecológicos (Fürsich y Aberhan, 1990).

En los ensambles recuperados de la unidad D se encontraron ejemplares de especies de hábitos dulceacuícolas junto a otros de hábitos estuaríacos, representados principalmente por *H. australis* y *H. parchappii*, dos especies que no coexisten en la actualidad en los mismos ambientes. Esta co-ocurrencia de especies en los mismos ensambles podría explicarse por la acumulación, en un mismo sitio, de generaciones de diferentes ensambles que fueron cambiando en el tiempo a medida que el ambiente modificaba sus características, principalmente por el avance y retroceso del mar, o también podría ser una consecuencia de la dinámica de transporte del sistema fluvial dentro del río Salado que transportó las conchas de alguna de las dos especies dentro del hábitat de la otra.

Al comparar ambas localidades se observa que Buena Vista de Guerrero (más cercana a la desembocadura) presenta mayor diversidad ( $H' > 0,76$ ) que La Postrera ( $H' > 0,50$ ) aunque en ambas la dominancia es alta ( $D > 0,5$  y  $J < 0,45$ ), en este caso por la importante representación numérica de *H. parchappii* y *H. australis*.

Durante los últimos 3.000 años se habría producido la depositación de los sedimentos que conforman la unidad C. Los ensambles recuperados presentan una alta

riqueza de especies de agua dulce, terrestres y de hábitos anfibios, y se registra por primera vez la presencia de *P. canaliculata*, *U. concentricus*, *A. nordestensis* y de “*S. marmorata*”, acompañando a las especies ya mencionadas (*H. parchappi*, *H. australis*, *B. peregrina*, *S. meridionalis* y *M. brasiliensis*). Las conchas de *P. canaliculata* forman un nivel muy conspicuo que puede observarse en distintas localidades (PR, LH, ES y LG) y que presenta edades entre 680 y 1.550 años AP. Coincidiendo con Prieto *et al.* (2004) y De Francesco *et al.* (2014), la aparición de *U. concentricus* se ubica a los 1.800 años A.P.. Los restos de *H. australis* presentan una distribución más restringida y solo fueron hallados en las localidades del sector inferior.

De las 35 muestras analizadas para esta unidad, en solo siete se obtuvieron valores de H' superiores a 0,75. Si bien en todos los casos *H. parchappii* se encontró presente, en estas muestras en particular se registraron altas abundancias de *B. peregrina* (PG4, Cq3, Cq4 y BV10), junto a *S. meridionalis* (LH3) y a *H. australis* (BV8 y 9). Pero el patrón general muestra que en el 65% de los ensambles H' nunca tuvo un valor superior a 0,5, mientras que en el 74% de las mismas la dominancia fue muy alta, obteniéndose valores mayores a 0,75.

Mediante los métodos de agrupamiento se pudieron identificar distintos ensambles en función, principalmente, de la abundancia de *H. parchappii* junto a la presencia de *H. australis*, *B. peregrina* y *S. meridionalis*.

---

## CONCLUSIONES

- Los ensambles con mayor diversidad y más equitativos se encontraron en las localidades del sector superior. Mientras en el sector inferior el componente importante fue la riqueza de especies y la ausencia de ensambles monoespecíficos. Si bien la abundancia en el número de individuos recuperados es máxima en algunas de las localidades del sector intermedio, este atributo no sigue un patrón particular.
- La diversidad de moluscos cuaternarios en la región del río Salado está fuertemente influenciada por la alta dominancia que presenta *H. parchappii*, como ocurre en los ambientes actuales de la región.
- Se observó un incremento en la riqueza de especies presentes hacia las unidades más modernas; sin embargo la diversidad de los ensambles es siempre baja y no se han detectados cambios significativos en ella a lo largo del tiempo.
- La baja diversidad encontrada y la alta dominancia obtenida, podría estar relacionada a ambientes de poca estabilidad caracterizados por la presencia de especies oportunistas, como es el caso principalmente de *H. parchappii*.
- El hallazgo conjunto de especies de distintos ambientes, podría deberse al time averaging o a la dinámica de transporte propia del río Salado.
- Los cambios en abundancia de *H. parchappii*, constituye el principal factor de agrupamiento de los ensambles.

## CAPÍTULO VII: ANÁLISIS TAFONÓMICO

### Objetivos específicos:

- Describir y cuantificar la alteración tafonómica en las conchas de *H. parchappi* y *H. australis*.
- Evaluar si existió variación espacio-temporal en la preservación de las conchas de ambas especies.
- Analizar si la densidad de los individuos que conforman los ensambles, se encuentra relacionada a los atributos tafonómicos considerados o a la granulometría del sedimento.

### INTRODUCCIÓN

Es sabido que el registro fósil es rico en información biológica y ecológica, y el de los moluscos es especialmente muy completo (Cherns *et al.*, 2008). Sin embargo, se encuentra sesgado y controlado por los procesos físicos, químicos y biológicos que ocurren en los ambientes (Parsons, 1989) y que afectan a los organismos luego de su muerte.

La tafonomía ha sido definida por Efremov (1940) como la disciplina que estudia la transición de los restos orgánicos desde la biosfera a la litósfera, y en un sentido muy amplio es conocida como la ciencia de la preservación fósil. Una definición más actual y que se enmarca mejor en los trabajos que se vienen realizando, es que la tafonomía se encarga de estudiar los procesos preservacionales (Behrensmeyer y Kidwell, 1985; Fernández López, 1986-87) y de qué modo éstos afectan la cantidad y calidad de información que podemos recuperar del registro fósil.

La tafonomía puede ser dividida en dos ramas (Behrensmeyer y Kidwell, 1985; Brett y Baird, 1986): 1- la **Biostratinomia**, que estudia los procesos que afectan a los organismos luego de su muerte y previo a su enterramiento final, y son responsables de las modificaciones en los restos esqueléticos (dentro de etapa se incluyen causa y forma de muerte, descomposición, transporte, reorientación, fragmentación, desarticulación, bioerosión, corrosión y enterramiento). Y 2: **Diagenésis**, que incluye a los procesos que

ocurren luego del enterramiento pero antes de la compactación del sedimento (e.g. disolución, relleno de cavidades y mineralización).

Fernández López (2001) planteó dos modelos de fosilización. El primero, conocido como de **destrucción selectiva**, implica la pérdida de información paleobiológica ya que, sólo los fósiles más resistentes son aquellos que se incorporan al registro. El segundo modelo corresponde al de **retención diferencial** y plantea que, no todos los procesos tafonómicos son destructivos, y que en muchos casos la información recuperada puede verse aún incrementada. Desde la perspectiva de este modelo, los restos encontrados son los que han tenido mayor eficiencia durante la alteración tafonómica.

Ambos modelos resaltan los aspectos negativos y positivos que influyen sobre el registro fósil. La importancia de los estudios tafonómicos es, ofrecer las herramientas necesarias para conocer cuáles son los procesos que actuaron después de la muerte de los organismos, y ayudar a comprender e interpretar correctamente los datos obtenidos a partir de los restos fósiles (Behrensmeyer *et al.*, 2000).

Los análisis tafonómicos realizados sobre moluscos cuaternarios o comunidades modernas han sido numerosos pero dispares. La mayoría de los trabajos, tanto en Argentina como el resto del mundo, se concentraron en moluscos marinos (e.g. Cutler, 1995; Kowalewski y Flessa, 1995; Farinati y Aliotta, 1997; Kowalewski *et al.*, 1998; Aguirre y Farinati, 1999; Best y Kidwell, 2000; Kidwell *et al.*, 2001; Lockwood. y Work, 2006; Cherns *et al.*, 2008; Farinati *et al.*, 2008; Kidwell, 2008; Ferguson, 2008, Cárdenas y Gordillo, 2009), siendo en comparación los terrestres (e.g. Yanes *et al.*, 2008, 2011; Wolverton *et al.*, 2010; Yanes, 2012) y dulceacuícolas (e.g. Cohen, 1989; Briggs *et al.*, 1990; Cummins, 1994; Kotzian y Simões, 2006; Martello *et al.*, 2006; Wolverton *et al.*, 2010; Erthal *et al.*, 2011; Cristini y De Francesco, 2012; Tietze y De Francesco, 2012; De Francesco *et al.*, 2014; Prieto *et al.*, 2014) o estuáricos (e.g. Ritter *et al.*, 2013) muy poco estudiados.

Tal como plantean Kotzian y Simões (2006), los trabajos realizados sobre el comportamiento que presentan los atributos tafonómicos en los distintos ambientes de agua dulce son escasos. En esta tesis, se han seleccionado representantes del género

*Heleobia*, que constituyen los elementos dominantes en el área de estudio, y particularmente *H. parchappii* que se destaca por ser la única presente en todas las muestras analizadas.

### MATERIAL EXAMINADO

Los análisis tafonómicos se realizaron sobre ejemplares de *H. parachappii* y *H. australis*, ya que ambas resultaron las especies más abundantes y constantes en las muestras de los perfiles realizados, y estas características resultan importantes para realizar comparaciones entre las distintas localidades. Para este capítulo se consideraron solo nueve localidades, ya que las muestras provenientes de Puente Romero debieron ser excluidas, por la baja cantidad de individuos recuperados.

De cada muestra se utilizaron entre 120-150 ejemplares de cada especie, elegidos al azar del total de los individuos presentes (se realizaron curvas de estabilización para definir el número mínimo de individuos a analizar). Debido al tamaño de los individuos las observaciones se realizaron bajo lupa estereoscópica binocular.

Para evaluar el grado de preservación de las conchas se consideraron tres atributos tafonómicos: 1- **Fragmentación**: porcentaje de conchilla entera que se preserva, 2- **Corrosión** atributo que permite evaluar el grado de degradación general de la superficie de la concha, cuando los efectos de la disolución y/o abrasión no pueden ser identificados individualmente (Brett y Baird, 1986) y, 3- Pérdida de **lustre** o **brillo** por parte de los restos.

### METODOLOGIA

Siguiendo la metodología de los trabajos de tafonomía clásicos (Kowalewski Y Flessa, 1995; Kowalewski *et al.*, 1995), las propiedades tafonómicas fueron descriptas utilizando grados tafonómicos, es decir categorías arbitrarias de medidas definidas antes de comenzar el análisis, **Grado 0** para las muestras “buenas”, **Grado 1** “regulares” y **Grado 2** “pobres” (Tabla 20). Por lo tanto cada conchilla fue comparada a un grupo de especímenes de referencia (Figura 7.1) definidos *a priori* para cada uno de los tres grados

definidos a cada atributo; las muestras, tal como sugiere Rothfus (2004), fueron manipuladas por un único operador para mantener el criterio de clasificación. La fragmentación fue evaluada de manera conjunta para ambas especies, mientras el lustre y la corrosión fueron cuantificados de manera individual para cada una de ellas.

A partir de los datos obtenidos se confeccionaron tafogramas (*sensu* Kowalewski *et al.*, 1995; Figura 7.2) con el fin de explorar la variación existente en la preservación en ambas especies y para cada atributo particular, tanto en las distintas localidades como en las diferentes unidades litológicas, ya que los diagramas ternarios resultan sumamente eficientes para mostrar gráficamente las diferencias y similitudes entre muestras (Kidwell *et al.*, 2001).

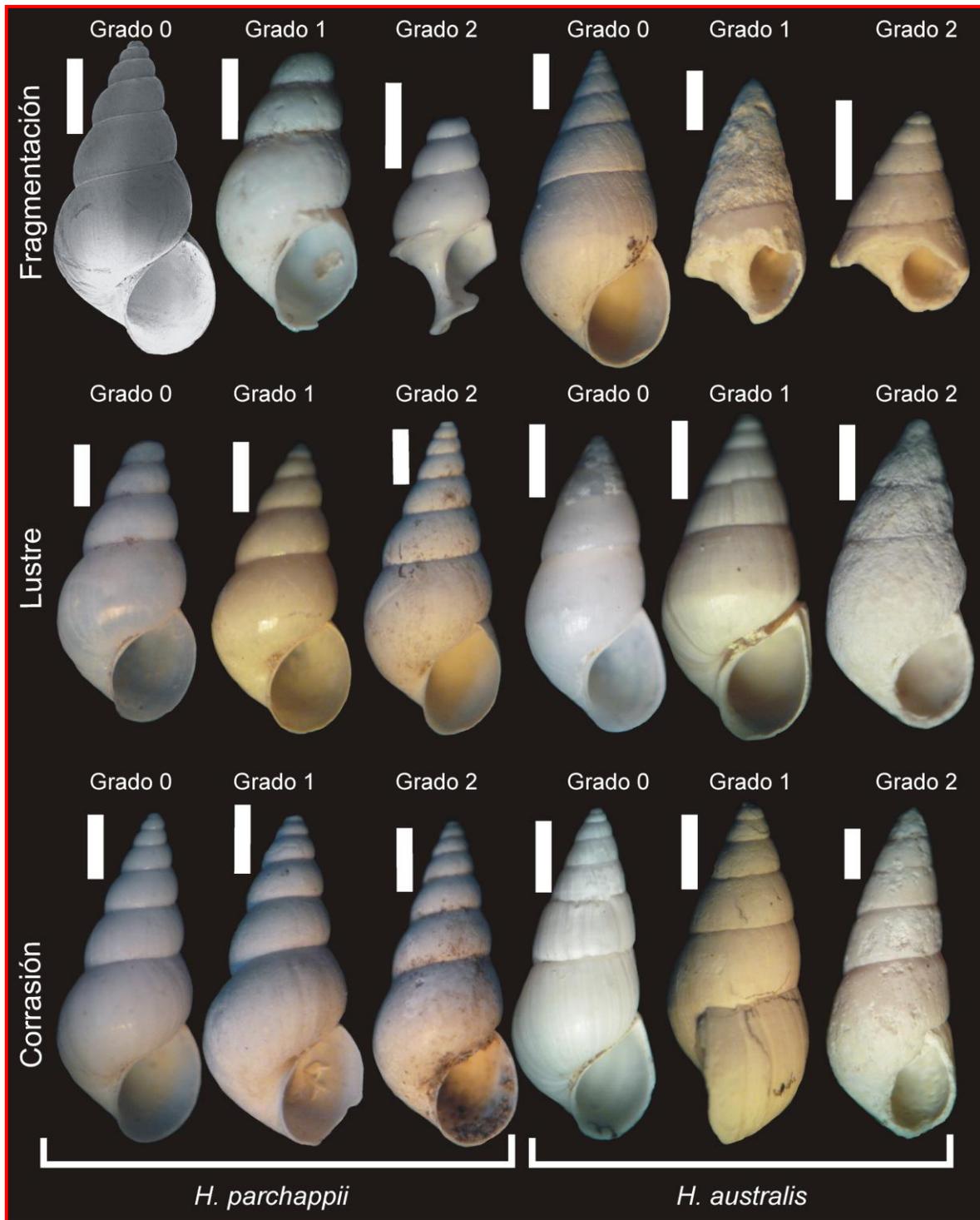
El Grado Tafonómico (TG) fue obtenido para cada atributo, calculado para cada muestra como la suma aritmética de las abundancias absolutas de individuos en cada grado, siguiendo la formula:

$$TG = (N0x0) + (N1x1) + (N2x2) / Ntotal$$

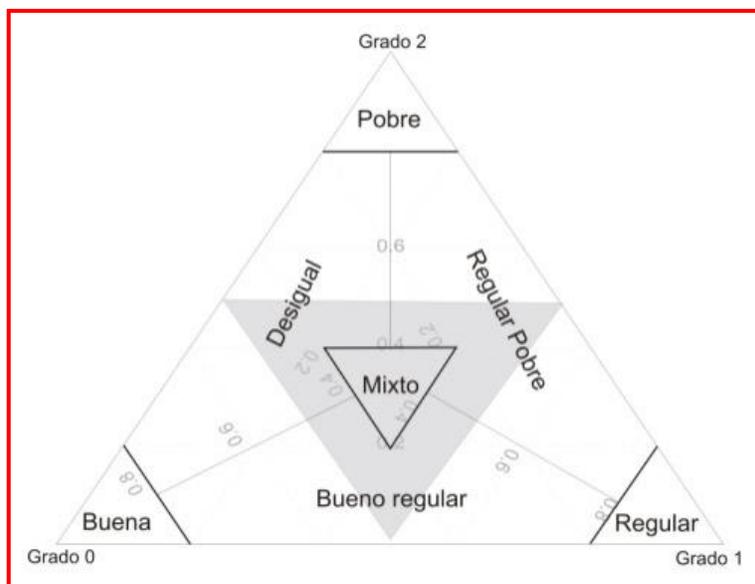
Bajos valores de TG se encuentran en muestras prístinas con baja modificación.

		<b>Grado 0</b>	<b>Grado 1</b>	<b>Grado 2</b>
<b>Alteración de la superficie externa</b>	<b>Fragmentación</b>	Más del 80% de la concha	Entre 80 y 30%	Menos de 30%
	<b>Lustre</b>	Conchas translúcidas y brillantes	Conchas blancas brillantes	Conchas blancas opacas
	<b>Corrosión</b>	Líneas de crecimiento y suturas bien definidas en toda la superficie	Líneas de crecimiento solo presentes en el 50% de la concha, suturas menos definidas.	Líneas de crecimiento no se observan, superficie con apariencia tizosa

**Tabla 20:** Criterio utilizado para la caracterización de los grados tafonómicos de cada atributo. Grado 0 "bueno", Grado 1 "regular" y Grado 2 "pobre".



**Figura 7.1:** Representación de las características generales consideradas en las conchas de *H. parchappii* y *H. australis* para reconocer los distintos grados tafonómicos. Escala = 1 mm.



**Figura 7.2:** Tafograma ternario. Modelo en donde cada esquina representa un grado tafonómico particular, modificado de Kowalewski *et al.* (1995).

Se construyeron diagramas de caja (= Box plots) para mostrar gráficamente la variabilidad y la diferencia de conservación entre las unidades estratigráficas (B, C y D), y entre *H. parchappii* vs *H. australis* para cada atributo. Se realizó la prueba de Kruskal Wallis para evaluar si existían diferencias entre el grado tafonómico y la unidad estratigráfica, y la prueba de Mann-Whitney se utilizó para comparar si hubo preservación diferencial entre especies, la significación estadística se fijó en un  $\alpha = 0,05$ .

Para explorar la relación entre los atributos tafonómicos (TG) con la densidad de los especímenes en la muestra, se calculó el coeficiente de correlación de rangos de Spearman; con el fin de obtener una medida global del grado de asociación de cada variable, la corrosión y el brillo se consideraron individualmente. Como las muestras fueron estandarizadas por volumen de sedimento, el número de especímenes representa una medida de densidad (Yanes *et al.*, 2008).

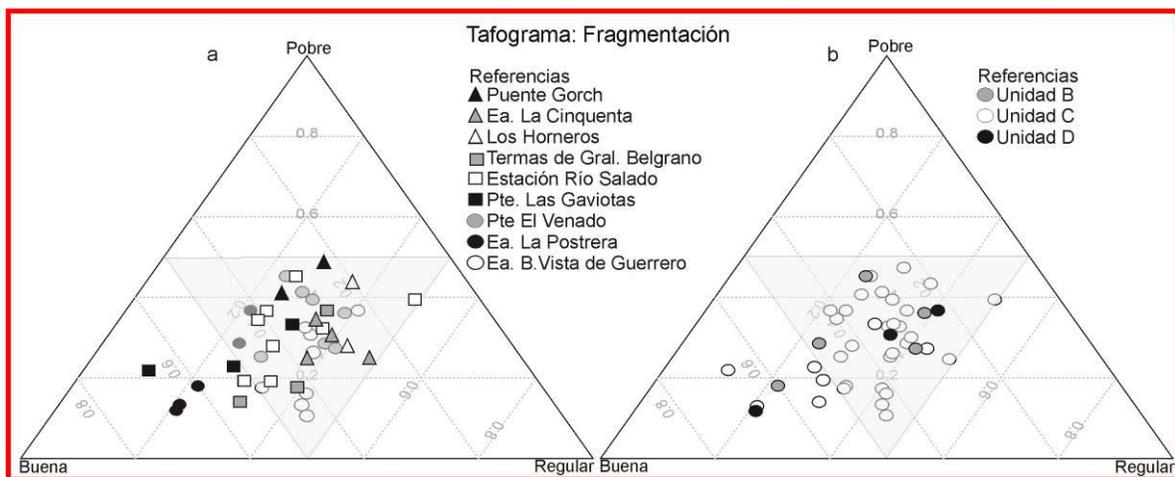
Por último, para evaluar si el tipo de sedimento (limo, arena-limosa, arena fina, arena mediana) de cada muestra y la ubicación de las localidades generaron diferencias significativas en los valores de TG, se realizó una prueba PERMANOVA usando distancias euclidianas y 999 permutaciones. Este análisis permite descomponer la variabilidad entre y dentro de los grupos sobre la base de una matriz de disimilitud (Anderson, 2001). Cuando se encontraron diferencias significativas entre factores (sedimento o localidad,  $\alpha$

<0,05), se llevaron a cabo tests *a posteriori* de comparaciones pareadas para determinar donde se encontraban esas diferencias.

Los análisis y diagramas se realizaron con el paquete estadístico “vegan” (Oksanen *et al.*, 2013) del programa R versión 3.0.1. (R Core Team, 2013).

## RESULTADOS

Un total de 42 muestras fueron colectadas en las nueve localidades, y se analizaron cerca de 6000 especímenes pertenecientes a *H. parchappii* y 1040 a *H. australis*. Los resultados particulares se presentan a continuación:



**Figura 1:** Tafograma ternario mostrando la variación en la fragmentación entre (a) localidades y (b) unidades litológicas.

### Atributos tafonómicos: comparación entre especies

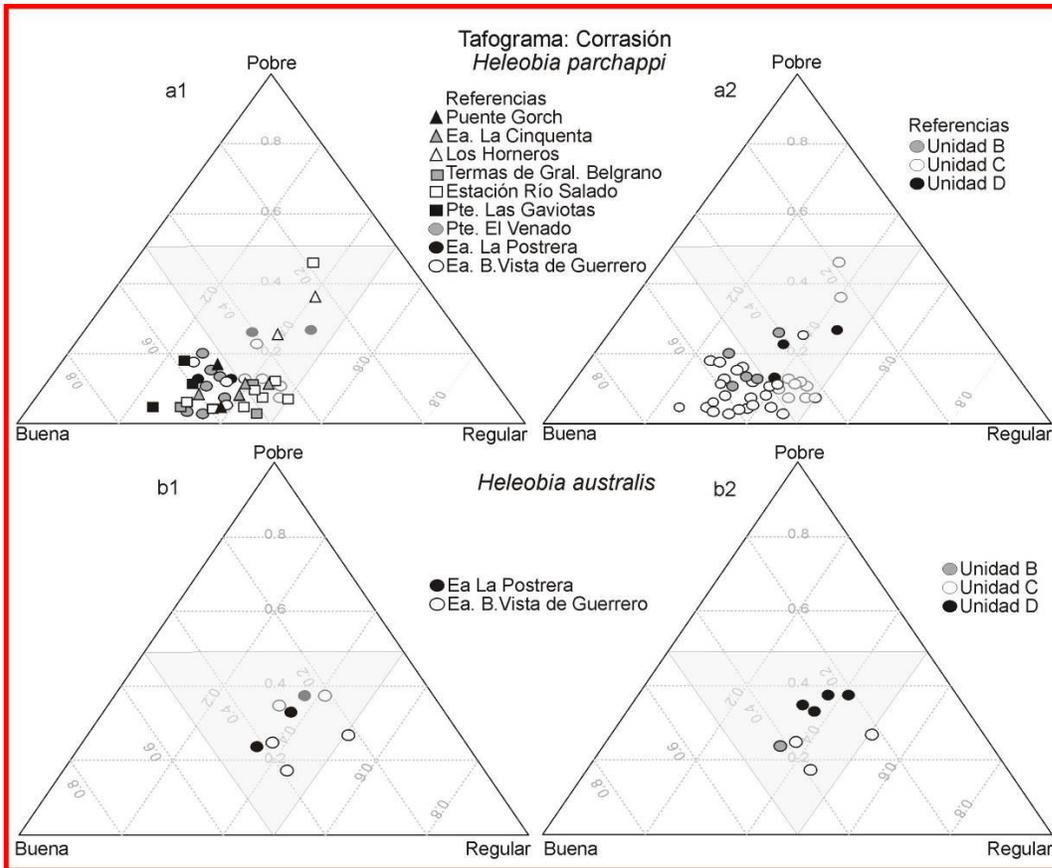
**Fragmentación:** para este atributo no se realizó distinción entre las dos especies, ya que era muy difícil asignar los fragmentos muy pequeños (e.g. cuando estaba presente sólo una cámara) a una especie en particular. Los resultados arrojaron que cerca del 83% de las muestras se ubican en el triángulo central, con valores de intermedios a irregulares, mientras que el 17% restante presentar una buena preservación, con ejemplares poco fragmentados (Figura 7.3). Al analizar los resultados por localidad, Ea. La Postrera y Pte. Las Gaviotas presentaron los valores más bajos de fragmentación, mientras que las restantes se encuentran distribuidas en la zona central del gráfico, sin ningún patrón en particular.

