



FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PAMPA

Tesina presentada para obtener el grado académico de
LICENCIADO EN GEOLOGÍA

COMUNIDADES DE ORGANISMOS INCRUSTANTES Y PERFORANTES
ASOCIADAS A PECTÍNIDOS: *Reticulochlamys proximus* (Ihering) UN CASO DE
ESTUDIO DEL MIOCENO DE PATAGONIA, ARGENTINA

MARÍA BELÉN NATIVIDAD CÓRDOBA

SANTA ROSA (LA PAMPA)

ARGENTINA

2012

PREFACIO

Esta Tesina es presentada como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Licenciado en Geología, de la Universidad Nacional de La Pampa y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad ni en otra Institución Académica. Se llevó a cabo en la Cátedra de Análisis de Cuencas, dependiente del Departamento de Ciencias Naturales, durante el período comprendido entre el 12 de junio de 2011 y el 12 de marzo de 2012, bajo la dirección de Ana Parras.

En primer lugar quiero agradecer a mi familia, en especial a mi mamá Marta, que realizó su máximo esfuerzo para que cumpliera con mis estudios y que ha “puesto” y “pone” el hombro incondicionalmente en todas las ocasiones, es mi modelo a seguir en la vida. A mis sobrinos, mis cuñados y mis suegros, que siempre me apoyaron e incentivaron. A mis hermanos José y Marie, quienes además de brindarme su apoyo, me ayudaron en la realización de esta tesina. A Felipe, que es mi soporte, mi cable a tierra, que tiene siempre una palabra de aliento y la paciencia necesaria y que ha pasado noches y días ayudándome en este trabajo. A Paola, por ayudarme con las herramientas estadísticas. A mis amigos de la vida y de la carrera, a los profesores del departamento y por sobre todo a la Dra. Ana Parras, quien me ha guiado, ha dedicado horas, esfuerzo, paciencia con gran cordialidad y amabilidad, es para mí un honor haber trabajado bajo su dirección y haber aprendido tanto de ella.

12 de marzo de 2012

Departamento de Ciencias Naturales

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PAMPA

RESUMEN

Las sedimentitas de la Formación Monte León (Mioceno temprano), aflorantes en la costa de la provincia de Santa Cruz (Patagonia, Argentina), presentan una diversa fauna de pectínidos. Estos, junto con las ostras, constituyen uno de los sustratos duros con mayor potencial de preservación, brindando un excelente registro de las comunidades de esclerobiontes asociadas. El análisis de la riqueza y abundancia de éstos sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering) reveló la presencia de a) endobiontes: hongos, algas (*Dendrina* isp.), esponjas (*Entobia* isp.), poliquetos (*Maeandropolydora* isp., *Caulostrepsis* isp.), bivalvos (*Gastrochaenolites* isp.), gasterópodos (*Oichnus paraboloides*), briozoos (*Pennatichnus* isp., *Pinaceocladichnus* isp.), braquiópodos (*Podichnus* isp.), cirripedios (*Rogerella* isp.); b) epibiontes: foraminíferos, poliquetos (Serpulidae indet.), bivalvos (Anomiidae indet.), briozoos (*Leptichnus* isp., Cheilostomata indet., Cyclostomata indet.), cirripedios (Balanomorpha indet.) y; c) organismos vágiles: gasterópodos (*Radulichnus* isp.). A excepción de los serpúlidos perforantes, los taxa e icnotaxa afectan individualmente a menos del 36% de las valvas. No hay preferencia por alguna valva en particular, excepto por *Leptichnus* isp., que se encuentra preferentemente sobre la izquierda. Considerando el tipo de superficie, hay preferencia de los endobiontes por establecerse sobre las superficies externas. La distribución de los esclerobiontes, en conjunto con el análisis sedimentológico y tafonómico, evidencia el desarrollo de concentraciones biogénicas, en condiciones de baja energía y baja tasa de sedimentación, en Restinga Norte; y de concentraciones sedimentológicas, en condiciones de alta energía, en Cabeza de León. La comunidad de esclerobiontes sobre *R. proximus* (Ihering) muestra diferencias con las comunidades establecidas sobre *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann), que podrían deberse a la variación temporal de los niveles portadores o a diferencias en el espesor y tamaño de las valvas de los organismos hospedantes.