**Corrosión:** Al comparar este atributo entre las dos especies de *Heleobia* (Figura 7.4) se observó que *H. parchappii* mostró una mejor preservación. Las muestras con *H. australis* se ubicaron en el triángulo central caracterizados por valores irregulares mientras el 62 % de las muestras de *H. parchappii* presentó preservación buena-regular. Dentro de este grupo se encuentran todas las muestras de las localidades Pte. El Venado, Pte. Las Gaviotas y Puente Gorch.

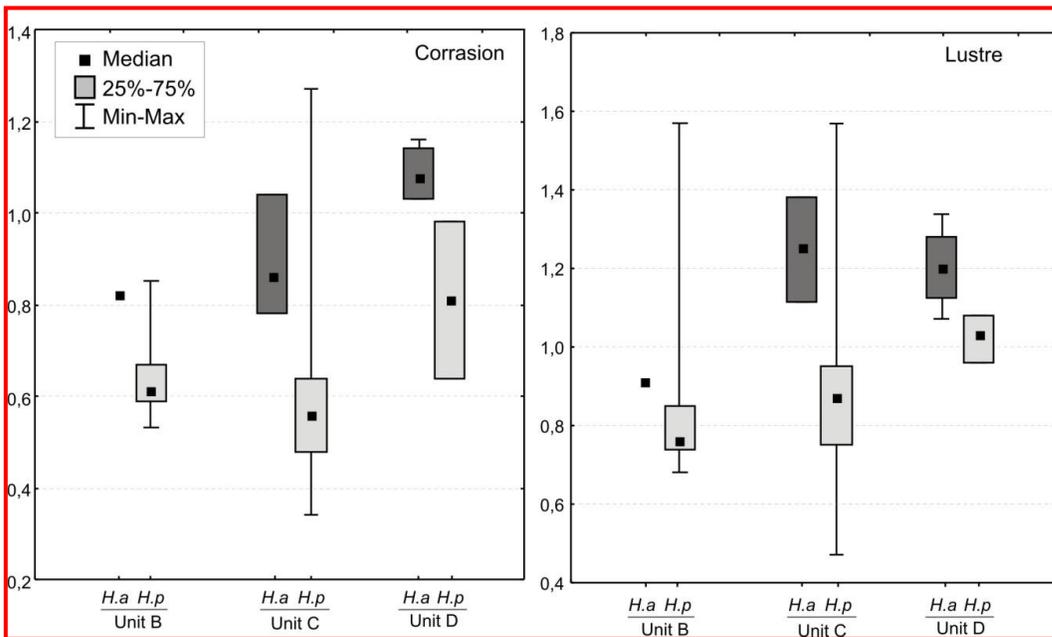
Los análisis revelaron diferencias significativas entre las especies (Figura 7.5). Se observó que los valores encontrados para *H. australis* fueron siempre mayores y con valores estadísticamente significativos (unidad C  $p = 0,019$  y unidad D  $p = 0,33$ ). Por lo tanto, los signos de corrosión prevalecen en las conchas de esta especie por encima de las de *H. parchappii*.

**Lustre:** se observó una ligera diferencia cualitativa en la preservación de las conchas (Figura 7.6). Mientras que para *H. parchappii* el lustre es principalmente bueno-regular, en el caso de *H. australis* puede considerarse de regular a pobre. Excepcionalmente, en el caso de *H. parchappii* de la localidad Los Horneros, el lustre es de regular a pobre.

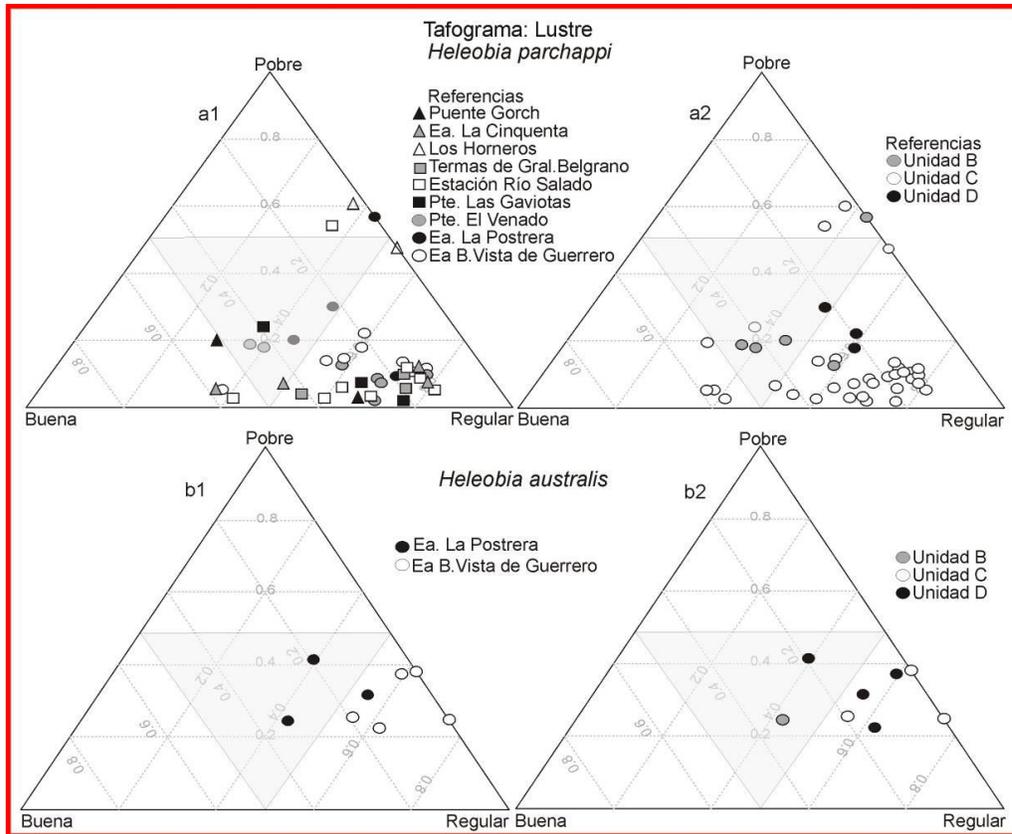
Al comparar entre especies (Figura 7.5), puede verse que los valores más altos (aumento de pérdida de brillo) se producen siempre en individuos de *H. australis*, sin embargo sólo se encontró preservación diferencial significativa entre las especies en las muestras de la unidad C ( $p = 0,022$ ).



**Figura 7.4:** Tafograma ternario mostrando la variación en la corrosión de *H. parchappi*: a1) por localidad, a2) por unidades litológicas, y de *H. australis*: b1) por localidad, b2) por unidades litológicas.



**Figura 7.5:** Box plots con los valores de alteración de la superficie externa (corrosión y lustre) entre las especies analizadas (Hp= *Heleobia parchappii*, Ha= *Heleobia australis*).



**Figura 7.6:** Tafograma ternario mostrando la variación en el lustre de *H. parchappi*: a1) por localidad, a2) por unidades litológicas, y de *H. australis*: b1) por localidad, b2) por unidades litológicas.

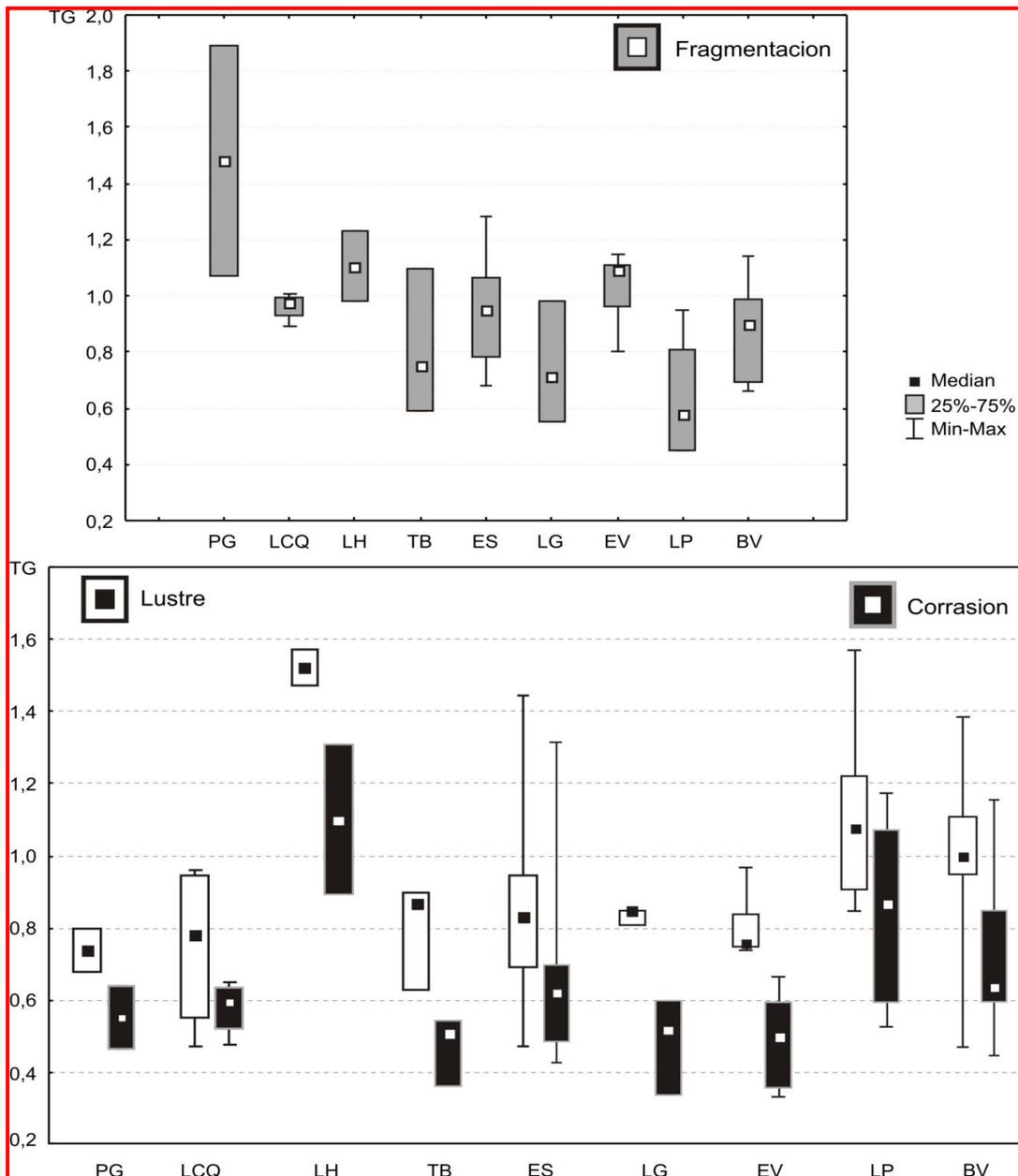
### Cambios espacio- temporales

El análisis PERMANOVA mostró diferencias significativas cuando se evaluaron las localidades ( $F = 4,41$ ,  $p = 0,001$ ) y las unidades litoestratigráficas ( $F = 4,08$ ,  $p = 0,01$ ) como factores de análisis.

Al evaluar la tendencia de los atributos a los largo de un gradiente espacial, se observó que la fragmentación muestra sus valores máximos en la localidad Puente de Gorch, ubicadas aguas arriba, y se mantiene estable en la localidades ubicadas aguas abajo. Estadísticamente, al realizar los análisis *a posteriori* se encontraron específicamente diferencias significativas ( $p = 0,021$ ) entre las localidades Ea. La Postrera (LP) y El Venado (EV) (Figura 7.7).

Con respecto a la alteración de la superficie externa (Figura 7.7, abajo), no se hallaron diferencias significativas entre localidades. Para ambos casos, los valores

máximos se encontraron en la localidad Los Horneros (LH). Además, la tendencia general es al aumento en la pérdida de lustre y signos de corrosión en las localidades terminales. Si bien las localidades, Estación Río Salado (ES), Pte La Postrera y Ea. Buena V. de Guerrero (BV), muestran máxima dispersión de los datos, de todos modos los valores medios siguen estando por encima de la demás localidades.



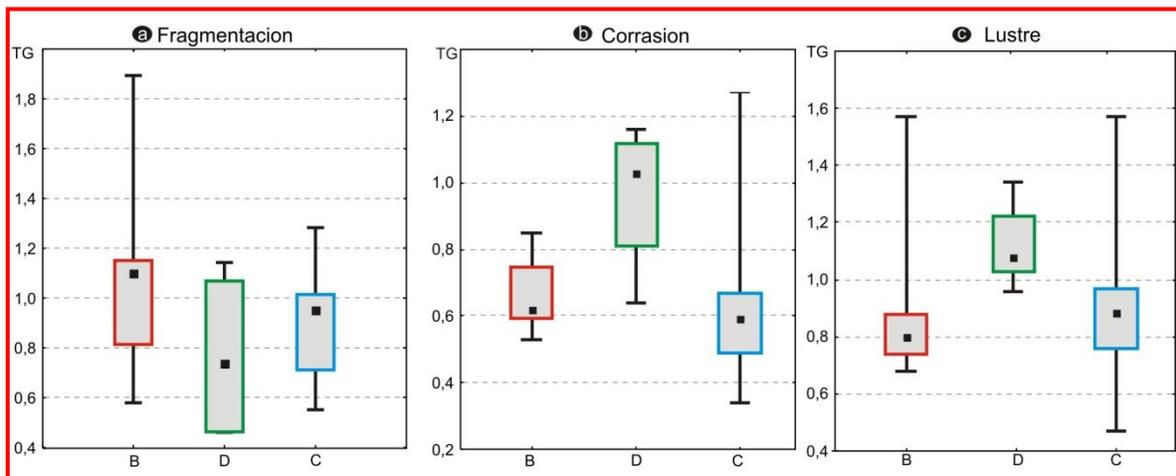
**Figura 7.7:** Box plots mostrando la variación de los atributos tafonómicos (fragmentación arriba, corrosión y lustre abajo) a través de las localidades.

Al evaluar el estado de preservación en las distintas unidades litológicas, se halló que para la fractura no se encontraron diferencias significativas ( $p = 0,20$ ), pero las muestras de la unidad B (Figura 7.8) mostraron los más altos valores (unidad B = 1,10 > unidad C = 0,95 > unidad D = 0,73).

Con respecto a la corrosión, los box plots (Figura 7.8) muestran que la unidad D tiene una media mayor (1,03) que las unidades fluviales (unidad B=0,62 > unidad C=0,59), y se encontraron diferencias significativas ( $p = 0,03$ ) entre las unidades C y D ( $p = 0,023$ ).

Por último al analizar el lustre, nuevamente la unidad D obtuvo los valores de mediana más altos (unidad D=1,08 > unidad C=0,88 > unidad B=0,80), pero en cambio B y C mostraron una amplia dispersión (Figura 7.8). Además, se encontraron diferencias significativas ( $p = 0,013$ ) entre las unidades, específicamente entre B y C con D ( $p = 0,017$  y  $0,027$ ).

Al realizar el análisis PERMANOVA para evaluar si el tipo de sedimentos influía en la preservación de las conchas, no se encontraron cambios significativos entre los distintos tipos predominante de sedimentos de cada muestra ( $F = 1,98$ ,  $p = 0,076$ )



**Figura 7.8:** Box plots mostrando los valores medios de a= fragmentación, b= corrosión y c= lustre entre las distintas unidades litológicas.

### Densidad y Grados Tafonómicos

La densidad en los depósitos fue muy variable (Tabla 21, Figura 7.9). Para *H. parchappii* varió entre unos pocos individuos hasta un máximo de 10000 en la localidad

Estación Río Salado; en el caso de *H. australis* también el número de individuos fluctuó, aunque nunca superó los 2500 ejemplares. *H. parchappi* fue siempre la especie más abundante en los depósitos fluviales (Unidades B y C), la única excepción la constituyen las muestras recuperadas de la unidad D en la loc. Ea. La Postrera.

Cuando se analizaron todas las muestras, la densidad se correlacionó negativamente con la fragmentación (Spearman  $r = -0,36$ ) y corrosión ( $r = -0,33$ ). Específicamente, cuando se evaluó la relación entre densidad y alteración de la superficie externa entre especies, no se encontró correlación significativamente estadística, pero tanto corrosión y brillo se relacionaron positivamente ( $r = 0,68$  para *H. parchappii*;  $r = 0,50$  para *H. australis*).

## DISCUSIÓN

Este estudio provee los primeros datos sobre análisis tafonómicos realizados en secuencias fluviales de la provincia de Buenos Aires y compara la preservación de las dos especies más abundantes en el registro Cuaternario.

En la mayoría de las muestras (83%) la fragmentación es baja, y esto es similar a los resultados hallados por Kotzian y Simões (2006) en comunidades actuales del arroyo Touro Passo del sudeste de Brasil, en el cual menos del 80% de las conchillas de gasterópodos se encontraban fragmentadas y presentaban también bajos niveles de corrosión. El tipo de transporte que sufren los ejemplares está influenciado por la forma de la concha, y tal como plantean De Francesco y Zárate (1999) los restos de *Heleobia* suelen viajar por suspensión acompañados de vegetación, lo cual reduciría los niveles de fragmentación o el desgaste en la superficie externa que podrían sufrir las conchas.

La corrosión se encuentra relacionada con el tiempo de exposición, por lo tanto los bajos TG de corrosión en los restos indican un tiempo mínimo de exposición de las conchas en la zona tafonómicamente activa (TAZ), y también es indicadora de poco disturbio post-mortem, ya que el transporte de los restos ocasiona abrasión física (Olszewski y West, 1997). Para este atributo más del 60 % de las muestras fueron

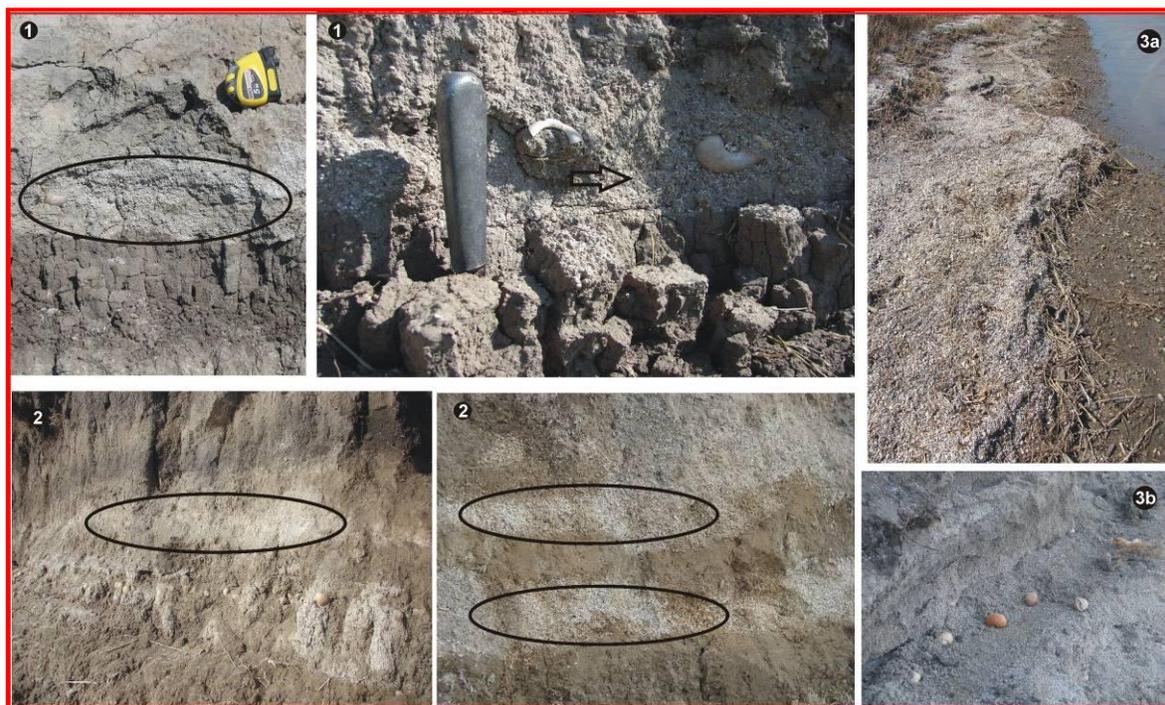
catalogadas como de buena preservación; la excepción corresponde a las muestras provenientes de Los Horneros y a la muestra más superficial recuperada de Buena V. de Guerrero donde la corrosión afecta a más del 50 % de las conchas, mientras la fragmentación y la pérdida de lustre no muestran diferencias importantes con el resto de las muestras. En este caso el desgaste podría haber sido producido por disolución biogeoquímica (Best y Kidwell, 2000) o por efecto del metabolismo bacteriano o de los hongos.

En general, las conchillas de *H. parchappii* mostraron buena preservación, incluso en las muestras de mayor antigüedad, lo que concuerda con los datos obtenidos por Cristini y De Francesco (2012), donde la combinación de resistencia y abundancia favorecería su preservación. Aquellas muestras en donde *H. parchappii* se encuentra en densidades bajas a muy bajas se corresponden, principalmente, con picos de alta fractura (más del 40 % de conchas fragmentadas, correlación negativa entre densidad y fragmentación). Pero en la localidad Buena V. de Guerrero la baja densidad está asociada a la alteración de la superficie externa, del mismo modo que en la muestra más superficial de Estación Río Salado, donde la cercanía al nivel freático o la acción de las lluvias podrían haber provocado el aumento en la alteración de la superficie externa.

Al analizar el tipo de sedimento predominante, el cual varió de limo a arena mediana, no se observó preservación diferencial en las distintas muestras. Brandt (1989) plantea que frente a una homogeneidad sedimentaria los modos de preservación y las características tafonómicas son diferentes; contrariamente pareciera que frente a la heterogeneidad granulométrica de los niveles, en la cuenca del río Salado, la historia de depositación, que imprime las características tafonómicas en los ejemplares ha sido similar.

Los niveles con alta concentración de conchillas de *H. parchappii* y con bajos valores de TG podrían evidenciar episodios de crecida del río y horizontes de inundación, caracterizados como un evento rápido, de gran acumulación y poco transporte en la paleoplanicie de inundación. Esta situación que puede observarse en la actualidad en la zona, luego de un evento de crecida (Figura 7.9).

La preservación de los restos en los sistemas de agua dulce es altamente variable, y se relaciona directamente con la saturación de carbonatos que presenta el medio (Cummins, 1994). En este sentido, De Francesco *et al.* (2014), al analizar la preservación de moluscos de agua dulce en ambientes lacustres, plantearon que la preservación es mejor cuando la conductividad de las aguas es alta, y propusieron que la disminución en la alteración de la superficie externa podría estar relacionada con un aumento en la salinidad. Esto permitiría explicar por qué *H. parchappii* se preserva mejor que *H. australis* en aquellos horizontes donde son encontradas juntas (en las localidades La Postrera y Buena V. de Guerrero), presentando menores TG de corrosión y pérdida de lustre.



**Figura 7.9:** Depósitos cuaternarios del río Salado: 1 Loc. Termas de Gral. Belgrano y 2 Estación río Salado, 3 depósitos de inundación actual: a Loc. Los Horneros y b Loc. Termas de Gral. Belgrano.

---

## CONCLUSIONES

- En general, *H. parchappii* presentó una mejor preservación que *H. australis*, con pocas evidencias de fragmentación, principalmente en aquellos niveles con alto número de ejemplares recuperados.
- No se han encontrado evidencias que sostengan, que la preservación de las conchas en los depósitos analizados se encontraría relacionada al tipo de sedimento presente en las muestras.
- Las mayores densidades de *H. parchappii* sumado a la buena preservación que presentan las conchas, permite inferir que las reconstrucciones basadas en esta especie serán altamente confiables.
- A partir de los resultados obtenidos, resulta importante a la hora de realizar reconstrucciones paleoambientales, evaluar el estado de preservación general de las conchas, principalmente en aquellos niveles con bajas densidades, donde los cambios en la abundancia de ejemplares podrían ser modificados por la fragmentación.

Muestra	Sed	Unidad	<i>Heleobia parchappii</i>					<i>Heleobia australis</i>						
			Abund. F	GTF	Abund. C	GTC	Abund. L	GTL	δ	Abund. C	GTC	Abund. F	GTL	δ
<b>Localidad Puente Gorch</b>														
PG3	LA	B	35/44/71	<b>1,89</b>	79/47/24	<b>0,63</b>	77/44/29	<b>0,68</b>	442					
PG4	Am	C	51/38/61	<b>1,07</b>	86/57/17	<b>0,47</b>	41/98/11	<b>0,8</b>	536					
<b>Localidad Ea. La Cincuenta</b>														
L505	Af	C	47/54/29	<b>1,01</b>	90/48/12	<b>0,56</b>	87/55/8	<b>0,63</b>	121					
L504	LA	C	55/57/38	<b>0,89</b>	75/60/17	<b>0,61</b>	21/114/15	<b>0,93</b>	698					
L503	Af	C	48/59/43	<b>0,97</b>	73/62/15	<b>0,63</b>	21/118/11	<b>0,96</b>	1506					
L502	Af	C	40/73/37	<b>0,98</b>	63/48/10	<b>0,48</b>	53/60/8	<b>0,47</b>	193					
<b>Localidad Los Horneros</b>														
LH2	Af	C	44/65/41	<b>0,98</b>	35/61/54	<b>0,89</b>	4/56/90	<b>1,47</b>	1032					
LH1	Af	C	31/54/65	<b>1,23</b>	54/58/38	<b>1,27</b>	0/79/71	<b>1,57</b>	237					
<b>Localidad Termas de Belgrano</b>														
TB2	LA	C	44/47/59	<b>1,1</b>	63/53/14	<b>0,54</b>	23/90/7	<b>0,87</b>	131					
TB3	Am	C	82/47/21	<b>0,59</b>	77/69/4	<b>0,51</b>	29/107/14	<b>0,9</b>	7644					
TB4	Am	C	63/61/26	<b>0,75</b>	98/45/7	<b>0,39</b>	62/82/6	<b>0,63</b>	493					
<b>Localidad Estación Río Salado</b>														
ES8	L	B	45/37/68	<b>1,15</b>	72/67/11	<b>0,59</b>	48/93/9	<b>0,74</b>	352					
ES7	LA	C	62/36/52	<b>0,93</b>	89/55/6	<b>0,45</b>	84/62/4	<b>0,47</b>	3154					
ES6	LA	C	51/53/46	<b>0,97</b>	79/64/7	<b>0,52</b>	45/100/5	<b>0,73</b>	5466					
ES5	Af	C	63/45/42	<b>0,86</b>	65/74/11	<b>0,64</b>	20/122/8	<b>0,92</b>	2825					

ES4	Af	C	77/44/29	<b>0,68</b>	95/46/9	<b>0,43</b>	56/90/4	<b>0,65</b>	10878					
ES3	Af	C	72/51/27	<b>0,70</b>	65/67/18	<b>0,69</b>	22/115/13	<b>0,94</b>	390					
ES2	Af	C	58/37/55	<b>0,98</b>	64/70/16	<b>0,68</b>	24/110/16	<b>0,95</b>	2604					
ES1	Af	C	17/74/59	<b>1,28</b>	28/53/69	<b>1,27</b>	15/54/81	<b>1,44</b>	255					
<b>Localidad Las Gaviotas</b>														
LGF	Af	C	100/17/33	<b>0,55</b>	87/36/27	<b>0,6</b>	59/55/36	<b>0,85</b>	2142					
LGE	Am	C	53/47/50	<b>0,98</b>	89/44/17	<b>0,52</b>	35/102/13	<b>0,85</b>	358					
LGD	Am	C	77/39/34	<b>0,71</b>	106/37/7	<b>0,34</b>	32/115/3	<b>0,81</b>	1072					
<b>Localidad Puente El Venado</b>														
EV2	L	B	46/36/68	<b>1,15</b>	48/24/18	<b>0,67</b>	40/33/17	<b>0,74</b>	90					
EV3	L	B	46/59/45	<b>0,99</b>	80/50/20	<b>0,6</b>	63/60/27	<b>0,76</b>	756					
EV4	L	B	38/58/54	<b>1,1</b>	86/48/16	<b>0,53</b>	43/88/19	<b>0,84</b>	299					
EV5	LA	C	42/53/55	<b>1,09</b>	81/46/23	<b>0,61</b>	35/104/11	<b>0,84</b>	1054					
EV6	LA	C	68/44/38	<b>0,8</b>	93/53/4	<b>0,41</b>	41/106/3	<b>0,75</b>	8960					
EV7	LA	C	45/43/62	<b>1,11</b>	83/56/11	<b>0,52</b>	19/116/15	<b>0,97</b>	2558					
EV8	Af	C	47/62/41	<b>0,96</b>	97/48/5	<b>0,39</b>	41/104/5	<b>0,76</b>	962					
<b>Localidad Ea. La Postrera</b>														
LP2	LA	B	71/36/43	<b>0,81</b>	61/50/39	<b>0,85</b>	0/65/85	<b>1,57</b>	200				11	
LP3	L	B	90/33/27	<b>0,58</b>	77/54/19	<b>0,61</b>	52/67/30	<b>0,85</b>	852	44/37/25	<b>0,82</b>	35/45/26	<b>0,91</b>	340
LP4	L	D	66/21/13	<b>0,47</b>	X	X	X	X	11	23/28/25	<b>1,03</b>	10/42/24	<b>1,18</b>	76
LP5	L	D	100/32/18	<b>0,45</b>	43/67/40	<b>0,98</b>	33/72/45	<b>1,08</b>	400	38/56/56	<b>1,12</b>	29/59/62	<b>1,22</b>	2452
LP6	LA	C	62/33/55	<b>0,95</b>	87/44/19	<b>0,55</b>	26/109/15	<b>0,93</b>	1798					

Localidad Buena Vista de Guerrero														
BV6	Af	D	34/61/55	<b>1,14</b>	73/58/19	<b>0,64</b>	33/90/27	<b>0,96</b>	404	31/33/34	<b>1,03</b>	15/61/22	<b>1,07</b>	98
BV7	Af	D	50/51/49	<b>0,99</b>	62/54/34	<b>0,81</b>	29/88/33	<b>1,03</b>	612	32/62/56	<b>1,16</b>	5/89/56	<b>1,34</b>	458
BV8	Af	C	63/63/24	<b>0,74</b>	84/54/8	<b>0,49</b>	47/82/21	<b>0,83</b>	3956	58/66/26	<b>0,79</b>	29/83/38	<b>1,11</b>	2032
BV9	Af	C	73/51/26	<b>0,69</b>	68/63/19	<b>0,67</b>	41/87/22	<b>0,87</b>	4924	57/56/37	<b>0,87</b>	0/93/57	<b>1,38</b>	329
BV10	Af	C	54/57/39	<b>0,9</b>	67/66/17	<b>0,67</b>	23/111/16	<b>0,95</b>	2972	33/77/40	<b>1,05</b>	0/113/	<b>1,25</b>	212
BV11	Af	C	48/52/50	<b>1,01</b>	66/73/11	<b>0,63</b>	18/114/18	<b>1</b>	3124					
BV12	Af	C	66/64/20	<b>0,69</b>	79/53/18	<b>0,59</b>	24/106/20	<b>0,97</b>	1695					
BV13	Af	C	67/67/16	<b>0,66</b>	97/45/30	<b>0,61</b>	87/55/8	<b>0,47</b>	257					

**Tabla 21:** resumen de frecuencias absolutas para cada grado y valores obtenidos de los Grados Tafonómicos de cada atributo. Referencias: **Abundancias absolutas:** N° de individuos en el grado 0/grado1/grado2; **Sed** = Sedimento: L= limo, LA= limo arenoso, Af = arena fina, Am= arena media; **GTF**=Grado tafonómico para Fractura, **GTC**= Grado tafonómico para Corrosión, **GTL**= Grado tafonómico para Lustre, **δ** = densidad.

---

## **CAPÍTULO VIII: RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL**

### **Objetivos específicos:**

- Reconstruir los paleoambientes que habitaron los ensambles de moluscos en el área de estudio.

### **INTRODUCCIÓN**

Los moluscos cuaternarios continentales han sido utilizados para reconstruir distintos tipos de ambientes, desde fluviales hasta bosques de alta montaña (Roth y Reynolds, 1990; Rousseau, 1991; Magnin, 1993; Rousseau y Puisségur, 1999; Moine *et al.*, 2002; Pisút y Cejka, 2002; Sharpe y Forester, 2008; Köhler *et al.*, 2012). También, a partir del análisis de los ensambles fósiles o de los cambios de composición que sufrieron, ha sido posible determinar, tanto de manera directa como indirecta, paleotemperaturas y productividad (e.g. Rousseau, 1991; Bonadonna y Leone, 1995; Zanchetta *et al.*, 1995; Bonadonna *et al.*, 1999; De Francesco y Hassan, 2014), características hidrológicas (Pisút y Cejka, 2002) y la composición química de los cuerpos de agua que habitaban (Sharpe y Forester, 2008).

En Argentina, los estudios sobre ecología de moluscos de agua dulce han sido escasos y geográficamente puntuales. Recientemente han comenzado a desarrollarse en distintas partes del país, trabajos en los que se evalúan conjuntamente los moluscos con las variables ambientales de los hábitat que ocupan (e.g., Ciocco y Scheibler, 2008; De Francesco y Hassan, 2009; Seuffert *et al.*, 2010; Tietze y De Francesco, 2010; Tietze *et al.*, 2011, Hassan *et al.*, 2012; Seuffert y Martín, 2013), proporcionando nuevos avances sobre la utilidad de los moluscos como paleobioindicadores. La realización de análisis que relacionan cuantitativamente variables biológicas con ambientales, ha permitido que la información obtenida sobre comunidades modernas pueda ser extrapolada al registro fósil cuaternario (De Francesco, 2013), donde se encuentran representadas las mismas especies.

A pesar de la baja riqueza exhibida por especies de agua dulce, ellas pueden ser utilizadas de forma confiable como bioindicadores paleoambientales (e.g. Ciocco y

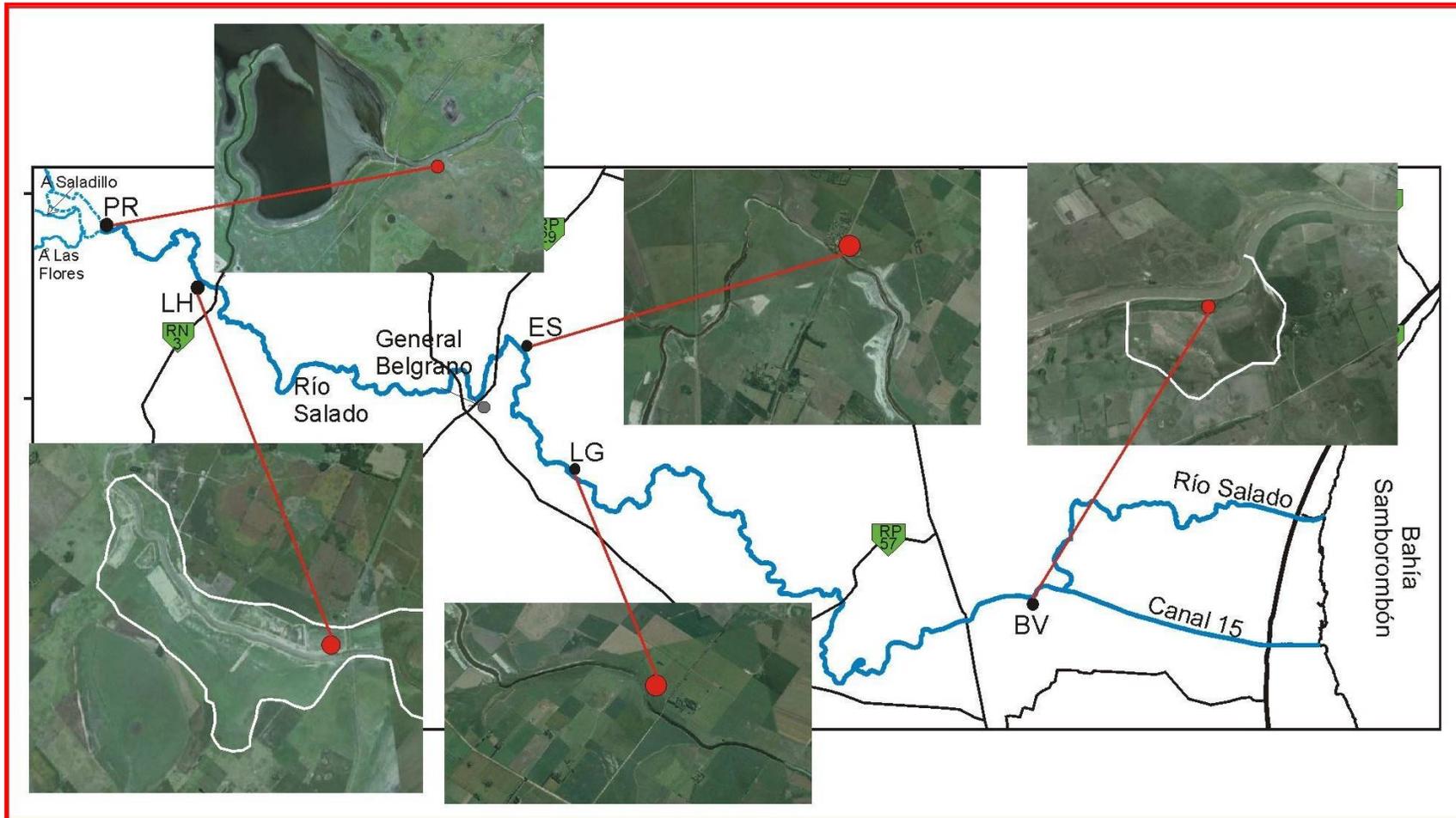
Scheibler, 2008; Sharpe y Forester, 2008; Tietze y De Francesco y 2010; Tietze *et al*, 2011). Incluso la mayoría de las especies presentan amplios rangos de tolerancia o pueden encontrarse indistintamente en diferentes cuerpos de agua, y todavía son útiles para reconocer las diferencias a escala de micro-hábitat (Tietze y De Francesco, 2010).

Durante las últimas décadas se han comenzado a incrementar los estudios que utilizan a los moluscos para reconstruir paleoambientes, en algunos casos combinados con otros *proxies* (i.e. cualquier material o elemento que sea un indicador indirecto del ambiente), como análisis de secuencias polínicas o medidas isotópicas (e.g. Bonadonna *et al.*, 1995, 1999; Prieto, *et al.*, 2004; 2014; Steffan, 2007; Martín y De Francesco, 2006; De Francesco *et al.*, 2007, 2014; Cristini y De Francesco, 2012; Bonomo *et al.*, 2013), aunque desafortunadamente no se cuenta con trabajos similares para la cuenca del río Salado.

### MATERIALES

Para lograr los objetivos de este capítulo, se seleccionaron cinco localidades teniendo en cuenta el ambiente geomorfológico. A lo largo del curso del Salado (Figura 8.1) pueden reconocerse diferentes ambientes, como albardones y planicies de inundación relacionados al río, y lagunas o paleolagunas que el curso atraviesa durante su recorrido. En base a esto se escogieron las distintas localidades. Del sector cercano a la desembocadura la localidad Ea. Buena Vista de Guerrero (BV, paleolaguna), del sector medio las localidades Puente Las Gaviotas (LG, paleolaguna) y Estación Río Salado (ES, de albardón) y, del sector superior las localidades Los Horneros (LH, paleolaguna) y Puente Romero (PR, albardón).

De cada localidad se obtuvieron testigos de: 2,65 m; 5 m; 2,55 m; 1,4 m y 2,65 m de longitud respectivamente. Estos fueron extraídos y submuestreados desde el techo hacia la base a intervalos de 5 cm, con excepción del procedente de LG el cual fue muestreado cada 10 cm. De cada nivel se analizaron 5 gramos de sedimento, el cual fue lavado y tamizado (abertura de malla de 0,5 mm), y luego secado a temperatura ambiente. Los moluscos recuperados fueron identificados a nivel de especie (siempre que fue posible) y cuantificados



**Figura 8.1:** Ubicación general e imágenes QuickBird de las localidades de donde se extrajeron los testigos continuos, en LH y BV se indica el límite de la paleolaguna. Abreviaturas: PR=Puente Romero, LH=Los Horneros, ES=Estación Río Salado, LG=Las Gaviotas y BV=Buena Vista de Guerrero.

F

## ANÁLISIS DE LOS DATOS

Se realizó un Análisis de Similitud (ANOSIM), para evaluar la existencia de variaciones temporales y espaciales en los ensambles de moluscos. La matriz original de abundancias absolutas fue transformada mediante la función  $\log(X+1)$ , la que permite equilibrar la contribución de especies, cuando hay una o dos muy abundantes, y convertida a una matriz de similitud aplicando el índice de Bray-Curtis, apropiado para datos de abundancia de especies. La matriz de similitud fue luego comparada en función de dos variables nominales (factores de agrupamiento): localidad y unidad estratigráfica.

ANOSIM es un método de permutación no paramétrica utilizado para establecer si existen diferencias entre grupos definidos *a priori*, y ha sido utilizado para testear hipótesis sobre cambios o diferencias espaciales y temporales (Chapman y Underwood, 1999). Se basa en la hipótesis nula de que, el rango promedio de similitud entre los objetos dentro de un grupo es el mismo que el rango promedio de similitud entre los objetos entre grupos (Rees *et al.*, 2004). Este análisis genera valores de R entre -1 y +1, donde un valor cercano a 0 indica que no hay diferencias entre las muestras, y el incremento hacia los valores positivos representa una mayor diferencia entre muestras (Chapman y Underwood, 1999). En los casos en que se encontraron diferencias entre grupos se realizaron *tests a posteriori* de comparación de a pares.

Se analizó el porcentaje de Similitud (SIMPER) para identificar las especies responsables de las similitudes y diferencias observadas entre los grupos, y detectar, además, la presencia de especies discriminantes de grupos (aquellas que no sólo contribuyen a la disimilaridad, sino que lo hacen entre todas las muestras de los grupos).

El análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS), fue utilizado para ordenar y visualizar la variación espacial en la composición de las especies. Este método se basa en una técnica multivariada de ordenación, la que representa en un espacio geométrico, bidimensional en el caso de este estudio, las proximidades existentes entre un conjunto de muestras basado en este caso en el índice de similitud de Bray-Curtis, a partir de datos de abundancias de especies. La bondad de ajuste es evaluada por el “*stress*” del plot. Un valor de *stress* <0,05 permitirá realizar excelentes interpretaciones

sin perspectivas de equivocaciones,  $stress < 0,1$  corresponde a buenas interpretaciones de similitud entre las muestras y  $> 0,2$  indica que no debe tenerse demasiada confianza en las interpretaciones que se realicen (Clarke, 1993).

Ambos métodos se complementan (ANOSIM y NMDS), ya que la partición de la varianza se realiza utilizando una matriz de distancias en ambos casos. Los análisis se realizaron mediante el uso del paquete estadístico “rioja” (Juggins, 2012) del programa R versión 3.0.1. (R Core Team, 2013) y el programa PRIMER versión 5 (Clarke y Gorley, 2001).

## RESULTADOS:

### Composición de los ensambles por localidad

En las cinco localidades seleccionadas se analizaron 145 muestras, en las que se identificaron 13 especies de moluscos. Seis especies correspondieron a gasterópodos de agua dulce: *Heleobia parchappii*, *Antillorbis nordestensis*, *Biomphalaria peregrina*, *Drepanotrema heloicum*, *Uncancylus concentricus* y *Pomacea canaliculata*, dos a gasterópodos terrestres: *Succinea meridionalis* y *Miradiscops brasiliensis*, y cinco a gasterópodos y bivalvos de ambientes marinos y/o estuáricos: *Heleobia australis*, *Acteocina candei*, *Tagelus plebeius*, *Anomalocardia brasiliensis* y *Olivella puelcha*. Las abundancias absolutas de las distintas especies presentes, pueden ser consultadas en los anexos A a E (páginas 150 a 157). A continuación se describen los resultados particulares para cada localidad.

#### Localidad Buena Vista de Guerrero

Es la localidad que exhibe la mayor riqueza de especies de todos los perfiles analizadas (n=10). Se recuperaron un total de 21.774 ejemplares, todos correspondientes a especies que habitan dos ambientes diferentes, **1)** *H. parchappii*, *B. peregrina*, *S. meridionalis* y *U. concentricus*, especies indicativas de ambientes de agua dulce, y **2)** *H. australis*, *A. candei*, *T. plebeius*, *A. brasiliensis* y *O. puelcha*, especies características de ambientes estuáricos o marinos. Las especies dulceacuícolas abarcan el 82,5%, siendo *H.*

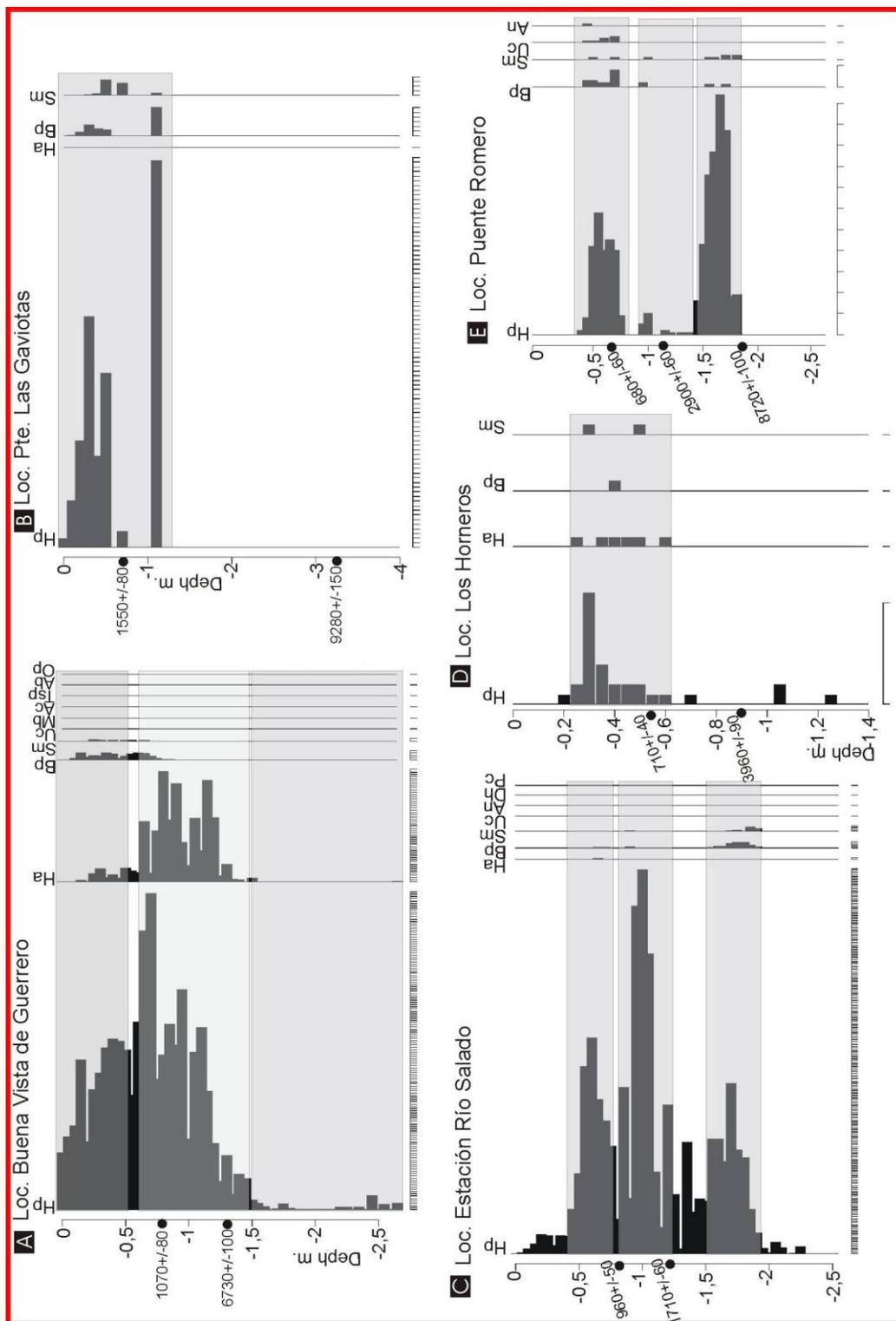
*parchappii* la especie dominante (80,6%). En cambio, las especies estuáricas representan solo el 17,5% de los cuales *H. australis* constituye el 17,3%.

Dado los cambios de abundancia de las especies encontradas, a lo largo del perfil pueden reconocerse tres sectores (Figura 8.2 A). El primero se extiende desde la base del perfil hasta los -1,55 m. Si bien no se han obtenido edades numéricas propias, estos niveles deben ser como mínimo del Holoceno Temprano ya que, en el sitio La Cascada (4 km. Aguas debajo de esta localidad), Toledo (2011) obtuvo por AMS sobre *H. parchappii* una edad de 11.580 años A.P.

Aunque el número de individuos recuperados fue bajo, se destaca la presencia de varios niveles compuestos por ensambles monoespecíficos de *H. parchappii*, en otros casos restos de esta especie aparecen juntos a *H. australis*, y hacia el techo de esta sección se suma la presencia de *S. meridionalis*.

El segundo sector comienza aproximadamente a partir de los -1,50 m y se extiende hasta los -0,65 m. Ejemplares de *H. parchappii*, recuperados de la base de este sector, fueron fechados en  $6.730 \pm 100$  años  $C^{14}$  A.P. (Mari *et al.*, 2013). Si bien *H. parchappii* es la especie más abundante en todos los ensambles, este sector se caracteriza por un incremento abrupto en el número de ejemplares de *H. australis*, que llega a un máximo a los -0,80 m. En este sector se observan los primeros registros de fauna estuárica y marina, la cual desaparece a los -0,95 m recuperándose solamente ejemplares de *H. australis*, los que disminuyen notoriamente en abundancia hacia el techo de este sector, mientras que *H. parchappii* presenta sus máximas abundancias hacia el tope.

El tercer sector, que abarca los 65 cm superiores, se caracteriza por la abundancia de especies de agua dulce, especialmente *H. parchappii*, *B. peregrina* que aumenta notoriamente su presencia y *S. meridionalis*. También se encuentran presentes algunos ejemplares de *H. australis*, aunque en muy bajo número. De este sector se obtuvo una edad de  $1.070 \pm 80$  años  $C^{14}$  A.P. a los -0.65 m.



**Figura 8.2:** Perfiles en profundidad indicando la abundancia absoluta de cada especie en las localidades analizadas. Abreviaturas Hp: *H. parchappii*, Ha: *H. australis*, Bp: *B. peregrina*, Sm: *S. meridionalis*, Uc: *U. concentricus*, Mb: *M. brasiliensis*, Pc: *P. canaliculata*, An: *A. nordestensis*, Dh: *D. heloicum*. Tp: *T. plebeius*, Ab: *A. brasiliana*, Op: *O. puelcha*, Ac: *A. candeï*. Cada división de la barra inferior representa diez individuos.

Localidad Puente Las Gaviotas

Los moluscos solo se encuentran presentes en el techo del perfil (Figura 8.2B), restringidos al último metro. *H. parchappii* es la especie más abundante (representando el 91,7 %) y además, se encuentra presente en todas las muestras. Este taxón, es seguido en abundancia por *B. peregrina* (5,1%), *S. meridionalis* (3,1%) y por *H. australis* (0,1%), esta última presente en solo un nivel del perfil. Se contaba con dos edades obtenidas previamente (Mari *et al.*, 2013):  $1.550 \pm 80$  años  $C^{14}$  A.P a los -0,70 m y  $9.280 \pm 150$  años  $C^{14}$  A.P. a los -2,20 m.

Localidad Estación Río Salado

Se recolectó un total de 24394 especímenes de ocho especies diferentes. Al igual que en las localidades anteriores (BV y LG), *H. parchappii* resultó la especie más abundante (n=23901, 97,9%) y la única presente en la totalidad de las muestras del perfil, seguida por *B. peregrina* (n=296, 1,2%), *S. meridionalis* (n=157, 0,6%), *U. concentricus* (n=19, 0,1%), *H. australis* (n=15, 0,06%), *A. nordestensis* (n=4, 0,02%), *D. heloicum* (n=1, 0,005%) y *P. canaliculata* (n=1, 0,005%).

A lo largo del perfil pudieron diferenciarse principalmente tres sectores (Figura 8.2C), que coincidieron con picos de máxima abundancia de *H. parchappii*. En el primer sector, localizado entre los -1,80 y -1,55 m, *H. parchappii* se encontró acompañada por *B. peregrina* y *S. meridionalis*, ambas especies alcanzando aquí sus picos máximos de abundancia. Además, se recuperaron ejemplares de *H. australis* en los niveles inferiores del perfil, a partir de los -2,20 m

En el segundo sector, el cual se extiende entre -1,20 y -0,85 m, *H. parchappii* alcanzó su máxima abundancia y, se obtuvieron dos edades radiocarbónicas de:  $1.710 \pm 60$  en la base y  $960 \pm 50$  años  $C^{14}$  A.P en el techo (Mari *et al.*, 2013). Por último, el sector tres se localizó entre los -0,75 y -0,45 m del perfil, y se caracterizó por la abundancia de *B. peregrina*, *S. meridionalis* y *U. concentricus*. Los únicos ejemplares de *A. nordestensis* fueron recuperados aquí.

Localidad Los Horneros

En esta localidad, solo se recuperaron 39 ejemplares pertenecientes a cuatro especies. *H. parchappii* (n =30, 76,9%), *H. australis* (n =6, 15,4%), *B. peregrina* (n =1, 2, 6%) y *S. meridionalis* (n =2, 5,1%). Los ejemplares se encontraban concentrados en los 0,60 m superiores del perfil (Figura 8.2D). A los -1,25, -1,05 y -0,70 se registraron, algunas apariciones esporádicas de uno ó dos individuos de *H. parchappii*, mientras el resto de las muestras resultaron estériles. De este perfil se obtuvieron dos edades de 3.960±90 años A.P. sobre MO a los -0,60 m y 710±40 a los -0,35 cm. (Mari *et al.*, 2013).

Localidad Puente Romero

Se recuperaron 777 ejemplares correspondientes a cinco especies. *H. parchappii* fue nuevamente la especie más abundante (n=735, 94,6%), seguida por *B. peregrina* (n=24, 3,1%), *S. meridionalis* (n =9, 1,2%), *U. concentricus* (n =8, 1,03%) y *A. nordestesis* (n =1, 0,1%).

Las muestras fosilíferas se encuentran agrupadas en tres sectores (Figura 8.1E). El primero, entre los -1,85 y -1,50 m, caracterizado por la presencia de *H. parchappii*, acompañada por *B. peregrina* y *S. meridionalis*. La base de este sector fue datada en 8.720±100 años A.P. En la segunda sección, entre -1,45 y -1,00 m, solo se ha registrado la presencia de *H. parchappii* en muy baja abundancia. Materia orgánica de un paleosuelo que se desarrolla en el techo de esta sección fue fechada en 2.900±60 años A.P.

El tercer sector se localiza entre los -0,80 y -0,45 m; los ensamblajes recuperados se encuentran formados principalmente por *H. parchappii*, *B. peregrina*, *U. concentricus*, *P. canaliculta* y *A. nordestensis*. Este sector fue datado en 680 ±60 años A.P.

**Cambios en los ensamblajes a lo largo del espacio y tiempo**

Los resultados obtenidos con ANOSIM indican que la hipótesis de no diferencia en la composición malacológica entre las localidades ( $R_{\text{total}}=0,29$ ;  $p<0,01$ ) y unidades ( $R_{\text{total}}=0,42$ ;  $p<0,01$ ) estudiadas debe ser rechazada. Los resultados obtenidos con la aplicación del análisis SIMPER para determinar la contribución de especies en las agrupaciones de

muestras se especifican en los anexos F, G y H (páginas 159 a 161), y permiten entender a qué se deben en parte las diferencias encontradas.

**Abreviaturas en esta tabla y siguientes:** BV=Loc. Buena Vista de Guerrero, LG=Las Gaviotas, ES= Estación Río Salado, LH=Los Horneros y PR=Puerto Romero.

Comparación	R estadístico	p-valor
<b>Entre Localidades</b> R total=0,29, p=0,001		
BV vs. LH	0,51	<b>0,001</b>
BV vs. ES	0,21	<b>0,001</b>
BV vs. LG	0,06	0,25
BV vs. PR	0,27	<b>0,001</b>
LH vs. ES	0,77	<b>0,001</b>
LH vs. LG	0,90	<b>0,001</b>
LH vs. PR	0,31	<b>0,003</b>
ES vs. LG	0,05	0,67
ES vs. PR	0,24	<b>0,001</b>
LG vs. PR	0,19	0,39
<b>Entre Unidades</b> R total=0,42, p=0,001		
C vs. D	0,26	<b>0,002</b>
C vs. B	0,43	<b>0,001</b>
C vs. A	0,84	<b>0,002</b>
D vs. B	0,49	<b>0,001</b>
D vs. A	1	<b>0,008</b>
B vs. A	0,083	0,23

**Tabla 22:** Resultados del análisis de similitudes (ANOSIM) y comparaciones pareadas entre localidades y unidades, datos crudos transformados log (x+1), 999 permutaciones computadas. El valor de R refleja el grado de separación de los grupos comparados en base a su composición de especies, R cercanos a 1 indican que los grupos son diferentes, mientras que si R tiene un valor cercano a 0 los grupos son similares.

Comparación	R estadístico	p-valor
<b>Localidad Buena Vista de Guerrero</b> R total=0,50, p=0,001		
C vs. D	0,44	<b>0,001</b>
C vs. B	0,65	<b>0,001</b>
D vs. B	0,6	<b>0,001</b>
<b>Localidad Las Gaviotas</b> R total=0,21, p=0,25		
<b>Localidad Estación Río Salado</b> R total=0,71, p=0,001		
<b>Localidad Los Horneros</b> R total=0,02, p=0,41		
<b>Localidad Puente Romero</b> R total=0,17, p=0,028		

**Tabla 23:** Resultados de ANOSIM de una vía en cada localidad.

Según las comparaciones pareadas (Tabla 22), la localidad Pte. Las Gaviotas resultó ser similar a Buena Vista de Guerrero ( $R_{LG-BV}=0,06$ ;  $p=0,25$ ), a Estación Río Salado ( $R_{LG-ES}=0,05$ ;  $p=0,67$ ) y a Puente Romero ( $R_{LG-PR}=0,19$ ;  $p=0,39$ ), es decir que las composiciones de los ensambles entre ellas no resultaron ser significativamente diferentes (Anexo F).

Al evaluar cada localidad en particular (Tabla 23, Anexo G), se observó que en Buena Vista de Guerrero ( $R_{total}=0,50$ ;  $p=0,001$ ), los ensambles fueron distintos no solo por su composición sino, principalmente, por las abundancias relativas de las especies. Por ejemplo, *B. peregrina* (2,80/0,89) y *S. meridionalis* (1,02/0,48) entre C y D; o *H. parchappii* (6,40/2,28), *H. australis* (3,44/0,65) y *B. peregrina* (2,80/0,09) entre C y B y una situación similar ocurre entre D y B.

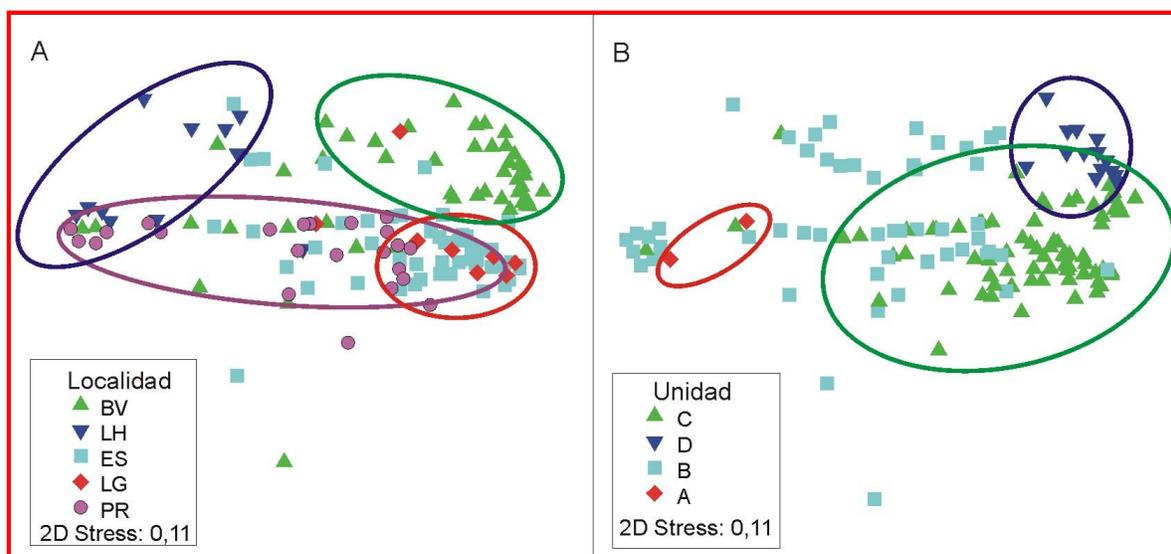
En Estación Río Salado se encontraron también diferencias ( $R_{total}=0,71$ ;  $p=0,001$ ) entre las unidades C y B. En el resto de las localidades las unidades resultaron composicionalmente homogéneas y con poca variación temporal.

Los cambios temporales sufridos en la composición de los ensambles también indicaron diferencias significativas entre las unidades litoestratigráficas, a excepción de las unidades B y A ( $R_{B-A}=0,083$ ;  $p=0,23$ ), siendo importante destacar que las máximas diferencias se encontraron entre las unidades D y A ( $R_{D-A}=1$ ; con  $p < 0,01$ ). Luego se evaluaron los cambios entre las unidades litoestratigráficas en función de las localidades (Tabla 24, Anexo H). En este caso solo se tuvieron en cuenta las unidades B y C, ya que las unidades D y A no pudieron ser comparadas por estar presentes en una sola localidad (BV y LH). La unidad B mostró ser similar en las distintas localidades ( $R_{total}=0,73$ ;  $p=0,61$ ), pero los ensambles recuperados de la unidad C en la localidad BV son distintos a los demás por la presencia de *H. australis* en BV; ocurriendo lo mismo entre ES y LH, y ES con PR, si bien en este caso, la diferencia radica en las distintas abundancias que presenta principalmente *H. parchappii* (ES/LH=5,64/1,43 y ES/PR=5,64/2,94).

Existe una baja heterogeneidad taxonómica, tanto a nivel espacial como temporal, ya que sólo una especie (*H. parchappii*) generó siempre más del 50% de la similitud dentro de los grupos (Tablas 25 y 26).

Estos resultados coinciden con los gráficos obtenidos por NMDS (Stress=0,11, Distancia de Bray-Curtis). Las muestras provenientes de las localidades Estación Río Salado y Puente Romero (Figura 8.3 A) muestran una gran dispersión, mientras que las muestras provenientes del resto de las localidades pueden ser agrupadas, lo cual indica la similitud que presentan, pero también se encuentran solapadas unas a otras.

Cuando se analizan las muestras en función de las unidades litoestratigráficas diferenciadas (Figura 8.3B), puede verse nuevamente que éstas aparecen también agrupadas, pero solapadas unas con otras. De todos modos, es posible diferenciarlas según su génesis. Las muestras que provienen de la unidad D, contienen fauna estuárica, conforman un grupo definido, mientras que las faunas de origen fluvial representadas en las unidades A, B y C, se solapan en repetidas ocasiones, compartiendo por lo tanto, mayores similitudes. Por lo expuesto, es posible observar que cuando los valores de R son mayores a 0,75 las muestras pueden ser bien individualizadas, como en el caso de Los Horneros y Pte. Las Gaviotas (R=0,90), cuando R supera a 0,50 hay superposición pero las diferencias son notorias (Buena Vista de Guerrero y Los Horneros, R=0,50), y por último, cuando R es menor a 0,25 los grupos son difícilmente individualizables como Estación Río Salado y Puente Romero (R=0,24).



**Figura 8.3:** Escalamiento Multidimensional No Métrico, **A** por Localidad y **B** por Unidad, indicadas por las diferentes rastras.

Comparación	R estadístico	p-valor
<b>Unidad B</b> R total=0,73, p=0,61		
<b>Unidad C</b> R total=0,44, p=0,001		
BV vs. LG	0,79	<b>0,001</b>
BV vs. ES	0,34	<b>0,001</b>
BV vs. LH	0,99	<b>0,001</b>
BV vs. PR	0,91	<b>0,001</b>
LG vs. ES	-0,024	0,57
LG vs. LH	0,94	0,12
LG vs. PR	0,27	0,28
ES vs. LH	0,94	<b>0,001</b>
ES vs. PR	0,44	<b>0,001</b>
LH vs. PR	0,59	0,14

Tabla 24: Resultados de ANOSIM de una vía en cada unidad estratigráfica.

Especies	AP	SP	Sim/SD	CTB%	ACM.%
<b>Localidad Buena Vista de Guerrero: similitud promedio=68,40</b>					
Hp	4,61	45,25	2,86	66,16	66,16
Ha	2,67	14,37	1,08	21,01	87,17
Bp	1,18	5,91	0,73	8,64	95,81
<b>Localidad Las Gaviotas: similitud promedio=70,06</b>					
Hp	5,12	52,82	5,85	75,39	75,39
Bp	2,07	13,49	1,20	19,25	94,64
<b>Localidad Estación Río Salado: similitud promedio=69,87</b>					
Hp	4,96	58,84	4,46	84,21	84,21
Bp	1,16	6,84	0,90	9,79	94,00
<b>Localidad Los Horneros: similitud promedio=64,31</b>					
Hp	1,09	50,81	3,52	79,02	79,02
Ha	0,35	13,49	0,8	20,98	100
<b>Localidad Puente Romero: similitud promedio=58,96</b>					
Hp	2,76	53,21	2,34	90,24	90,24

Tabla 25: Especies características que definen la similitud en cada localidad, resultados obtenidos con la rutina SIMPER. Abreviaturas: AP=abundancia promedio; SP=similitud promedio, Sim/SD: desviación estándar, CTB=contribución porcentual; ACM=porcentaje acumulativo.

Especies	AP	SP	Sim/SD	CTB%	ACM.%
<b>Unidad A: similitud promedio=77,37</b>					
Hp	0,90	77,37		100	100
<b>Unidad B: similitud promedio=55,23</b>					
Hp	2,29	49,06	2,20	88,84	88,84
Ha	0,39	3,35	0,36	6,07	94,91
<b>Unidad D: similitud promedio=78,00</b>					
Hp	5,89	41,81	8,90	53,60	53,60
Ha	4,68	29,47	3,59	37,79	91,39
<b>Unidad C: similitud promedio=72,03</b>					
Hp	5,27	57,36	4,43	79,64	79,64
Bp	1,62	8,37	1,03	11,61	91,25

Tabla 26: Especies características que definen la similitud entre unidades, resultados obtenidos con la rutina SIMPER. Abreviaturas: AP=abundancia promedio; SP=similitud promedio, Sim/SD: desviación estándar, CTB=contribución porcentual; ACM=porcentaje acumulativo.

---

## INTERPRETACIÓN PALEOAMBIENTAL

### Loc. Buena Vista de Guerrero

El sector 1 se caracteriza por presentar ensambles con muy baja diversidad y riqueza de especies. Como sucede a lo largo de este perfil, *H. parchappii* se encuentra siempre presente. Esta especie se caracteriza por vivir en ambientes con distintas características (pág. 50), tolerando distintos rangos de salinidad. Por lo tanto su presencia, ya sea exclusiva o junto a otras especies, resulta importante para conocer los ambientes que habitaban (De Francesco e Isla, 2003; De Francesco y Hassan, 2009).

En este sector se han encontrado ensambles monoespecíficos de *H. parchappii* que podrían asociarse con un ambiente de aguas de mayor conductividad, concentraciones similares han sido registradas en lagunas de agua salinas de Mendoza y San Luis (De Francesco y Hassan, 2009) y Buenos Aires (Tietze y De Francesco, 2010). Hacia el tope del sector siguen niveles donde *H. parchappii* se encuentra acompañada de escasos ejemplares de *H. australis*, y se suman ejemplares de *S. meridionalis*. La presencia de esta especie (ver hábitat pág. 58), sumada a la intensa bioturbación producida por raíces observada en los sedimentos, podría responder a zonas pantanosas poco profundas, donde por la poca circulación de agua y la alta evaporación tiende a aumentar la salinidad. El sector 2 comienza con el incremento paulatino en la abundancia de especies estuáricas, principalmente *H. australis*, *A. brasiliana*, y *T. plebeius*, junto a fauna típica de ambientes marino-litorales, tales como *A. candei* y *O. puelcha*, especies ya descritas por Aguirre (1990) en sedimentos de la misma antigüedad. La presencia de sedimento muy fino y finamente laminado dentro del cual los ejemplares de *T. plebeius* y *A. brasiliana* fueron encontrados siempre con las valvas articuladas, permite confirmar la naturaleza estuárica de este sector, es decir un ambiente protegido y de baja energía en el cual las especies que habitan en el litoral marino, que no solo son minoritarios sino que también se encuentran representados en ocasiones por restos muy fragmentarios, pudieron ser transportadas desde la zona litoral hacia el interior del estuario. *Anomalocardia brasiliana* se distribuye en la actualidad desde Carolina del Norte (EEUU) hasta Rio Grande do Sul

(Brasil) (Martinez *et al.*, 2006), pero en el Holoceno era un representante común de los depósitos litorales desarrollados en Argentina (Aguirre, 1990). En la actualidad, esta especie suele habitar enterrada en sedimentos finos, en zonas protegidas de aguas tranquilas y poco profundas (Rodrigues *et al.*, 2013) y tolera un amplio rango de salinidades (desde 10 a 49 ‰, Rodrigues *et al.*, 2010), sin embargo en zonas con salinidades bajas (menos a 10 ‰) Rodrigues *et al.* (2010) observaron una fuerte disminución en la densidad de esta especie. Además, la edad obtenida en la base de este sector ( $6730 \pm 100$  años A.P.), está en concordancia con un nivel del mar alto desarrollado durante la transgresión del Holoceno.

Los ambientes estuáricos por ser zonas transicionales, entre ambientes marinos y fluviales, son sistemas dinámicos cuya sedimentación y características hidrológicas dependen de la combinación del régimen propio del río, de las mareas y el viento. Pudiendo ocurrir una mezcla o alternancia de flora y fauna marina y continental (Palacios-Fest *et al.*, 2006). Son la suma de factores ambientales, tafonómicos (por el *time-averaging* que comprende este sector) y climáticos los que permiten explicar la aparición conjunta de especies como *H. parchappii* en muy altas abundancias, *B. peregrina*, *S. meridionalis* y *M. brasiliensis* características de ambientes de aguas dulces o asociados a ellos junto a la fauna estuárica mencionada anteriormente.

Hacia el techo del perfil (sector 3), *H. australis* presenta una abundancia baja, mientras que *H. parchappii*, representada por un alto número de ejemplares, se encuentra acompañada por *S. meridionalis* y *B. peregrina* que alcanza su máximo desarrollo en este sector.

Spaccesi y Rodrigues-Capítulo (2009) registraron en el río Samborombón (cerca de la localidad de Chascomús) la presencia conjunta de *H. australis* y *Biomphalaria* sp., en zonas que presentan altos valores de conductividad. Por lo tanto, durante los últimos 1.000 años la presencia de gasterópodos de agua dulce capaces de tolerar altas salinidades, junto a representantes terrestres asociados a entornos acuáticos (*S. meridionalis*), permitiría inferir la existencia de cuerpos de agua cercanos al curso principal con circulación restringida y vegetación acuática asociada.

Loc. Puente Las Gaviotas

Este perfil presenta casi 5 metros de potencia, obteniéndose muestras con moluscos fundamentalmente del sector cuspidal. En la parte basal, se observaron importantes niveles de yeso y cenizas volcánicas y sólo dos horizontes portadores gasterópodos (uno situado a los -1.10 m y el otro a los 0,70 m). Del primer horizonte se recuperaron ejemplares de *H. parchappii* y *B. peregrina*, y del segundo *H. parachappii* y *S. meridionalis*.

En los últimos 50 cm los ejemplares se encuentran de forma constantes, primero con ensambles compuestos por *H. parchappii*-*B. peregrina*-*S. meridionalis*, y hacia el tope se registró la presencia de *H. parchappii*, muy abundantemente, y *B. peregrina*, con muy pocos ejemplares.

A lo largo de todo este perfil pueden observarse las variaciones periódicas en el nivel de agua, primero manifestadas por capas muy conspicuas de yeso que evidencian la evaporación de grandes volúmenes de agua. Y segundo, por la aparición abrupta y sin continuidad, formando niveles específicos, de gasterópodos a lo largo del perfil, evidenciando quizás eventos de inundación repentina.

Durante los últimos 1.500 años los registros se tornan continuos, y la dominancia de especies acuáticas como *H. parchappii*, junto a *B. peregrina* y *S. meridionalis* podrían sugerir el desarrollo de cuerpos de agua con presencia de vegetación asociada.

Loc. Estación Río Salado:

En la base del perfil se distinguen ensambles muy poco diversos, conformados por *H. parchappii*, a veces como única especie, y en otras ocasiones acompañada por uno ó dos ejemplares de *S. meridionalis*, *B. peregrina* o de *H. australis*. Luego se produce un incremento en el número de ejemplares recuperados, principalmente, de *H. parchappii*, ya no se encuentran restos de *H. australis*, y *S. meridionalis* se vuelve ligeramente más abundante que *B. peregrina*.

El sector más inferior, esta integrado por un sedimento limoso con abundante carbonato de calcio y yeso, en forma de grandes rosetas. Aproximadamente a los -2,25 m,

el sedimento grada a un limo muy arcilloso, intensamente bioturbado por raíces, y que coincide con el aumento en el número de ejemplares recuperados.

La precipitación del carbonato de calcio (a modo de calcita) y luego del sulfato de calcio dihidratado, o yeso, es un fenómeno epigenético, que ocurre cuando el balance precipitación/evaporación resulta negativo, es decir cuando se produce una importante pérdida de agua por evaporación debido al aumento en las temperaturas (Xiao *et al.*, 2006; Sosa-Nájera *et al.*, 2010). Por lo tanto, estas altas concentraciones pueden asociarse a condiciones de sequía o de altas temperaturas que producen déficits de agua. Luego las condiciones se tornaron más benignas permitiendo la implantación de vegetación y un ambiente de tipo pantanoso.

A lo largo del perfil, la composición de los ensambles se mantiene estable, registrándose siempre la presencia de *H. parchappii*, especie que en determinados sitios y debido a su abundancia, forma niveles muy notorios de aproximadamente 3 ó 4 cm de espesor, y mayormente monoespecíficos (entre -1,80 a -1,60; -1,05 a -0,95; -0,70 a -0,55). En la actualidad es posible observar, luego de un evento de crecida debido a altas precipitaciones, la acumulación de depósitos similares en la ribera del río, con abundantes conchillas y vegetación, los que quedan expuestos al retirarse el agua. Por esta razón, estos horizontes podrían asociarse a momentos de excedentes hídricos importantes.

Estos pulsos de alta acumulación de conchas, están seguidos por otros en los que los ensambles presentan menor densidad. La malacofauna está representada por *B. peregrina*, *S. meridionalis*, *D. heloicum*, *U. concentricus* y *A. nordestensis*. Por lo tanto, y si bien los albardones son producto de la acumulación fluvial en periodos de inundación y por ende de alta energía, las condiciones ambientales del medio (temperatura del agua, períodos más prolongados de inundación, condiciones locales de acumulación, presencia de vegetación, entre otras), propiciarían que algunos de estos eventos de inundación provoquen una acumulación de restos orgánicos mucho más densa que otros.

#### Loc. Los Horneros

Los escasos ejemplares recuperados se encuentran en la transición entre las unidades B y C. Los sedimentos del techo de la unidad B, de más de 3.900 años A.P., presentan una alta bioturbación, y de allí se han recuperado escasos ejemplares de *H. parchappii*. Luego se destaca la presencia de un paleosuelo, del cual se recuperaron tanto ejemplares de *H. parchappii* como de *H. australis*.

El testigo contínuo, de donde se tomaron las muestras, fue extraído del sector periférico de una paleolaguna, por lo cual el nivel de acumulación de material sedimentario es menor que en el centro de la cubeta. Quirós (2005) ha determinado que la permanencia de agua y salinidad de las lagunas pampeanas son características altamente variables, y que particularmente aquellas que se encuentran ubicadas en la pampa “plana”, pueden ser consideradas como lagos salinos o subsalinos por la gran cantidad de sólidos que presentan; por lo tanto, esta característica podría explicar la presencia de especies que soportan aguas de mayor salinidad.

#### Loc. Puente Romero

Las muestras provenientes tanto de la base como del techo resultaron estériles, y los ensambles fueron recuperados de la zona media de este perfil.

En el primer sector, los moluscos más antiguos presentan una edad de 8700 años, se encontraron ensambles formados por restos de *H. parchappii* con abundancias fluctuantes (entre 16 y más de 100 individuos) y ocasionalmente por *S. meridionali*, que podrían representar un ambiente pantanoso de planicie de inundación.

En el segundo sector solo se encontraron uno ó dos (excepcionalmente 5 y 10 en las muestras del tope) ejemplares, exclusivamente de *H. parchappii*, lo que permitiría indicar condiciones de mayor salinidad en el agua dadas, quizás, por una aumento en la temperatura.

Por último, en el tercer sector, a *H. parchappii* y *B. peregrina* se suman *U. concentricus*, *A. nordestensis* y *P. canaliculata*, pudiendo indicar, el desarrollo de un ambiente de aguas tranquilas con abundante vegetación (ver capítulo V donde se detalla el hábitat particular de cada una).

## EVOLUCIÓN PALEOAMBIENTAL

Los ensambles continentales más diversos y abundantes se concentran en el techo de los perfiles analizados (Figura 8.4), los sedimentos que los contienen fueron depositados durante el Holoceno Tardío, y van decreciendo a medida que aumenta la edad de los depósitos (Pleistoceno- Holoceno Medio).

Durante el Pleistoceno Tardío–Holoceno Temprano (>7.000 ka A.P.) los ensambles se caracterizan por su baja diversidad, tanto en la localidades Pte. Las Gaviotas y parte de Estación Río Salado resultaron completamente estériles, y se relacionaron siempre a una alta concentración de depósitos evaporíticos epigenéticos (yeso y carbonato de calcio). Cuando pudieron recuperarse restos de moluscos (Buena Vista de Guerrero, Puente Romero y Los Horneros) ellos pertenecieron principalmente a *H. parchappii* y, en menor medida, a *S. meridionalis*. Sedimentos de la misma antigüedad analizados por Steffan *et al.* (2014) presentan también un registro muy poco diverso, donde *S. meridionalis* es la especie dominante.

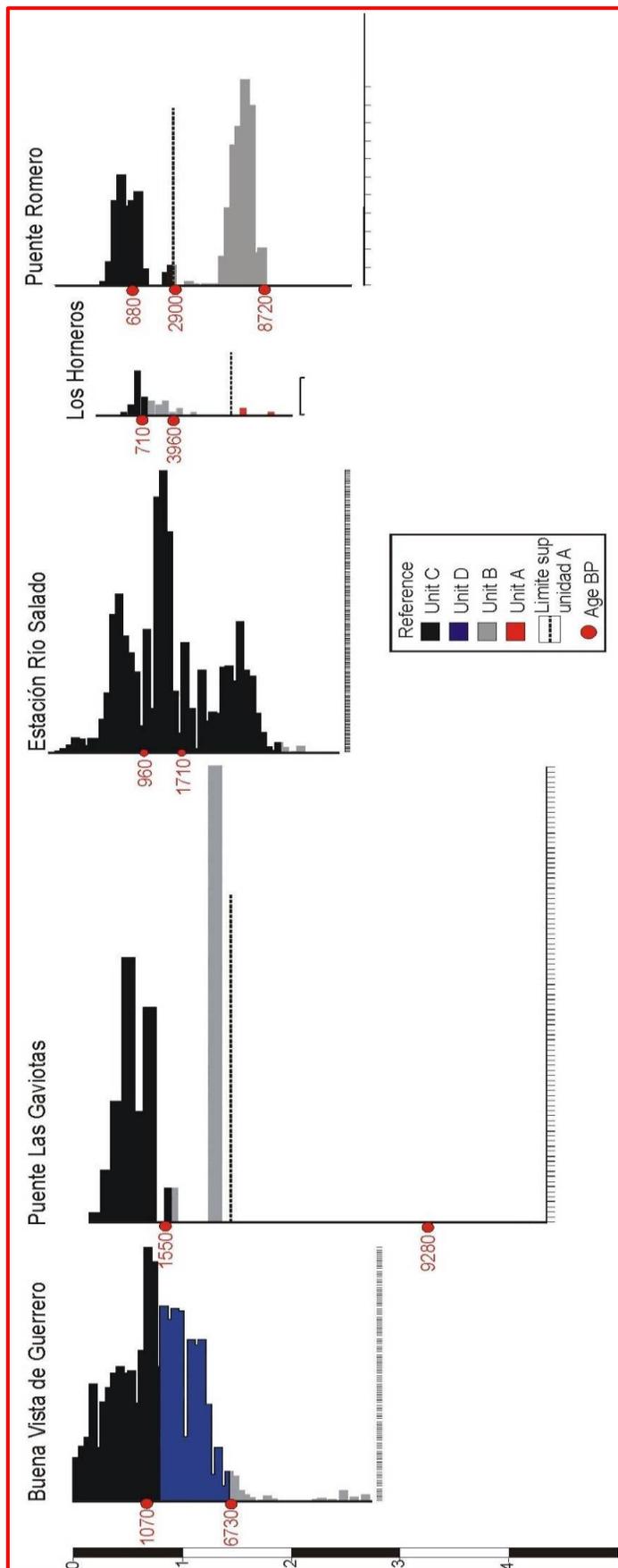
Durante el Holoceno Medio, entre los 7.000 – *ca* 4.000 ka. A.P., si bien los sedimentos resultaron fértiles en todas las localidades, los ensambles más antiguos recuperados presentan baja diversidad. En las paleolagunas constituyen acumulaciones monoespecíficas de *H. parchappii* en BV, o de *H. parchappii* – *H. australis* en LH, mientras que en PR y LG se encontraron *H. parchappii* y *S. meridionalis*. Esta baja diversidad podría responder a ambientes de poca estabilidad y alta salinidad. De Francesco *et al.* (2014), también encontraron una baja diversidad en los sedimentos depositados durante el Holoceno Medio en las lagunas pampeanas, registrando allí únicamente la presencia de *H. parchappii* y de *S. meridionalis*.

De manera particular en la localidad Buena Vista de Guerrero, a partir de los *ca* 6.000 años A.P., se produce un aumento de la riqueza específica, producto de la mezcla y el *time-averaging* de especies que responden a dos ambientes diferentes. Por un lado, las especies estuáricas depositadas durante el máximo transgresivo en la cuenca, y por el otro

las especies de agua dulce. Estos ensamblados (pertenecientes a la unidad D) conforman un grupo claramente diferenciable del resto de las unidades.

Durante el Holoceno Tardío (últimos 3.000 años aproximadamente) se produjo la mayor abundancia y diversidad de gasterópodos dulceacuícolas. La combinación de *H. parchappii* y *H. australis* se encontró presente nuevamente en las localidades Buena Vista de Guerrero y Los Horneros, es decir en los ambientes deprimidos ocupados por agua durante las inundaciones, pero que rápidamente se desecan o encharcan, aumentando la salinidad del agua.

En el resto de las localidades analizadas, *H. parchappii* se encuentra asociada principalmente a *B. peregrina*, la que alcanza su máxima abundancia, y a otras especies tales como *U. concentricus* o *P. canaliculata*, las que se encuentran asociadas a ambientes de baja energía y con vegetación. En Estación Río Salado, donde los sedimentos más modernos presentan mayor potencia, han podido ser individualizados niveles con una muy alta densidad de individuos, los cuales podrían estar asociados a eventos de inundaciones.



**Figura 8.4:** Perfiles en profundidad indicando las abundancia totales de las especie en las localidades analizadas, los colores de rastras indican las distintas unidades litológicas. Cada división de la barra inferior representa diez individuos.

## INTERPRETACIÓN PALEOCLIMÁTICA

La reconstrucción paleoclimática del área de estudio se realizó tomando como referencia las diferentes unidades litológicas diferenciadas, las cuales fueron acotadas cronológicamente. Las unidades reconocidas y los ensambles de moluscos recuperados de ellas, permiten realizar una serie de aproximaciones paleoclimáticas.

**Unidad A** (Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano): los restos de moluscos recuperados de esta unidad han sido escasos y se caracterizan por la baja abundancia y diversidad de individuos. Las especies presentes, *H. parchappii* y *H. australis* (esta última en las localidades BV y LG), son indicativas de ambientes de mayor salinidad que los dulceaquícolas típicos; además se han registrado solamente 1 o 2 individuos pertenecientes a *B. peregrina* y *S. meridionalis*, por lo tanto no son abundantes las especies asociadas a vegetación o a cuerpos de agua dulce vegetados.

Estos ambientes, de mayor salinidad y escasa vegetación, podrían ser indicativos de un clima principalmente seco, con poca disponibilidad de agua y escasa vegetación asociada al curso de agua.

Las edades obtenidas coinciden con el último avance glacial (13 -11 ka AP), y las condiciones subhúmedas secas a semiáridas se asociarían a un clima más continental debido a un nivel de mar bajo. Características climáticas similares han sido registradas en otras localidades de la región Pampeana (Iriondo y Garcia, 1993; Quattrochio *et al.*, 2008; Tonello y Prieto, 2010) e incluso inferidas por Prado *et al.* (2013) sobre restos de vertebrados encontrados en la cuenca del río Salado.

**Unidad B** (Holoceno Medio): en este período aumentan los moluscos presentes, tanto por el número de ejemplares como de especies recuperadas. Se han registrado especies como *L. viator* y *M. brasiliensis* junto a un incremento importante de *S. meridionalis* y *B. peregrina* lo cual, sumado a la intensa bioturbación producida por raíces que presentan los sedimentos, permite inferir la presencia de vegetación asociada al curso de agua, y también un mejoramiento climático con respecto al período anterior. Para este intervalo se reconoce un clima de tipo subtropical húmedo, con aumento en la dinámica

fluvial, relacionado al desplazamiento de masas de aire tropical con el aumento de temperatura y humedad (Iriondo y Garcia, 1993; Quattrochio *et al.*, 2008).

El Hypsitermal u Óptimo Climático comienza en torno a 7 ka A.P. y se extiende hasta los 4 ka (Thompson, 2000) durante el Holoceno Medio, la máxima altura alcanzada por el mar en la región pampeana fue de alrededor de 3 ó 4 m s.n.m. (Isla y Espinosa, 1998; Fucks *et al.*, 2010, entre otros).

Las evidencias de esta transgresión marina, en el área de estudio, pueden verse en las localidades La Postrera y Buena Vista de Guerrero donde se observan los sedimentos de la **Unidad D**, de la cual se han recuperado ejemplares de moluscos de hábitos estuáricos e incluso *A. brasiliiana*, una especie considerada de agua cálidas, que en la actualidad presenta su distribución más austral en las costas de Brasil.

También, durante el Holoceno Medio, ocurrió un importante evento de pedogénesis (entre *ca.* 5.000-3.000 años AP). La presencia del paleosuelo La Pelada es reconocible en sectores bajos (localidades TB, LH y PR) y evidenciaría un momento de estabilidad del paisaje. Al analizar los registros polínicos de los depósitos en la desembocadura del río Salado, Vilanova y Prieto (2012) identificaron para este período (*ca.* 4.300 años A.P.) una disminución en las condiciones estuáricas para este sector ocasionada por el descenso del nivel del mar, lo que habría permitido la estabilización y desarrollo del paleosuelo aguas arriba.

**Unidad C** (Holoceno Tardío): es posible reconocer distintos eventos de inundación, donde los restos de conchas se encuentran formando niveles altamente densos. Por lo tanto podría atribuirse a este período un clima similar al actual con fluctuaciones periódicas en el caudal de agua, producto de la alternancia de periodos secos y húmedos.

Estos niveles, que presentan tres o cuatro centímetros de potencia, son interpretados como eventos de acumulación producidos por una inundación, luego las conchas disminuye rápidamente y se encuentran dispersas en el sedimento. Estas capas se vuelven más abundantes en los últimos 1.700 años A.P., identificándose en las localidades Buena Vista y Estación Río Salado al menos cuatro de ellas. En Las Gaviotas, Los Horneros, Ea. La Cincuenta y en Estación Río Salado existe un nivel (*circa* 680 a 960

años AP) claramente identificable por la presencia de ejemplares de *P. canaliculata*, los que podrían representar otro momento de cambio drástico de caudal.

Por lo tanto, durante este periodo y principalmente a partir de los últimos 1.700 años, las condiciones climáticas habrían sido similares a las actuales, es decir, templado húmedas, y las secas e inundaciones que afectan hoy el área habrían estado ocurriendo desde al menos este período.

Hasta el momento, no se ha planteado ningún esquema paleoclimático para la zona de estudio basado en los sedimentos fluviales o en los fósiles que contienen, por lo tanto las inferencias realizadas brindan una primera aproximación a las fluctuaciones climáticas ocurridas durante el Pleistoceno Tardío-Holoceno, que deberán ser comparadas posteriormente con otros *proxies* para corroborar y complementar la información aquí brindada.

---

## CAPITULO IX: CONCLUSIONES FINALES

1. Los moluscos se registran en las barrancas del río Salado desde el Pleistoceno Tardío, estando representados en cuatro unidades litológicas, tres de origen fluvial y una marina.
2. Se registró por primera vez la presencia de *Lymnaea viator* en sedimentos del Holoceno Medio de la provincia de Buenos Aires ampliándose así su biocrón conocido; mientras que *D. heloicum* se registra por primera vez en el Holoceno de nuestro país. También, se extiende el rango geográfico de *A. nordestensis* y "*S. marmorata*" durante el Cuaternario.
3. *H parchappii* ocupa un papel protagónico, y en todos los ensambles estudiados resultó la especie dominante, en todas las localidades y unidades litoestratigráficas reconocidas. La estructura de los ensambles cuaternarios considerados de baja heterogeneidad taxonómica, se encuentra fuertemente influenciada por la alta dominancia que presenta esta especie. Los cambios de densidades y su preservación, en general muy buena, permiten realizar interpretaciones paleoambientales confiables a partir de sus ejemplares recuperados. Además, dada su importancia, tanto en los ecosistemas actuales como en los sedimentos cuaternarios, resulta una fuente confiable como bioindicador ambiental en el área de estudio.

4. Los ensambles presentaron variaciones tanto a nivel espacial como temporal, debidas fundamentalmente a cambios en la composición o a modificaciones en las abundancias relativas de las especies.
5. Los ensambles recuperados de la unidad A (Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano, entre 13 y 11 ka. A.P.) se encuentran compuestos por escasos restos de moluscos y se caracterizan por su baja riqueza específica y abundancia, registrándose en numerosas ocasiones la presencia de sólo una especie.
6. El registro de moluscos en el área se vuelve más constante y con mayor diversidad a partir del Holoceno Medio, momento en el que aumenta la riqueza específica por la aparición de *M. brasiliensis* y de *L. viator*, junto a un incremento importante de *S. meridionalis* y *B. peregrina*. Los ensambles encontrados en la unidad B presentan máximos valores de diversidad, y una alta similitud composicional en las distintas localidades analizadas.
7. Durante el Holoceno Medio se acumularon los depósitos de la última ingresión marina (MIS 1) denominada aquí unidad D, con edades de entre los 5.300 y 6.300 años A.P. Los ensambles recuperados se destacan por exhibir la mayor riqueza específica, ya que se reúnen especies que presentan distintos requerimientos ambientales en los mismos depósitos debido a la acumulación en un mismo sitio de generaciones de diferentes ensambles que van cambiando en el tiempo a medida que el ambiente modificaba sus características, principalmente por el avance y retroceso del mar.

8. Ha sido registrado en el área un importante evento de pedogénesis (entre *ca.* 5.000-3.000 años AP), representado por la presencia del paleosuelo La Pelada, reconocido en zonas de paleolagunas (localidades TB, LH y PR) y evidenciaría un momento de estabilidad del paisaje.
  
9. Los ensambles recuperados de sedimentos del Holoceno Tardío presentan una alta riqueza de especies de agua dulce, terrestres y de hábitos anfibios, mostrando algunas diferencias entre las localidades analizadas. En la unidad C se han identificado distintos episodios de inundación reconocidos por la presencia de niveles con alta densidades de conchas, principalmente, de *H. parchappii* que muestran evidencias de buena preservación, y que se vuelven más frecuentes a partir de los últimos 1.700 años A.P. Además, a los *ca* 680 a 960 años AP se reconoció la presencia de un nivel con ejemplares de *P. canaliculata* que podrían representar otro momento de cambio drástico de caudal.
  
10. Los eventos de sequías e inundaciones que afectan en la actualidad a la zona de influencia del río Salado habrían ocurrido al menos durante el Holoceno Tardío, ya que los diferentes niveles observados en algunas localidades podrían ser evidencia de estos episodios.

## BIBLIOGRAFÍA

Aguirre, M.L. 1990. Asociaciones de Moluscos bentónicos marinos del Cuaternario tardío en el noreste bonaerense. *Ameghiniana*, 27 (1-2): 161-177.

Aguirre, M.L. y Farinati, E. 1999. Taphonomic processes affecting late Quaternary molluscs along the coastal area of Buenos Aires Province (Argentina, Southwestern Atlantic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 283-304.

Aguirre, M.L. y Farinati, E.A. 2000. Aspectos sistemáticos, de distribución paleoambientales de *Littoridina australis* (d'Orbigny, 1835) (Mesogastropoda) en el Cuaternario marino de Argentina (Sudamerica). *Geobios*, 33 (5): 569-597.

Aguirre, M.L., Miquel, S.E., González, C.A., Kröhling, D., Zucol, A.F., Brea, M., Eastoe, C. 2011. Malacofauna continental holocena y paleoambientes en Villa Valle María (Diamante, Entre Ríos, Argentina). *Geobios*, 44:1–17.

Ameghino, F. 1886. Las secas y las inundaciones en la provincia de Buenos Aires: Obras de retención y no de desagüe La Plata: Ministerios de Asuntos Agrarios de la provincia de Buenos Aires, 2 Edición, 66p.

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los Mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias*, VI. Córdoba.

Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26: 32–46.

Apóstolo, N.M. 2005 Caracteres anatómicos de la vegetación costera del Río Salado (Noroeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 40(3-4): 215-227.

Bambach, R.K. y Bennington, J.B. 1996. Do communities evolve? A major question in evolutionary paleoecology? En: D. Jablonski, D.H. Erwin, J.H. Lipps (Eds) *Evolutionary paleobiology*. University of Chicago Press. 123-160 pp.

Bardají, T. y Zazo, C. 2009. El Cuaternario: un “nuevo” periodo en la escala geocronológica global. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 17(1): 37-43.

Barredo, S.P. y Stinco, L.P. 2010. Geodinámica de las cuencas sedimentarias: su importancia en la localización de sistemas petroleros en la Argentina. *Petrotecnia*: 48-68.

Behrensmeier, A.K. y Kidwell, S.M., 1985. Taphonomy's contribution to paleobiology. *Paleobiology*, 63 (1/3): 105-119.

Behrensmeier, A.K., Kidwell, S.M. y Gastaldo, R.A. 2000. Taphonomy and Paleobiology. *Paleobiology*, 26(4): 103-144.

Best, M.M.R. y Kidwell, S.M. 2000. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. I. Environmental variation in shell condition. *Paleobiology*, 26(1): 80–102.

Blasi, A., Prieto, A.R., Fucks, E. y Figini, A. 2009. Análisis de las nomenclaturas y de los esquemas estratigráficos del Pleistoceno tardío-Holoceno en la cuenca del río Luján, Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 46 (2): 373-390.

Blasi, A.M., Castiñeira, C., del Puerto, L., Prieto, A.R., Fucks, E., De Francesco, C.G., Hanson, P.R., García Rodríguez, F., Huarte, R., Carbonari, J. y Young, A.R. 2010. Paleoambientes de la cuenca media del río Luján (Buenos Aires, Argentina) durante el último período glacial (EIO 4-2). *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 17: 85–111.

Bonadonna, F.P., Leone, G. 1995. Paleoclimatological reconstruction using stable isotopic data on continental molluscs from Valle di Castiglione, Roma, Italy. *The Holocene*, 5 (4): 461-469.

Bonadonna, F.P., Leone, G., Zanchetta, G. 1995. Composición isotópica de los fósiles de gasterópodos continentales de la provincia de Buenos Aires. Indicaciones paleoclimáticas. En: Alberdi, M.T., Leone, G., Tonni, E.P. (Eds.), *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de Años*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, pp. 75–104.

Bonadonna, F. P, Leone, G. y Zanchetta, G.1999. Stable isotope analyses on the last 30 ka molluscan fauna from Pampa grassland, Bonaerense region, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 153: 289–308.

Bonomo, M., Leon, D.C., Osterrieth, M., Steffan, P. y Borrelli, N. 2013. Paleoenvironmental studies of Alfar archaeological site (mid-Holocene; Southeastern Pampas of Argentina): Silicophytoliths, gastropods and Archaeofauna. *Quaternary International*, 287: 34-46.

Borcard, D., Gillet, F. y Legendre, P. 2011. *Numerical Ecology* with R. Springer, New York, 306 pp.

Bouchet, P. y Rocroi, J.-P. 2005. Classification and Nomenclator of Gastropod Families. *Malacologia*, 47 (1-2), 397 pp.

Brandt, D.S. 1989. Taphonomic Grades as a classification for fossiliferous assemblages and implications for paleoecology. *Palaios*, 4 (4): 303-309.

Brandizi, L. D. y Labraga, J. C. 2012. Calibración del modelo hidrológico SWAT en la cuenca del Río Salado, Provincia de Buenos Aires. XI Congreso de Meteorología, CONGREGMET XI, Mendoza.

Bravard, A. 1857. Observaciones geológicas sobre diferentes terrenos de transporte en la hoya del Plata. Biblioteca diario La Prensa, Imprenta y Literatura Bernheim, 113: 80 pp. Buenos Aires.

Bravo Núñez, E. 1991. Sobre la cuantificación de la diversidad biológica. *Hidrobiológica*, 1(1): 87-93.

Brenchley, P.J. y Harper, D.A.T. 1998. *Palaeoecology: Ecosystems, environments and evolution*. Chapman & Hall, London. 402 pp.

Brett, C.E., y Baird, G.C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*, 1: 207-227.

Bridgland, D.R. y Maddy, D. 2002. Global correlation of long Quaternary fluvial sequences: a review of baseline knowledge and possible methods and criteria for establishing a database. *Netherlands Journal of Geosciences / Geologie en Mijnbouw*, 81: 265-281.

Briggs, D.J., Gilbertson, D.D. y Harris, A.L. 1990. Molluscan taphonomy in a braided river environment and its implications for studies of Quaternary cold-stage river deposits. *Journal of Biogeography*, 17 (6): 623-637.

Camacho, H.H. 1967. Fascículo III. Invertebrados. En: A.B. Borrello (Ed.), *Paleontografía Bonaerense*. Comisión de Investigación Científica (Buenos Aires), La Plata, 159 p.

Cárdenas, J. y Gordillo, S. 2009. Paleoenvironmental interpretation of late Quaternary molluscan assemblages from southern South America: A taphonomic comparison between the Strait of Magellan and the Beagle Channel. *Andean Geology*, 36 (1): 81-93.

Canepuccia, A.D., Escapa, M., Daleo, P., Alberti, J., Botto, F. e Iribarne, O.O. 2007. Positive interactions of the smooth cordgrass *Spartina alterniflora* on the mud snail *Heleobia australis*, in southwestern Atlantic salt marshes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 353: 180–190.

Canevari, P., Bianco, D.E., Bucher, E., Castro, G. y Davidson, I. 1999. Los humedales de la Argentina. Clasificación, situación actual, conservación y legislación. *Wetlands Internacional*. Publicación N° 46. 2ª edición. Buenos Aires, Argentina.

Castellanos, Z. A. y Fernández, D. 1976. Mollusca, Gasteropoda, Ampullariidae. En Ringuelet, R. (Ed.), *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. Buenos Aires 15 (1): 5-33.

Castellanos, Z. A. y Landoni, N. 1981. La Familia Lymnaeidae en la República Argentina. En Ringuelet, R. (Ed.), *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. Buenos Aires 15 (5): 55-82.

Cazzaniga, N. 2011. Notas autoecológicas sobre *Heleobia parchappii*. En: Cazzaniga, N.J. (Ed.). *El género Heleobia (Caenogastropoda: Cochliopidae) en América del Sur*. *Amici Molluscarum*, Número especial: 26-28.

Chapman, M.G. y Underwood, A. J. 1999. Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM tests. *Marine Ecology Progress series*, 180: 257-265.

Cherns, L., Wheeley, J.R. y Wright, V.P. 2008. Taphonomic windows and molluscan preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 270: 220–229.

Chiozza, E. y González Van Domselaar, Z. 1958 *Clima*. En: *La Argentina*. *Suma de Geografía*. Buenos Aires, Pauser, Tomo II, Cap. I, 183 pp.

Ciocco, N.F. y Scheibler, E.E. 2008. Malacofauna of the littoral benthos of a saline lake in southern Mendoza, Argentina. *Fundamental and Applied Limnology*, 172(2): 87–98.

Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.

Clarke, K. R. y Gorley., R.N. 2001. PRIMER v5: User Manual Tutorial, Primer-e, Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK.

Cohen, A.S. 1989. The taphonomy of gastropod shell accumulations in large lakes: an example from Lake Tanganyika, Africa. *Paleobiology*, 15 (1): 26-45.

Colley, E. 2013. Taxonomía, macroecología e Ecología de Gastropoda terrestre (Mollusca, Orthogastropoda) do Estado do Paraná, Brasil. Universidad Federal de Paraná. Curitiba, Brazil. Tesis inédita, 158 pp.

Corrales Zarauza, I., J. Rosell Sanuy, L. M. Sánchez de la Torre, J. A. Vera Torres, y L. Vilas Minondo. 1977. Estratigrafía. Editorial Rueda, Madrid, 718 p.

Cowie, R.H. 2005. The golden apple snail: *Pomacea* species including *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) (Gastropoda: Ampullariidae). Diagnostic standard. Report to Plant Health Australia, 38 pp.

Cristini, P.A. y De Francesco, C.G. 2012. Análisis tafonómico de moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento en la laguna Nahuel Rucá (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana*, 49 (4): 594 – 605.

Cuezzo, M.G. 1990. Gasterópodos pleistocénicos de la provincia de Tucumán. V Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas 1: 199-204. Tucumán.

Cummins, R.H. 1994. Taphonomic processes in modern freshwater molluscan death assemblages: Implications for the freshwater fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 108 (1-2): 55-73.

Cutler, A.H. 1995. Taphonomic implications of shell surface textures in Bahia la Choya, northern Gulf of California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114: 219-240.

Dangavs, N. 2005. Los ambientes acuáticos de la provincia de Buenos Aires. En de Barrio, R., Etcheverry, R., Caballé, M. y Llambías, E. (eds.) 16º Congreso Geológico Argentino, Relatorio 13: 219-236, La Plata.

Dangavs, N., 2009. Los paleoambientes Cuaternarios del arroyo La Horqueta, Chascomús, provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 64 (2): 249-262.

Dangavs, N. y Blasi, A. 1992. Formación Lobos, nueva unidad estratigráfica en la cuenca del río Salado, Provincia de Buenos Aires. III Jornadas Geológicas Bonaerenses, Actas: 17-23.

Dangavs, N. y Blasi, A. 2002. Los depósitos de yeso intrasedimentario del arroyo El Siasgo, partidos de Monte y General Paz, provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 57 (3): 315-327.

Dangavs, N. y Blasi, A. 2003. El Miembro Lobos de la Formación Luján: Cambio de rango de la Fm. Lobos, unidad estratigráfica del Pleistoceno superior de la cuenca del río Salado de la provincia de Buenos Aires. II Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología, Actas: 75-86. San Miguel de Tucumán.

Dangavs, N.V. y Pierrard, L.R. 2013. Paleolimnología de la laguna del Monte, San Miguel del Monte, provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 70 (1): 128-143.

Dangavs, N. y Reynaldi, J. 2008. Paleolimnología de la laguna Cerrillo del Medio, Monte, provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 63 (1): 29-42.

Dangavs, N., Pierrard, L. y Reynaldi, J. 2003. Paleolimnología del río Salado entre los meridianos de 58o y 60o, provincia de Buenos Aires. 2º Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología, Actas: 75-86, San Miguel de Tucumán.

Darrigan, G. y Lagreca, M. 2005. Moluscos litorales del estuario del Río de la Plata – Argentina. Serie Técnica y Didáctica nº 8. ProBiota: 41 pp. La Plata.

Darwin, Ch. 1846. *Geological observations on South America*. 279 pp. London.

De Francesco, C. G. 2002. Significado paleobiológico y paleoambiental de las concentraciones holocenas de *Heleobia* (Gastropoda) presentes en el sudeste de la provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Inédito.

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

De Francesco, C.G. 2013. Freshwater Mollusks. En Elias S.A. (Ed.), *The Encyclopedia of Quaternary Science*, 3: 281-291.

De Francesco, C.G. y Zárata, M.A., 1999, Análisis tafonómico de *Littoridina* Souleyet, 1852 (Gastropoda: Hydrobiidae) en perfiles holocenos del río Quequén Grande (provincia de Buenos Aires): significado paleobiológico y paleoambiental: *Ameghiniana* 36: 297– 310.

De Francesco, C.G. e Isla, F.I., 2003, Distribution and abundance of Hydrobiid snails in a mixed estuary and a coastal lagoon, Argentina: *Estuaries*, 26 (3): 790–797.

De Francesco, C.G. y Dieguez, S. 2006. Paleoambientes del Cuaternario Tardío del sur de Mendoza: estado del conocimiento, problemas y perspectivas. *Anales de Arqueología y Etnología*, Volúmen especial 61: 69-80.

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

De Francesco, C.G. y Blasi, A.M. 2012. Re-descripción y significado paleoambiental de *Heleobia ameghini* (Doering, 1884) (Gastropoda: Rissooidea) en el Pleistoceno tardío de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 49 (1): 17 – 25.

De Francesco, C.G., Hassan, G.S. 2014. Stable isotope composition of freshwater Mollusk shells from central-western Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*, 16(2): 213-224.

De Francesco, C., Zárate, M. y Miquel S. 2007. Late Pleistocene mollusc assemblages and inferred paleoenvironments from the Andean piedmont of Mendoza, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 251: 461-469.

De Francesco, C.G., Tietze, E. y Cristini, A.P. 2014. Mollusk successions of Holocene shallow-lake deposits from the southeastern Pampa plain, Argentina. *Palaios*, 28: 851-862.

Deis, E., Sidoti, L., Cuervo, P., Marchesi, V., Imbesi, G., Gómez Rueda, L. y Mera y Sierra, R. L. 2008. Caracterización ambiental de sitios *Limnaea viatrix* en la provincia de Mendoza, Argentina. XXVII Jornadas de actualización en Ciencias Veterinarias, Villa Giardino, Córdoba.

Deschamps, J.R., Otero, O. y Tonni, E.P. 2003. Cambios climáticos en la pampa bonaerense: las precipitaciones desde los siglos XVII al XX. Documento de Trabajo Nº 109. Universidad de Belgrano.

Díaz, R.A. y Mormeneo, I. 2002. Zonificación del clima en la región Pampeana mediante el análisis de conglomerados por consenso. *Revista Argentina de Agrometeorología*, 2 (2): 125-131.

Dillon Jr, R.T. 2004. *The Ecology of Freshwater Molluscs*. Cambridge University Press.

Dillon, C. y Rabassa, J. 1985. Miembro La Chumbeada, Formación Luján (Pleistoceno, provincia de Buenos Aires): Una nueva unidad estratigráfica del valle del Río Salado. I Jornadas Geológicas Bonaerenses. Resúmenes: 27. Tandil.

Dodd, J.R y Stanton, R.J. 1981. *Paleoecology, Concepts and Applications*. John Wiley & Sons (Ed.), New York, 559 pp.

Doering, A. 1882. Informe oficial de la Comisión científica agregada al Estado mayor general de la expedición al Río Negro (Patagonia), 3º parte, Geología.

Doering, A. 1884a. Estudios hidrognósticos y perforaciones artesianas en la República Argentina. *Boletín Academia Nacional de Ciencias*, VI-3: 259-340. Córdoba.

Doering, A. 1884b. Informe sobre un sedimento lacustre fosilífero encontrado en la perforación del Desaguadero (Ferrocarril Andino). *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 18: 5- 25.

d'Orbigny, A. 1842. *Voyage dans l'Amérique meridional*, III, Geologie, Paris.

Dos Santos, SB., 2003. Estado actual do conhecimento dos ancilídeos na América do Sul (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata: Basommatophora). *Revista de Biología Tropical*, 51 (3): 191-224.

Doyle, P. 1996. *Understanding Fossils. An introduction to Invertebrate Paleontology*. Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore, Editorial: John Wiley & Sons, 409pp.

Efremov I. A. 1940. Taphonomy: a new branch of paleontology. *Pan American Geology*, 74: 81-93.

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

Estebenet, A.L. 1995. Food and feeding in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Veliger*, 38: 277-283.

Estebenet, A.L., Martín, P.R. y Burela, S. 2006. Conchological variation in *Pomacea canaliculata* and other South American Ampullariidae (Caenogastropoda, Architaenioglossa). *Biocell*, 30(2): 329-335.

Farinati, E.A. y Aliotta, S. 1997. Análisis de tafofacies transgresivas-regresivas holocenas en el estuario de Bahía Blanca, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 52 (1): 56-64.

Farinati, E.A., Spagnuolo, J. y Aliotta, S. 2008. Tafonomía de bivalvos holocenos en la costa del estuario de Bahía Blanca, Argentina. *Geobios*, 41: 61-67.

Ferguson, C.A. 2008. Nutrient pollution and the Molluscan death record: use of Mollusc shells to diagnose environmental change. *Journal of Coastal Research*, 24(1A): 250–259.

Fernández, D. 1981a. Mollusca, Gasteropoda, Phisidae. En Ringuélet, R. (Ed.), *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. Buenos Aires 15 (6): 85- 100.

Fernández, D. 1981b. Mollusca, Gasteropoda, Ancyliidae. En Ringuélet, R. (Ed.), *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. Buenos Aires 15 (7): 101- 111.

Fernández López, S.R. 1986-87. La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología. *Coloquios de Paleontología*, 41: 9-34.

Fernández López, S.R. 2001. Tafonomía, fosilización y yacimientos fósiles: modelos alternativos. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 92: 116-120.

Fidalgo, F. 1992 Provincia de Buenos Aires continental. En Iriondo M. (Ed.). *El Holoceno en la Argentina*. Cadinqua: pp. 23-38. Buenos Aires.

Fidalgo, F. y Tonni, E.P. 1982. The Holocene in Argentina, South America. En: *Chronostratigrafic subdivision of the Holocene*. J. Mangerud, H.J.B. Birks y K.D Jäger (Eds.). *Striae*, 16: 49-52.

Fidalgo, F., Colado, U. R. y De Francesco, F. 1973a. Sobre ingresiones marinas cuaternarias en los partidos de Castelli, Chascomús y Magdalena. J. M. Cobos y Monasterio Provincia de Buenos Aires. V Congreso Geológico Argentino, Tomo 3: 227-240.

Fidalgo, F., De Francesco, F. y Colado, U. R. 1973b. Geología superficial en las hojas Castelli, J. M. Cobos y Monasterio Provincia de Buenos Aires. V Congreso Geológico Argentino, Actas 4: 27-39.

Figini, A., Gómez, G., Carbonari, J. y Huarte, R. 1981. Dataciones radiocarbónicas en las Formaciones Las Escobas y Destacamento Río Salado, provincia de Buenos Aires. VII Congreso Geológico Argentino, Actas 4: 43- 56. Neuquén.

Fiori, S.M. y Carcedo, M.C. 2011. Estado actual del conocimiento sobre *Heleobia australis* y perspectivas futuras. En: Cazzaniga, N.J. (Ed.), El género *Heleobia* (Caenogastropoda: Cochliopidae) en América del Sur. Amici Molluscarum, Número especial: 28-29 pp.

Frenguelli, J. 1950. Rasgos generales de la morfología y geología de la provincia de Buenos Aires. Publicación del Laboratorio de Ensayo de Materiales e Investigaciones Tecnológicas (LEMIT), Serie 2 (33): 1-72.

Frenguelli, J. 1957. Neozoico. En Geografía de la República Argentina. Sociedad Argentina de Estudios Geográficos, GAEA. Tomo III.

Fucks, E.E., Schnack, E.J. y Aguirre, M. L. 2010. Nuevo ordenamiento estratigráfico de las secuencias marinas del sector continental de la Bahía Samborombón, provincia de Buenos Aires. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 67 (1): 27-39.

Fucks, E., Huarte, R., Carbonari, J. y Figini, A. 2007. Geocronología, paleoambientes y paleosuelos holocenos en la región pampeana. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 62 (3): 425-433.

Fucks, E., Huarte, R., Carbonari, J. y Pisano, F. 2009. Cronología de los depósitos fluviales del Pleistoceno tardío- Holoceno en la cuenca inferior-media del río Salado, provincia de Buenos Aires. IV Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología, Resúmenes, 361. La Plata.

Fucks, E., Pisano, F., Carbonari, J. y Huarte, R. 2012. Aspectos geomorfológicos del sector medio e inferior de la Pampa Deprimida, provincia de Buenos Aires. Revista de la Sociedad Geológica de España, 25 (1-2): 107-118.

Fucks, E., Blasi, A., Carbonari, J., Huarte, R., Pisano, F. y Aguirre, M. 2011. Evolución geológica-geomorfológica de la Cuenca del río Areco, NE de la provincia de Buenos Aires. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 68 (1): 108 – 119.

Fuentealba Jara, C. 2011. *Uncancylus concentricus* (d'Orbigny, 1835): antecedentes de la especie. Sociedad Malacológica de Chile (SMACH), Amici Molluscarum, 19: 41-43.

Fürsich, F. T. y Aberhan, M. 1990. Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. Lethaia, 23: 143-152.

Gaillard, C. y de Castellanos, Z. A. 1976. Mollusca, Gasteropoda, Hydrobiidae. En: Ringuelet, R. (Ed.), Fauna de agua dulce de la República Argentina. Buenos Aires 15 (2): 7-40.

Giorgi, A., Feijoó, C. y Tell, G. 2005. Primary producers in a Pampean stream: temporal variation and structuring role. *Biodiversity and Conservation*, 14: 1699–1718.

Halcrow, W. y Partners L. 1999. Plan Maestro Integral Cuenca del Río Salado. Informe Final. Argentina.

Halwart, M. 1994. The golden apple snail *Pomacea canaliculata* in Asian rice farming systems: Present impact and future threat. *International Journal of Pest Management*, 40 (2): 199-206.

Hassan, G.S., De Francesco, C.G. y Peretti, V. 2012. Distribution of diatoms and mollusks in shallow lakes from the semiarid Pampa region, Argentina: Their relative paleoenvironmental significance. *Journal of Arid Environments*, 78: 65-72.

International Council for Science Latin America (ICSU– LAC). 2010. Science for a Better Life: Developing Regional Scientific Programs in Priority Areas for Latin America and the Caribbean. Volume 1. Kalin T. Arroyo, M., Dirzo, R., Castillas, J.C., Cejas, F., and Joly, C.A. Biodiversity in Latin America and the Caribbean: An Assessment of Knowledge, Research Scope and Priority Areas. Rio de Janeiro and Mexico City, 332 pp.

Introcaso, A. y Ramos, V. 1984. La cuenca del Salado: Un modelo de evolución aulacogénica. 9º Congreso Geológico Argentino, Actas 3: 27-46.

Iriondo, M.H. y Garcia, N.O. 1993. Climatic variations in the Argentine plains during the last 18,000 years. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 101: 209-220.

Isla, F. y Espinosa, M. 1998. Modelo sedimentario de colmatación de pequeños estuarios dominados por limo, Provincia de Buenos Aires. Actas de la VII Reunión de Sedimentología: 24-36.

Jackson, D. y Jackson, D. 2009. Registro de *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) (Ampullariidae), molusco exótico para el norte de Chile. *Gayana*, 73 (1): 40-44.

Juggins, S. 2012. rioja: Analysis of Quaternary Science Data, R package version (0.8-4). (<http://cran.r-project.org/package=rioja>).

Kerlleñevich, S.C. 1992. Estudio estadístico de la malacofauna dulceacuícola en un perfil del cauce medio inferior del arroyo Napostá Grande, provincia de Buenos Aires. III Jornadas Geológicas Bonaerenses, Actas: 103-107.

Kidwell, S.M. 2008. Ecological fidelity of open marine molluscan death assemblages: effects of post-mortem transportation, shelf health, and taphonomic inertia. *Lethaia*, 41: 199-217.

Kidwell, S.M., Rothfus, T.A. y Best, M.M.R. 2001. Sensitivity of taphonomic signatures to sample size, sieve size, damage scoring system, and target taxa. *Palaios*, 16: 26-52.

Kindt, R. y Coe, R. 2005. Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi.

Kleiman, F., Pietrokovsky, S., Paraense, L.W. y Wisnivesky-Colli, C. 2004. Southernmost finding of *Lymnaea viatrix* orbigny, 1835 (Pulmonata: Lymnaeidae), intermediate host of *Fasciola hepatica* (Linnaeus, 1758) (Trematoda: Digenea), in urban and rural areas of Patagonia, Argentina. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 99 (1): 23-24.

Köhler, F., Seddon, M., Bogan, A.E., Do Van Tu, Sri-Aroon, P. y Allen, D. 2012. The status and distribution of freshwater molluscs of the Indo-Burma region. En: Allen, D.J., Smith, K.G., and Darwall, W.R.T. (Compiladores). The Status and Distribution of Freshwater Biodiversity in Indo-Burma. Cambridge, UK and Gland, Switzerland: IUCN. Chapter 4: 67-88 pp.

Kotzian, C.B. y Simões, M.G. 2006. Taphonomy of recent freshwater molluscan death assemblages, Touro Passo stream, southern Brazil. Revista Brasileira de Paleontologia, 9(2): 243-260.

Kowalewski, M. y Flessa, K.W. 1995. Tafonomía comparativa y composición fáunica de cheniers de conchas del noreste de baja California, México. Ciencia Marinas, 21(2): 155-177.

Kowalewski, M., Flessa, K.W., y Hallman, D.P. 1995. Ternary taphograms: triangular diagrams applied to taphonomic analysis. Palaios, 10: 478-483.

Kowalewski, M., Goodfriend, G.A. y Flessa, K. W. 1998. High-resolution estimates of temporal mixing within shell beds: the evils and virtues of time-averaging. Paleoecology, 24(3): 287-304.

Krumbein, W.C. 1965. Collecting techniques: Sampling in Paleontology. En: Handbook of Paleontological Techniques (B. Kummel y D. Raup Eds.), W.H. Freeman and Company, 137–150 pp.

Landoni, N.A. 1992. Inventario de los moluscos de agua dulce de la Provincia de Buenos Aires. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC), 2 (17): 1-57.

Legendre, P. y Legendre, L. 1998. Numerical Ecology. 2nd English edition. Elsevier, Amsterdam, 853 pp.

Lissa, M.G., Morton, L.S. y Zabert, L.L. 1989. A Quaternary diatom flora and invertebrate fauna from Arroyo Riachuelo, Province of Corrientes, Argentina. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, 7: 237-246.

Lockwood, R. y Work, L.A. 2006. Quantifying taphonomic bias in Molluscan death assemblages from the Upper Chesapeake bay: patterns of shell damage. Palaios, 21: 442–450.

Londoño, P. B., Chávez, A. V., Li, O. E., Suárez, F. A. y Pezo, D. C. 2009. Presencia de caracoles Lymnaeidae con formas larvianas de *Fasciola hepatica* en altitudes sobre los 4000 msnm en la sierra sur del Perú. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 20 (1): 58-65.

López, S.D., Rodríguez, A. y Rodríguez, M. 2003. Modelado hidrológico de la Cuenca del Río Salado, Buenos Aires, Argentina. Implementación de un SIG (Etapa I).

Louys, J., Wilkinson, D.M. y Bishop, L.C. 2012. Ecology needs a Paleontological Perspective. En J. Louys (Ed) *Paleontology in Ecology and Conservation*. Springer Berlin Heidelberg editorial. Capítulo 3: 23-38 pp.

Lowe, S., Browne M., Boudjelas S. y De Poorter M. 2004. 100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database.

Lydeard, C., Cowie, R.H., Ponder, W.F., Bogan A.E., Bouchet, P., Clark, S.A., Cummings, K.S., Frest, T.J., Gargominy, O., Herbert, D.G., Hershler, R., Perez, K.E., Roth, B., Seddon, M., Strong, E.E. y Thompson, F.G. 2004. The global decline of nonmarine mollusks. *Bioscience*, 54 (4): 321-330.

Magnin, F. 1993. Quaternary non-marine Mollusca and palaeoclimates in Mediterranean France. *Scripta Geologica, Special Issue 2*: 275-289.

Magrin, G.O., Travasso, M.I., López, G.M., Rodríguez, G.R. y Lloveras, A.R. 2007. Vulnerabilidad de la producción agrícola en la región Pampeana argentina: Informe Final. 2da Comunicación Nacional sobre el Cambio Climático, Componente B3, Gobierno Argentina, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires, Argentina, 84 pp.

Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey.

Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science, Oxford, 256 pp.

Mancini, M.V., Paez, M.M., Prieto, A.R., Stutz, S., Tonello, M. y Vilanova, I. 2005. Mid-Holocene climatic variability reconstruction from pollen records (32°–52°S, Argentina). *Quaternary International*, 132(1): 47–59.

Mari, F., Fucks, E., Pisano, F., Huarte, R. y Carbonari, J. 2013. Cronología radiocarbónica en paleoambientes del Pleistoceno tardío y Holoceno de la Pampa Deprimida, provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de La Plata, Sección Antropología*, 13 (87): 51-58.

Martello, A.R., Kotzian, C. B. y Simões, M. G. 2006. Quantitative fidelity of recent freshwater molluscan assemblages from the Touro Passo river, Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia*, 96 (4): 453-465.

Martín, P.R. y De Francesco, C. G. 2006. Fossil record of *Pomacea* (Caenogastropoda: Ampullariidae) in Argentina and its paleoenvironmental implications. *BIOCELL*, 30(2): 337-343.

Martín, P.R., Estebenet, A.L. y Cazzaniga, N.J. 2001. Factors affecting the distribution of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) along its southernmost natural limit. *Malacologia*, 43(1-2): 13-23.

Martínez, S.A. y Rojas, A. 2004. Quaternary continental molluscs from Northern Uruguay: distribution and paleoecology. *Quaternary International*, 114: 123–128.

Martínez, S.A. y De Francesco, C.G. 2011. El género *Heleobia* en el registro fósil. En: Cazzaniga, N.J. (Ed.). El género *Heleobia* (Caenogastropoda: Cochliopidae) en América del Sur. *Amici Molluscarum*, Número especial: 17-18pp.

Martínez, S., Rojas, A., Ubilla, U., Verde, M., Perea, D. y Piñeiro, G. 2006. Molluscan assemblages from the marine Holocene of Uruguay: composition, geochronology, and paleoenvironmental signals. *Ameghiniana*, 43 (2): 385-397.

Maurer, B.A. y McGill, B.J. 2011. Measurement of species diversity. In *Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment*. A.E. Magurran y B.J. McGill (Editores). Capítulo 5. Oxford University Press, New York.

Mehll, A., 2011. Sucesiones aluviales del Pleistoceno tardío-Holoceno, valle de Uco (Provincia de Mendoza): Inferencias paleoambientales y paleoclimáticas. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata, Inédito.

Messineo, P.G., Álvarez, M.C., Dubois, C.F., Steffan, P. y Colantonio, M.J. 2013. Estado de avance de las investigaciones arqueológicas en el sitio Empalme Querandíes 1 (centro de la Subregión pampa húmeda, provincia de Buenos Aires). *Comechingonia Revista de Arqueología*, 17: 123-148.

Miller, B.B. y Bajc, A.F. 1989. Non marine Molluscs. En B. Warner (Ed.) *Methods in Quaternary Ecology # 8*. Geoscience Canada, 16 (3): 165-175.

Miquel, S.E. y Steffan, P. 2005. *Retidiscus reticulatus* Fonseca & Thomé (Gastropoda, Pulmonada, Charopidae) en la Argentina: un posible indicador de paleoclima subtropical húmedo en el Holoceno de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana*, 42 (2): 495-500.

Miquel, S. y Aguirre, M. 2011. Taxonomía de los gasterópodos terrestres del Cuaternario de Argentina. *Revista Argentina de Paleontología*, 26 (2): 101-133.

Moine, O., Rousseau, D-D., Jolly, D. y Vianey-Liaud, M. 2002. Paleoclimatic Reconstruction Using Mutual Climatic Range on Terrestrial Mollusks. *Quaternary Research*, 57: 162–172.

Moncaut, C.A. 2001. Inundaciones y sequías: con raíces añejas en la Pampa Bonaerense 1576-2001. Editoriales El Aljibe, City Bell, Buenos Aires, 108 pp.

Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *M&T-Manuales y Tesis SEA*, vol. 1: Zaragoza, 84 pp.

Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E. y Pavón, N.P. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 1249-1261.

Morton, L.S., Herbst, R. y Espíndola, V.E. 2011. Gastrópodos y ostrácodos de la Formación Andalhuala (Plioceno temprano) del Valle de Yocavil, provincia de Catamarca, Argentina. *Gaea - Journal of Geoscience*, 7 (2): 82-93.

Munsell Color Corporation. 1994. *Soil Color Charts*. New York: Macbeth Division of Kollmorgen Instruments Corporation.

Naranjo García, E. 2003. Moluscos continentales de México: Dulceacuícolas. *Revista de Biología Tropical*, 51 (3): 495-505.

Olszewski, T.D. y West, R.R. 1997. Influence of transportation and time-averaging in fossil assemblages from the Pennsylvanian of Oklahoma. *Lethaia*, 30 (4): 315–329.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre P, Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Wagner, H., 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-8. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Palacios-Fest, M.R., Homburg, J.A., Brevik, E.C., Orme, A.R., Davis, O.K. y Shelley, S.D. 2006. Late Quaternary palaeoecology of Ballona Lagoon in southern California. *Ciencias Marinas*, 32(3): 485–504.

Paraense, W.L. 1973. Susceptibility of *Biomphalaria peregrina* from Brazil and Ecuador to two strains of *Schistosoma mansoni*. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 15: 127-130.

Paraense WL 1982. *Lymnaea viatrix* and *Lymnaea columella* in the Neotropical region: a distributional outline. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 77: 181-188.

Paraense, W.L. 2005. Planorbidae, Lymnaeidae and Physidae of Argentina (Mollusca: Basommatophora). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 100 (5): 491-493.

Paredes, C., Huamán, P., Cardoso, F., Vivar, R. y Vera, V. 1999. Estado actual del conocimiento de los moluscos acuáticos en el Perú. *Revista Peruana de Biología*, 6 (1): 5-47.

Parent, H., Polare, M., y Lattuca, F. 2010. Estratigrafía del Cuaternario del sur de la Provincia de Santa Fe, Argentina. *Boletín del Instituto de Fisiografía y Geología*, 72-75: 47-54.

Parsons, K.M. 1989. Taphonomy as an indicator of environment: Smuggler's Cove, St. Croix, U.S.V.I. En: Hubbard, D.K. (Ed.) *Terrestrial and Marine Geology of St. Croix, U.S.V.I.: West Indies Laboratory Special Publication No. 8*: 135–143.

Pascual, R., Ortega–Hinojosa, E. J., Gondar, D.G. y Tonni, E.P. 1966. Vertebrata. En: Paleontografía Bonaerense. Vertebrata I, A. V. Borrello (Ed.). Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires 202. p.

Pickerill, R.K. y Brenchley, P.J. 1975. The application of the Community concept in Paleontology. *Atlantic Geology*, 11 (1): 5-8.

Pisút, P. y Cejka, T. 2002. Historical development of floodplain site using Mollusca and cartographic evidence. *Ekológia (Bratislava)*, 21 (4): 378-396.

Prado, J.L., Bonini, R., Alberdi, M.T., Scanferla, A., Pomi, L.H., Fucks, E. 2013. Nuevos registros de *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) en el Pleistoceno tardío de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Estudios Geológicos*, 69(2): 239-253.

Prieto, A. 2000. Vegetational history of the late Glacial-Holocene transition in the grassland of eastern Argentina. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 157: 167-188.

Prieto, A., Blasi, A., De Francesco, C. y Fernández, C. 2004. Environmental history since 11.000 14C yr. B.P. of the northeastern pampas, Argentina, from alluvial sequences of the Luján river. *Quaternary Research*, 62: 146-161.

Prieto, A.R., Romero, M.V., Vilanova, I., Bettis, E.A., Espinosa, M.A., Haj, A.E., Gómez, L. y Bruno, L.I. 2014. A multi-proxy study of Holocene environmental change recorded in alluvial deposits along the southern coast of the Pampa region, Argentina. *Journal of Quaternary Science*, 29: 329 – 342.

Quattrocchio, M.E., Borrromei, A.M., Deschamps, C.M., Grill, S.C. y Zavala, C.A. 2008. Landscape evolution and climate changes in the Late Pleistocene–Holocene, southern Pampa (Argentina): Evidence from palynology, mammals and sedimentology. *Quaternary International*, 181(1): 123–138.

Quirós, R. 2005. La Ecología de las lagunas de las Pampas. *Investigación y Ciencia*. Madrid, España: 13 pp.

R Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Rees, G.N., Baldwin, D.S., Watson, G.O., Perryman, S. y Nielsen, D.L. 2004. Ordination and significance testing of microbial community composition derived from terminal restriction fragment length polymorphisms: application of multivariate statistics. *Antonie van Leeuwenhoek*, 86: 339–347.

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

Rodrigues, A.M.L., Borges-Azevedo, C.M. y Henry-Silva, G.G. 2010. Aspectos da biologia e ecologia do molusco bivalve *Anomalocardia brasiliiana* (Gmelin, 1791) (Bivalvia, Veneridae). *Revista Brasileira de Biociências*, 8 (4): 377-383.

Rodrigues, A.M.L., Borges-Azevedo, C.M., Costa, R.S. y Henry-Silva, G.G. 2013. Estructura populacional do bivalve *Anomalocardia brasiliana*, (Gmelin, 1791) em região estuarina do semi-árido do nordeste brasileiro. *Brazilian Journal of Biology*, 73 (4): 819-833.

Roth, B. y Reynolds, R.E. 1990. Late Quaternary Nonmarine Mollusca from Kokoweef Cave, Ivanpah Mountains, California. *Bulletin Southern California Academy Sciences*, 89(1): 1-9.

Rothfus, T.A. 2004. How many Taphonomists spoil the data? Multiple operators in Taphofacies studies: *Palaios*, 19: 514–519.

Rousseau, D.D. 1991. Climatic Transfer Function from Quaternary Molluscs in European Loess Deposits. *Quaternary Research*, 36: 195-209.

Rousseau, D.D. y Puisségur, J.J. 1999. Climatic interpretation of terrestrial malacofaunas of the last interglacial in southeastern France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 151: 321–336.

Rull, V. 2010. Ecology and paleoecology: two approaches, one objective. *The Open Ecology Journal*, 3: 1-5.

Rumi, A. 1991. La familia Planorbidae Rafinisque, 1815, en la República Argentina. En Ringuelet, R. (Ed.), *Fauna de agua dulce de la República Argentina*, 15 (8): 5- 51.

Rumi, A., Gutiérrez Gregoric, D.E., Núñez, V. y Darrigran, G.A. 2008. Malacología Latinoamericana. Moluscos de agua dulce de Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 56 (1): 77-111.

Scanferla, A., Bonini, R., Pomi, L., Fucks, E., Molinari, A. 2013. New Late Pleistocene megafaunal assemblage with well-supported chronology from the Pampas of southern South America. *Quaternary International*, 307: 97-161.

Scheibler, E.E. y Ciocco, N. F. 2011. Distribution of Macroinvertebrate assemblages along a saline wetland in harsh environmental conditions from Central-West Argentina. *Limnologica*, 41: 37–47.

Seuffert, M.E. y Martín, P.R. 2012. A lentic dweller in lotic habitats: the behavior of the invasive South American apple snail *Pomacea canaliculata* in flowing water. *Aquatic Ecology*, 46. 129–142.

Seuffert, M.E y Martín, P.R., 2013. Distribution of the apple snail *Pomacea canaliculata* in Pampean streams (Argentina) at different spatial scales. *Limnologica*, 43: 91–99.

Seuffert, M.E, Burela, S. y Martín, P.R. 2010. Influence of water temperature on the activity of the freshwater snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda:Ampullariidae) at its southern most limit (Southern Pampas,Argentina). *Journal of Thermal Biology*, 35:77–84.

Sharpe, S.E. y Forester, R.M. 2008. Continental-aquatic mollusk hydrochemical occurrence patterns: Implications for population dynamics and paleoenvironmental reconstruction. *Quaternary International*, 188: 105–116.

Soldano, F.A. 1947. Régimen y aprovechamiento de la red fluvial argentina. Editorial Cimera, Buenos Aires. Capítulo IX: 248-277.

Sosa-Nájera, M.S., Lozano-Garcia, M.S., Priyadarsi, D.R. y Caballero-Miranda, M. 2010. Registro de sequías históricas en el occidente de México con base en el análisis elemental de sedimentos lacustres: El caso del lago Santa María del Oro. *Boletín de la sociedad Geológica Mexicana*, 62 (3): 437-451.

Spaccesi, F. y Rodrigues-Capítulo, A. 2009. Benthic invertebrates assemblages in Samborombón River (Argentina, S. America), a brackish plain river. *Aquatic Ecology*, 43: 1011-1022.

Spalletti, L.A., 1980. Paleoambientes sedimentarios en secuencias silicoclásticas. Serie B Didáctica y Complementaris Nro. 8. Asociación Geológica Argentina, 175 pag.

Sparks, B.W. 1961. The ecological interpretation of Quaternary non marine Mollusca. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 172: 71–80.

Steffan, P. 2007. Análisis paleoambiental sobre la base del estudio malacológico del sitio Paso Otero 1 (región Pampeana, Argentina). *Intersecciones en Antropología*, 8: 173-184.

Steffan, P.G., Aguirre, M.L. y Miquel, S.E. 2014. Malacofauna Continental Holocena. *Revista brasileira de paleontología*, 17(2): 225-248.

Strong, E.E., Gargominy, O., Ponder, W.F. y Bouchet, P. 2008. Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595:149–166.

Stuiver, M., Reimer, P. 1993. Extended  $^{14}\text{C}$  data base and revised Calib 3.0  $^{14}\text{C}$  age calibration program. *Radiocarbon*, 35 (1): 215-230.

Supian, Z. y Ikhwanuddin, A. M. 2002. Population dynamics of freshwater molluscs (Gastropod: *Melanoides tuberculata*) in Crocker Range Park, Sabah. *Asean Review of Biodiversity and Environmental Conservation*, (ARBEC): 1-9.

Tavella, G.F. 2005. Cuenca del Salado, en: Relatorios del XVI Congreso Geológico Argentino, R.E. de Barrios, R.O. Etcheverry, M.F. Caballé y E. Llambías (Eds), La Plata. Capítulo XXXI: 459-472.

Tietze, E. y De Francesco, C.G. 2010. Environmental significance of freshwater mollusks in the Southern Pampas, Argentina: to what detail can local environments be inferred from mollusk composition? *Hydrobiologia*, 641: 133-143.

Tietze, E. y De Francesco, C.G. 2012. Compositional fidelity of subfossil Mollusk assemblages in streams and lakes of the southeastern Pampas, Argentina. *Palaios*, 27: 401–413.

Tietze, E., De Francesco, C.G. y Núñez, V. 2011. What can Gastropod assemblages tell us about freshwater environments? In: *Gastropods: Diversity, Habitat and Genetics*. A. Bianchi y J. Fields (Eds). Chapter 1: 1-33.

Taylor, D. 2003. Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophila); biogeography, classification, morphology. *Revista de Biología Tropical*, 51: 1-287.

Thompson, L.G. 2000. Ice core evidence for climate change in the Tropics: implications for our future. *Quaternary Science Review*, 19: 19-35.

Toledo, M.J. 2011. El legado lujanense de Ameghino: revisión estratigráfica de los depósitos Pleistocenos-Holocenos del valle del río Luján en su sección tipo. Registro paleoclimático en la Pampa de los estadios OIS 4 al OIS 1. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 68 (1): 121 – 167.

Tonello, M.S. y Prieto, A.R. 2010. Tendencias climáticas para los pastizales pampeanos durante el Pleistoceno tardío-Holoceno: estimaciones cuantitativas basadas en secuencias polínicas fósiles. *Ameghiniana*, 47 (4): 501-514.

Tonni, E.P., Huarte, R.A., Carbonari, J.E. y Figini, A.J. 2003. New radiocarbon chronology for the Guerrero Member of the Lujan Formation (Buenos Aires, Argentina): palaeoclimatic significance. *Quaternary International*, 109–110: 45–48.

Tonni, E. P., Cione, A. L., Figini, A. J., Noriega, J. I., Carlini A. A. y Miquel S. E. 2001. Extensión del período árido del Holoceno hasta los siglos X a XIII basada en el registro de moluscos terrestres en Entre Ríos (Argentina). XI Congreso Latinoamericano de Geología y III Congreso Uruguayo de Geología, Actas: 1-5, Montevideo.

Trauth, M.H., Bookhagen, B., Marwanb, N. y Strecker, M.R. 2003. Multiple landslide clusters record Quaternary climate changes in the northwestern Argentine Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 194: 109-121.

Tricart, J. 1973. Geomorfología de la Pampa Deprimida. INTA, Colección Científica, 12: 202 pp. Buenos Aires.

Uriarte Cantolla, A. 2003. Historia del clima de la Tierra. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, 306 pp.

Vilanova, I. y Prieto, A.R. 2012. Historia de la vegetación de las llanuras costeras de la bahía Samborombón (~35,5°S), Argentina, desde 7800 <sup>14</sup>C años. *Ameghiniana*, 49 (3): 303–318.

Villalba Avilés, C.R. 2013. Determinación de un pie de cría del caracol Pomacea canaliculata, (mesogastropoda, ampullaridae) utilizando hojas de tomate como base alimenticia, bajo condiciones de invernadero. Inédito, Tesis Doctoral. Universidad técnica de Babahoyo, Ecuador.

Whittaker, R.H. 1960. Vegetation in the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30 (3): 279-338.

Wolverton, S., Randklev, C.R. y Kennedy, J.H. 2010. A conceptual model for freshwater mussel (family: Unionidae) remain preservation in zooarchaeological assemblages. *Journal of Archaeological Science*, 37: 164–173.

Xiao, J.L., Wu, J.T., Si, B., Liang, W.D., Nakamura, T., Liu, B.L., Inouchi, Y., 2006. Holocene climate changes in the monsoon/arid transition reflected by carbon concentration in Daihai Lake of Inner Mongolia. *The Holocene*, 16: 551–560.

Yanes, Y. 2012. Shell taphonomy and fidelity of living, dead, Holocene, and Pleistocene land snail assemblages. *Palaios*, 27: 127–136.

Yanes, Y., Tomasovych, A., Kowalewski, M., Castillo, C., Aguirre, J., Alonso, M.R. y Ibáñez, M. 2008. Taphonomy and compositional fidelity of Quaternary fossil assemblages of terrestrial gastropods from carbonate-rich environments of the Canary Islands. *Lethaia*, 41: 235–256.

Yanes, Y., Aguirre, J., Alonso, M.R., Ibáñez, M. y Delgado, A. 2011. Ecological fidelity of Pleistocene-Holocene land snail shell assemblages preserved in carbonate-rich paleosols. *Palaios*, 26 (7): 406-419.

Yrigoyen, M. 1999. Situación de la Argentina en el marco geológico de América del sur. Capítulo 2. Instituto de Geología y Recursos Minerales. Segemar, *Anales* 29 (4): 35-40.

Zanchetta, G., Alberdi, M.T., Bonadonna, F.P. and Leone, G. 1995. Escenario de la evolución climática entre la región Pampeana y el área del Mediterráneo occidental durante el Cuaternario. En Alberdi, M.T., Leone, G., Tonni, E.P. (Eds.), *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Monografías CSIC, pp. 409–423.

Zárate, M.A., Espinosa, M. A. y Ferrero, L. 1988. Palaeoenvironmental implications of a Holocene diatomite, Pampa Interserrana, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 11:135-152.

**Anexo A:** Se menciona la profundidad (Prof.) a la que fueron extraídas las muestras, junto a las abundancias absolutas de las distintas especies y las secciones reconocidas en la localidad Buena Vista de Guerrero.

	<b>Muestra</b>	<b>Prof</b>	<b>Hp</b>	<b>Ha</b>	<b>Bp</b>	<b>Sm</b>	<b>Uc</b>	<b>Mb</b>	<b>Ac</b>	<b>Tsp</b>	<b>Ab</b>	<b>Op</b>	<b>Total</b>
<b>Sector 3</b>	TC-BV54	0,00	257	6	2	1	0	0	0	0	0	0	266
	TC-BV53	-0,05	329	5	2	1	0	0	0	0	0	0	337
	TC-BV52	-0,10	376	6	10	0	0	0	0	0	0	0	392
	TC-BV51	-0,15	668	10	35	2	0	0	0	0	0	0	715
	TC-BV50	-0,20	304	9	15	0	0	0	0	0	0	0	328
	TC-BV49	-0,25	536	41	22	8	0	0	0	0	0	0	607
	TC-BV48	-0,30	610	61	18	5	1	0	0	0	0	0	695
	TC-BV47	-0,35	723	25	35	0	0	0	0	0	0	0	783
	TC-BV46	-0,40	759	36	27	4	0	0	0	0	0	0	826
	TC-BV45	-0,45	750	22	8	2	0	0	0	0	0	0	782
	TC-BV44	-0,50	711	64	20	4	0	0	0	0	0	0	799
	TC-BV43	-0,55	514	54	28	5	0	0	0	0	0	0	601
TC-BV42	-0,60	837	46	35	3	0	0	0	0	0	0	921	
<b>Sector 2</b>	TC-BV41	-0,65	1240	275	32	4	0	0	0	0	0	0	1551
	TC-BV40	-0,70	1407	42	17	0	0	0	0	0	0	0	1466
	TC-BV39	-0,75	585	231	9	1	0	0	0	0	0	0	826
	TC-BV38	-0,80	690	495	7	1	0	0	0	0	0	0	1193
	TC-BV37	-0,85	827	280	7	0	0	0	0	0	0	0	1114
	TC-BV36	-0,90	735	440	2	0	0	0	0	0	0	0	1177
	TC-BV35	-0,95	980	180	2	2	0	0	0	0	2	0	1166
	TC-BV34	-1,00	317	78	0	0	0	0	2	0	0	0	397
	TC-BV33	-1,05	702	287	0	0	0	0	0	0	0	0	989
	TC-BV32	-1,10	810	142	2	1	0	0	0	0	0	0	955
	TC-BV31	-1,15	528	456	2	1	0	0	0	0	0	0	987
	TC-BV30	-1,20	299	290	1	2	0	0	0	0	2	0	594
	TC-BV29	-1,25	130	30	3	0	0	0	0	0	3	0	166
	TC-BV28	-1,30	243	83	2	0	0	0	2	0	0	0	330
	TC-BV27	-1,35	70	18	0	1	0	2	3	1	1	0	96
TC-BV26	-1,40	161	15	1	1	0	0	1	1	4	1	185	
TC-BV25	-1,45	143	6	0	2	0	1	0	0	0	0	152	

Anexos

	<b>TC-BV24</b>	-1,50	45	20	0	0	0	0	0	0	0	0	65
	<b>TC-BV23</b>	-1,55	32	5	0	2	0	0	0	0	0	0	39
	<b>TC-BV22</b>	-1,60	17	5	0	0	0	0	0	0	0	0	22
	<b>TC-BV21</b>	-1,65	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3
	<b>TC-BV20</b>	-1,70	6	1	0	1	0	0	0	0	0	0	8
	<b>TC-BV19</b>	-1,75	31	0	0	2	0	0	0	0	0	0	33
	<b>TC-BV18</b>	-1,80	10	5	0	0	0	0	0	0	0	0	15
	<b>TC-BV17</b>	-1,85	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<b>TC-BV16</b>	-1,90	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	<b>TC-BV15</b>	-1,95	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4
	<b>TC-BV14</b>	-2,00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<b>TC-BV13</b>	-2,05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<b>TC-BV12</b>	-2,10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<b>TC-BV11</b>	-2,15	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<b>Sector 1</b>	<b>TC-BV10</b>	-2,20	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12
	<b>TC-BV9</b>	-2,25	15	2	0	0	0	0	0	0	0	0	17
	<b>TC-BV8</b>	-2,30	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	<b>TC-BV7</b>	-2,35	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12
	<b>TC-BV6</b>	-2,40	4	0	1	1	0	0	0	0	0	0	6
	<b>TC-BV5</b>	-2,45	65	0	2	0	0	0	0	0	0	0	67
	<b>TC-BV4</b>	-2,50	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
	<b>TC-BV3</b>	-2,55	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
	<b>TC-BV2</b>	-2,60	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
	<b>TC-BV1</b>	-2,65	32	7	0	0	0	0	0	0	0	0	39

**Anexo B:** Se menciona la profundidad (Prof.) a la que fueron extraídas las muestras, junto a las abundancias absolutas de las distintas especies y las secciones reconocidas en la localidad Pte. Las Gaviotas

	<b>Muestra</b>	<b>Prof</b>	<b>Hp</b>	<b>Ha</b>	<b>Bp</b>	<b>Sm</b>	<b>Total</b>
<b>Sector 1</b>	<b>TC-LG81</b>	0	20	0	0	0	20
	<b>TC-LG79</b>	-0,10	102	0	3	0	105
	<b>TC-LG77</b>	-0,20	232	0	8	0	240
	<b>TC-LG75</b>	-0,30	498	0	24	3	525
	<b>TC-LG73</b>	-0,40	198	0	17	5	220
	<b>TC-LG71</b>	-0,50	377	0	14	35	426
	<b>TC-LG69</b>	-0,60	0	0	0	0	0
	<b>TC-LG67</b>	-0,70	37	2	0	29	68
	<b>TC-LG65</b>	-0,80	0	0	0	0	0
	<b>TC-LG63</b>	-0,90	0	0	0	0	0
	<b>TC-LG61</b>	-1,00	0	0	0	0	0
	<b>TC-LG59</b>	-1,10	835	0	62	6	903
	<b>TC-LG57</b>	-1,20	0	0	0	0	0
	<b>TC-LG55</b>	-1,30	0	0	0	0	0
	<b>TC-LG53</b>	-1,40	0	0	0	0	0
	<b>TC-LG51</b>	-1,50	0	0	0	0	0
	<b>TC-LG49</b>	-1,60	0	0	0	0	0
	<b>TC-LG47</b>	-1,70	0	0	0	0	0
	<b>TC-LG45</b>	-1,80	0	0	0	0	0
	<b>TC-LG43</b>	-1,90	0	0	0	0	0
	<b>TC-LG41</b>	-2,00	0	0	0	0	0
	<b>TC-LG39</b>	-2,10	0	0	0	0	0
<b>TC-LG37</b>	-3,20	0	0	0	0	0	
<b>TC-LG35</b>	-3,30	0	0	0	0	0	
<b>TC-LG33</b>	-3,40	0	0	0	0	0	
<b>TC-LG31</b>	-3,50	0	0	0	0	0	
<b>TC-LG29</b>	-3,60	0	0	0	0	0	
<b>TC-LG27</b>	-3,70	0	0	0	0	0	
<b>TC-LG25</b>	-3,80	0	0	0	0	0	
<b>TC-LG23</b>	-3,90	0	0	0	0	0	

## Anexos

---

<b>TC-LG21</b>	-4,00	0	0	0	0	0	0
<b>TC-LG19</b>	-4,10	0	0	0	0	0	0
<b>TC-LG17</b>	-4,20	0	0	0	0	0	0
<b>TC-LG15</b>	-4,30	0	0	0	0	0	0
<b>TC-LG13</b>	-4,40	0	0	0	0	0	0
<b>TC-LG11</b>	-4,50	0	0	0	0	0	0
<b>TC-LG9</b>	-4,60	0	0	0	0	0	0
<b>TC-LG7</b>	-4,70	0	0	0	0	0	0
<b>TC-LG5</b>	-4,80	0	0	0	0	0	0
<b>TC-LG3</b>	-4,90	0	0	0	0	0	0
<b>TC-LG1</b>	-5,00	0	0	0	0	0	0

---

**Anexo C:** Se menciona la profundidad (Prof.) a la que fueron extraídas las muestras, junto a las abundancias absolutas de las distintas especies y las secciones reconocidas en la localidad Estación Río Salado

	Muestra	Prof	Hp	Ha	Bp	Sm	Uc	An	Dh	Pc	Total
	TC-ES52	0,00	7	0	0	0	0	0	0	0	7
	TC-ES51	-0,05	14	0	0	1	0	0	0	0	15
	TC-ES50	-0,10	37	0	0	0	0	0	0	0	37
	TC-ES49	-0,15	67	0	0	0	0	0	0	0	67
	TC-ES48	-0,20	131	0	0	0	0	0	0	0	131
	TC-ES47	-0,25	120	0	0	0	0	0	0	0	120
	TC-ES46	-0,30	58	0	3	0	0	0	0	0	61
	TC-ES45	-0,35	123	0	6	0	1	0	0	0	130
	TC-ES44	-0,40	119	0	1	0	3	0	0	0	123
Sector 3	TC-ES43	-0,45	289	0	1	1	2	0	0	0	293
	TC-ES42	-0,50	519	0	2	1	2	0	0	0	524
	TC-ES41	-0,55	1208	0	3	2	1	0	0	0	1214
	TC-ES40	-0,60	1388	0	0	3	0	0	0	0	1391
	TC-ES39	-0,65	996	8	12	3	1	0	0	0	1020
	TC-ES38	-0,70	856	0	8	2	2	4	0	0	872
	TC-ES37	-0,75	699	0	5	1	2	0	0	0	707
	TC-ES36	-0,80	228	0	3	1	3	0	0	0	235
Sector 2	TC-ES35	-0,85	1073	0	5	1	0	0	0	0	1079
	TC-ES34	-0,90	363	0	13	10	0	0	0	0	386
	TC-ES33	-0,95	2237	0	1	0	0	0	0	0	2238
	TC-ES32	-1,00	2469	0	2	1	0	0	0	0	2472
	TC-ES31	-1,05	1931	0	2	2	0	0	0	0	1935
	TC-ES30	-1,10	530	0	7	1	1	0	0	0	539
	TC-ES29	-1,15	175	0	0	0	0	0	0	0	175
	TC-ES28	-1,20	961	0	0	0	0	0	0	0	961
	TC-ES27	-1,25	384	0	2	1	0	0	0	0	387
	TC-ES26	-1,30	35	0	0	0	0	0	0	0	35
	TC-ES25	-1,35	721	0	3	0	0	0	0	0	724
	TC-ES24	-1,40	275	2	0	0	0	0	1	0	278

Anexos

	TC-ES23	-1,45	356	0	1	0	0	0	0	0	357
	TC-ES22	-1,50	345	0	2	0	0	0	0	0	347
Sector 1	TC-ES21	-1,55	740	0	9	1	0	0	0	0	750
	TC-ES20	-1,60	742	0	20	0	0	0	0	0	762
	TC-ES19	-1,65	601	0	21	2	1	0	0	1	626
	TC-ES18	-1,70	1100	0	37	12	0	0	0	0	1149
	TC-ES17	-1,75	669	0	42	17	0	0	0	0	728
	TC-ES16	-1,80	623	0	40	8	0	0	0	0	671
	TC-ES15	-1,85	292	0	22	35	0	0	0	0	349
	TC-ES14	-1,90	141	0	13	23	0	0	0	0	177
	TC-ES13	-1,95	42	0	1	8	0	0	0	0	51
	TC-ES12	-2,00	16	0	1	3	0	0	0	0	20
	TC-ES11	-2,05	83	0	1	5	0	0	0	0	89
	TC-ES10	-2,10	47	0	0	2	0	0	0	0	49
	TC-ES9	-2,15	7	0	2	0	0	0	0	0	9
	TC-ES8	-2,20	11	2	0	1	0	0	0	0	14
	TC-ES7	-2,25	50	0	2	7	0	0	0	0	59
	TC-ES6	-2,30	4	0	0	0	0	0	0	0	4
	TC-ES5	-2,35	2	1	1	0	0	0	0	0	4
	TC-ES4	-2,40	5	1	0	0	0	0	0	0	6
	TC-ES3	-2,45	7	0	1	0	0	0	0	0	8
TC-ES2	-2,50	4	1	0	1	0	0	0	0	6	
TC-ES1	-2,55	1	0	1	1	0	0	0	0	3	

## Anexos

**Anexo D:** Se menciona la profundidad (Prof.) a la que fueron extraídas las muestras, junto a las abundancias absolutas de las distintas especies y las secciones reconocidas en la localidad Los Horneros

	Muestra	Profundidad	Hp	Ha	Bp	Sm	Total
	TC-LH29	0,00	0	0	0	0	0
	TC-LH28	-0,05	0	0	0	0	0
	TC-LH27	-0,10	0	0	0	0	0
	TC-LH26	-0,15	0	0	0	0	0
Sector 1	TC-LH25	-0,20	1	0	0	0	1
	TC-LH24	-0,25	2	1	0	0	3
	TC-LH23	-0,30	11	0	0	1	12
	TC-LH22	-0,35	4	1	0	0	5
	TC-LH21	-0,40	2	1	1	0	4
	TC-LH20	-0,45	2	1	0	0	3
	TC-LH19	-0,50	2	1	0	1	4
	TC-LH18	-0,55	1	0	0	0	1
	TC-LH17	-0,60	1	1	0	0	2
		TC-LH16	-0,65	0	0	0	0
	TC-LH15	-0,70	1	0	0	0	1
	TC-LH14	-0,75	0	0	0	0	0
	TC-LH13	-0,80	0	0	0	0	0
	TC-LH12	-0,85	0	0	0	0	0
	TC-LH11	-0,90	0	0	0	0	0
	TC-LH10	-0,95	0	0	0	0	0
	TC-LH9	-1,00	0	0	0	0	0
	TC-LH8	-1,05	2	0	0	0	2
	TC-LH7	-1,10	0	0	0	0	0
	TC-LH6	-1,15	0	0	0	0	0
	TC-LH5	-1,20	0	0	0	0	0
	TC-LH4	-1,25	1	0	0	0	1
	TC-LH3	-1,30	0	0	0	0	0
	TC-LH2	-1,35	0	0	0	0	0
	TC-LH1	-1,40	0	0	0	0	0

**Anexo E:** Se menciona la profundidad (Prof.) a la que fueron extraídas las muestras, junto a las abundancias absolutas de las distintas especies y las secciones reconocidas en la localidad Puente Romero

	Muestra	Profundidad	Hp	Bp	Sm	Uc	An	Pc	Total
	TC-PR54	0,00	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR53	-0,05	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR52	-0,10	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR51	-0,15	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR50	-0,20	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR49	-0,25	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR48	-0,30	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR47	-0,35	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR46	-0,40	0	0	0	0	0	0	0
<b>Sector 3</b>	TC-PR45	-0,45	2	0	0	0	0	0	2
	TC-PR44	-0,50	8	3	0	1	1	1	13
	TC-PR43	-0,55	42	3	1	1	0	0	47
	TC-PR42	-0,60	58	2	0	1	0	0	61
	TC-PR41	-0,65	40	2	0	2	0	0	44
	TC-PR40	-0,70	45	2	0	0	0	0	47
	TC-PR39	-0,75	40	8	1	3	0	2	54
	TC-PR38	-0,80	9	0	0	0	0	0	9
	TC-PR37	-0,85	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR36	-0,90	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR35	-0,95	0	0	0	0	0	0	0
<b>Sector 2</b>	TC-PR34	-1,00	5	2	0	0	0	0	7
	TC-PR33	-1,05	10	0	1	0	0	0	11
	TC-PR32	-1,10	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR31	-1,15	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR30	-1,20	2	0	0	0	0	0	2
	TC-PR29	-1,25	1	0	0	0	0	0	1
	TC-PR28	-1,30	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR27	-1,35	1	0	0	0	0	0	1
	TC-PR26	-1,40	1	0	0	0	0	0	1

Anexos

Sector 1	TC-PR25	-1,45	1	0	0	0	0	0	1
	TC-PR24	-1,50	16	0	0	0	0	0	16
	TC-PR23	-1,55	43	0	0	0	0	0	43
	TC-PR22	-1,60	76	1	1	0	0	0	78
	TC-PR21	-1,65	87	0	1	0	0	0	88
	TC-PR20	-1,70	114	0	0	0	0	0	114
	TC-PR19	-1,75	97	1	2	0	0	0	100
	TC-PR18	-1,80	18	0	0	0	0	0	18
	TC-PR17	-1,85	19	0	2	0	0	0	21
	TC-PR16	-1,90	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR15	-1,95	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR14	-2,00	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR13	-2,05	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR12	-2,10	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR11	-2,15	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR10	-2,20	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR9	-2,25	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR8	-2,30	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR7	-2,35	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR6	-2,40	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR5	-2,45	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR4	-2,50	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR3	-2,55	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR2	-2,60	0	0	0	0	0	0	0
	TC-PR1	-2,65	0	0	0	0	0	0	0

**Abreviaturas:** AP1 y 2=abundancia promedio en cada localidad analizada; DIP=disimilitud promedio, Dis/SD: disimilitud y desviación estándar, CTB=contribución porcentual; ACM=porcentaje acumulativo.

<b>Especies</b>	<b>AP1</b>	<b>AP2</b>	<b>DIP</b>	<b>Diss/SD</b>	<b>CTB%</b>	<b>ACM.%</b>
	<b>Loc BV</b>	<b>Loc LH</b>	disimilitud promedio=58,46**			
Hp	4,61	1,09	29,40	2,02	50,28	50,28
Ha	2,67	0,35	15,84	1,61	27,10	77,38
Bp	1,18	0,06	6,91	0,80	11,82	89,20
Sm	0,56	0,12	6,25	0,71	10,70	99,89
	<b>Loc BV</b>	<b>Loc ES</b>	disimilitud promedio=38,19**			
Ha	2,67	0,12	14,16	2,16	37,07	37,07
Hp	4,61	4,96	9,54	0,90	24,99	62,06
Bp	1,18	1,16	8,09	1,31	21,20	83,25
Sm	0,56	0,80	5,25	1,05	13,74	97,00
	<b>Loc LH</b>	<b>Loc ES</b>	disimilitud promedio=61,08**			
Hp	1,09	4,96	35,80	1,91	58,61	58,61
Bp	0,06	1,16	10,46	1,16	17,13	75,74
Sm	0,12	0,80	7,98	0,96	13,07	88,81
Ha	0,35	0,12	5,01	0,76	8,20	97,01
	<b>Loc BV</b>	<b>Loc LG</b>	disimilitud promedio=41,84			
Ha	2,67	0,14	12,85	2,02	30,72	30,72
Hp	4,61	5,12	11,23	0,99	26,84	57,56
Sm	0,56	1,51	9,52	1,04	22,76	80,31
Bp	1,18	2,07	8,11	0,89	19,38	99,69
	<b>Loc LH</b>	<b>Loc LG</b>	disimilitud promedio=71,62**			
Hp	1,09	5,12	35,97	2,99	26,84	57,56
Bp	0,06	2,07	16,68	1,44	23,29	73,51
Sm	0,12	1,51	15,38	1,26	21,48	94,99
	<b>Loc ES</b>	<b>Loc LG</b>	disimilitud promedio=31,26			
Hp	4,96	5,12	11,12	1,16	35,58	35,58
Bp	1,16	2,07	9,66	1,37	30,92	66,49
Sm	0,80	1,51	8,04	1,12	25,72	92,21
	<b>Loc BV</b>	<b>Loc PR</b>	disimilitud promedio=50,12**			
Hp	4,61	2,76	26,02	1,44	51,92	51,92
Ha	2,67	0,00	12,04	1,08	24,01	75,93
Sm	0,56	0,25	6,15	0,80	12,28	88,21
Bp	1,18	0,47	4,90	0,78	9,77	97,98
	<b>Loc LH</b>	<b>Loc PR</b>	disimilitud promedio=53,98**			
Hp	1,09	2,76	31,53	1,57	58,41	58,41
Ha	0,35	0,00	9,92	1,04	18,38	76,79
Sm	0,12	0,25	5,47	0,76	10,13	86,92
Bp	0,06	0,47	5,46	0,68	10,12	97,04
	<b>Loc ES</b>	<b>Loc PR</b>	disimilitud promedio=44,36**			
Hp	4,96	2,76	23,94	1,61	53,97	53,97
Bp	1,16	0,47	8,17	1,16	18,43	72,39
Sm	0,80	0,25	6,62	0,93	14,92	87,31
Uc	0,20	0,20	2,92	0,78	6,59	93,90
	<b>Loc LG</b>	<b>Loc PR</b>	disimilitud promedio=47,94			
Hp	5,12	2,76	19,83	1,53	41,38	41,38
Bp	2,07	0,47	11,93	1,23	24,89	66,26
Sm	1,51	0,25	11,64	1,07	24,28	90,54

**Anexo F:** Especies que más contribuyen a la disimilitud entre localidades \*\*diferencias significativas p<0,05.

<b>Loc Buena Vista de Guerrero</b>						
<b>Especies</b>	<b>AP1</b>	<b>AP2</b>	<b>DIP</b>	<b>Diss/SD</b>	<b>CTB%</b>	<b>ACM.%</b>
	<b>Unidad C</b>	<b>Unidad D</b>	disimilitud promedio=24,54**			
Bp	2,80	0,89	7,35	1,97	29,96	29,96
Ha	3,44	4,68	6,95	1,46	28,32	58,27
Hp	6,40	5,89	3,21	1,23	13,08	71,36
Sm	1,02	0,48	2,98	1,41	12,13	83,49
Ab	0,00	0,42	1,59	0,70	6,48	89,97
Ac	0,00	0,31	1,20	0,60	4,91	94,88
	<b>Unidad C</b>	<b>Unidad B</b>	disimilitud promedio=63,69**			
Hp	6,40	2,28	25,54	2,49	40,10	40,10
Ha	3,44	0,65	16,76	2,20	26,31	66,41
Bp	2,80	0,09	15,99	3,50	25,10	91,51
	<b>Unidad D</b>	<b>Unidad B</b>	disimilitud promedio=63,18**			
Ha	4,68	0,65	25,23	2,51	39,93	39,93
Hp	5,89	2,28	23,24	2,19	36,78	76,72
Bp	0,89	0,09	5,12	1,28	8,11	84,82
Sm	0,48	0,25	3,01	1,06	4,76	89,58
Ab	0,42	0,00	2,63	0,69	4,17	93,75
<b>Loc Las Gaviotas</b>						
	<b>Unidad C</b>	<b>Unidad B</b>	disimilitud promedio=35,44			
Sm	1,13	2,67	11,51	1,23	32,47	32,47
Bp	2,07	2,07	11,28	1,60	31,82	64,29
Hp	5,10	5,18	9,17	1,62	25,88	90,17
<b>Loc Estación Río Salado</b>						
	<b>Unidad C</b>	<b>Unidad B</b>	disimilitud promedio=53,86**			
Hp	5,64	2,12	31,58	2,18	58,64	58,64
Bp	1,34	0,43	9,21	1,33	17,10	75,73
Sm	0,86	0,53	7,22	1,09	13,40	89,14
Ha	0,08	0,32	3,34	0,78	6,20	95,33
<b>Loc Los Horneros</b>						
	<b>Unidad C</b>	<b>Unidad B</b>	disimilitud promedio=45,82			
Hp	4,67	1,86	30,90	1,14	67,44	67,44
Ha	0,33	0,71	9,39	0,85	20,49	87,93
Sm	0,33	0,14	3,60	0,65	7,86	95,79
	<b>Unidad C</b>	<b>Unidad A</b>	disimilitud promedio=43,23			
Hp	4,67	1,50	33,26	1,04	76,93	76,93
Ha	0,33	0,00	7,50	0,64	17,35	94,28
	<b>Unidad B</b>	<b>Unidad A</b>	disimilitud promedio=36,87			
Hp	1,86	1,50	16,80	1,00	45,57	45,57
Ha	0,71	0,00	14,83	1,37	40,22	85,79
Bp	0,14	0,00	2,62	0,39	7,10	92,90
<b>Loc Puente Romero</b>						
	<b>Unidad B</b>	<b>Unidad C</b>	disimilitud promedio=47,15			
Hp	2,64	2,94	24,02	1,38	50,94	50,94
Uc	0,10	1,04	12,43	1,48	26,36	77,30
Bp	0,00	0,51	5,64	1,01	11,96	89,26
Sm	0,31	0,15	4,04	0,80	8,57	97,83

**Anexo G:** Especies que más contribuyen a la disimilitud entre unidades de una misma localidad.

\*\*diferencias significativas  $p < 0,05$ .

<b>Unidad B</b>						
<b>Especies</b>	<b>AP1</b>	<b>AP2</b>	<b>DIP</b>	<b>Diss/SD</b>	<b>CTB%</b>	<b>ACM.%</b>
	<b>Loc. BV</b>	<b>Loc. LG</b>	disimilitud promedio=60,36			
Hp	2,28	5,18	21,54	1,60	35,68	35,68
Sm	0,25	2,67	19,58	1,93	32,44	68,13
Bp	0,09	2,07	13,15	1,02	21,78	89,91
Ha	0,65	0,55	6,09	1,21	10,09	100
<b>Unidad C</b>						
	<b>Loc. BV</b>	<b>Loc. LG</b>	disimilitud promedio=34,12**			
Ha	3,44	0,00	15,67	3,52	45,92	45,92
Hp	6,40	5,10	6,93	1,05	20,32	66,24
Bp	2,80	2,07	6,01	1,05	17,61	83,85
Sm	1,02	1,13	5,33	1,34	15,61	99,47
	<b>Loc. BV</b>	<b>Loc. ES</b>	disimilitud promedio=36,02**			
Ha	3,44	0,08	15,35	3,28	42,61	42,61
Bp	2,80	1,34	8,36	1,51	23,22	65,86
Hp	6,40	5,64	6,37	1,00	17,68	83,51
Sm	1,02	0,86	4,45	1,34	12,36	95,87
	<b>Loc. LG</b>	<b>Loc. ES</b>	disimilitud promedio=29,18			
Hp	5,10	5,64	10,25	1,15	35,14	35,14
Bp	2,07	1,34	9,37	1,42	32,10	67,24
Sm	1,13	0,86	7,28	1,16	24,96	92,20
	<b>Loc BV</b>	<b>Loc LH</b>	disimilitud promedio=78,71**			
Hp	6,40	4,67	30,17	3,60	38,33	38,33
Ha	3,44	0,33	18,46	3,48	23,45	61,77
Bp	2,80	0,00	16,32	3,98	20,73	82,50
	<b>Loc LG</b>	<b>Loc LH</b>	disimilitud promedio=73,59			
Hp	5,10	4,67	33,29	2,46	45,24	45,24
Bp	2,07	0,00	16,32	1,94	22,18	67,42
Sm	1,13	0,86	8,14	0,99	11,06	78,48
	<b>Loc ES</b>	<b>Loc LH</b>	disimilitud promedio=69,75**			
Hp	5,64	4,67	38,04	2,43	54,53	54,53
Bp	1,34	0,00	10,13	1,27	14,52	69,05
Sm	0,86	0,86	6,57	0,94	9,41	78,46
	<b>Loc BV</b>	<b>Loc PR</b>	disimilitud promedio=56,27**			
Hp	6,40	2,94	19,73	2,26	35,07	35,07
Ha	3,44	0,00	18,53	3,96	32,92	68,00
Bp	2,80	1,04	10,05	1,74	17,86	85,86
Sm	1,02	0,15	4,98	1,41	8,85	94,71
	<b>Loc LG</b>	<b>Loc PR</b>	disimilitud promedio=41,80			
Hp	5,10	2,94	18,98	1,57	45,41	45,41
Bp	2,07	1,04	11,20	1,54	26,78	72,19
Sm	1,13	0,15	7,37	0,95	17,62	89,81
Uc	0,00	0,51	3,64	3,64	8,71	98,52
	<b>Loc ES</b>	<b>Loc PR</b>	disimilitud promedio=43,06**			
Hp	5,64	2,94	23,05	1,56	53,53	53,53
Bp	1,34	1,04	8,43	1,32	19,58	73,12
Sm	0,86	0,15	6,00	0,92	13,93	87,05
Uc	0,25	0,51	4,01	1,03	9,30	96,36
	<b>Loc LH</b>	<b>Loc PR</b>	disimilitud promedio=56,39			
Hp	4,67	2,94	22,24	1,57	39,44	39,44
Bp	0,00	1,04	12,04	1,57	21,35	87,32

## Anexos

---

---

Ha	0,33	0,00	3,18	0,65	5,65	66,44
----	------	------	------	------	------	-------

**Anexo H:** Especies que más contribuyen a la disimilitud entre unidades de distintas localidades.

\*\*diferencias significativas  $p < 0,05$ .