ABSTRACT

Rocks assigned to the Monte León Formation (early Miocene) and exposed along the coast of the province of Santa Cruz (Patagonia, Argentina) carry a diverse fauna of pectinids. These mollusks, together with the oysters, provide a hard substrate with high preservation potential and constitute an excellent record of the associated sclerobiont communities. Analysis of richness and abundance of these communities on *Reticulochlamys proximus* (Ihering) revealed the presence of a) endobionts: fungi, algae (*Dendrina* isp.), sponges (*Entobia* isp.), polychaetes (*Maeandropolydora* isp., *Caulostrepsis* isp.), bivalves (*Gastrochaenolites* isp.), gastropods (*Oichnus paraboloides*), bryozoans (*Pennatichnus* isp., *Pinaceocladichnus* isp.), brachiopods (*Podichnus* isp.), cirripedians (*Rogerella* isp.); b) epibionts: foraminifera, polychaetes (Serpulidae indet.), bivalves (Anomiidae indet.), bryozoans (*Leptichnus* isp., Cheilostomata indet., Cyclostomata indet.), cirripedians (Balanomorpha indet.), and c) vagile organisms: gastropods (*Radulichnus* isp.). Except for boring serpulids, these taxa and ichnotaxa affect less than 36% of the valves. No preference for a particular valve was recorded, except in the case of *Leptichnus* isp., which is found mainly on the left valve. Endobionts show a preference for the external surfaces. The distribution of sclerobionts, together with the taphonomic and sedimentologic analyses reveals the development of biogenic concentrations, with low energy conditions and low sedimentation rate at Restinga Norte. Sedimentologic concentrations developed in high energy conditions were recorded at Cabeza de León. The sclerobiont community on *R. proximus* (Ihering) shows differences respect of those established on *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann). These differences could be attributed to different age off the beds involved or to differences in shell thickness and size.

INDICE

PREFACIO	ii
RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN	1
1.1. MOTIVACIÓN E IMPORTANCIA DEL PROBLEMA	1
1.2. AREA DE ESTUDIO	3
1.3. OBJETIVOS	3
1.3.1. Generales	3
1.3.2. Particulares	4
1.4. HIPÓTESIS	5
CAPÍTULO 2: METODOLOGÍA DE ESTUDIO	6
2.1. INTRODUCCIÓN	6
2.2. DETALLES DE LAS TAREAS REALIZADAS Y MÉTODOS EMPLEADOS	6
2.2.1. Tareas y métodos de laboratorio	6
2.2.2. Tareas y métodos de gabinete	8
CAPÍTULO 3: ESTRATIGRAFÍA Y SEDIMENTOLOGÍA	11
3.1. MARCO GEOLÓGICO Y ANTECEDENTES	11
3.2. DESCRIPCIÓN DE LAS SECCIONES	15
3.2.1. Sección Restinga Norte	15
3.2.2. Sección Cabeza de León	17
3.3. DESCRIPCIÓN DE LOS NIVELES PORTADORES DE <i>Reticulochlamys proximus</i> (Ihering)	19
3.3.1. Restinga Norte 1	19
3.3.2. Restinga Norte 2	20
3.3.3. Cabeza de León	20
3.4. ANÁLISIS TEXTURAL DE LOS NIVELES PORTADORES	21
CAPÍTULO 4: TAXONOMÍA, TAFONOMÍA Y PALEOBIOLOGÍA DEL ORGANISMO HOSPEDANTE	23
4.1. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA	23
4.2. ATRIBUTOS TAFONÓMICOS DE <i>Reticulochlamys proximus</i> (Ihering)	26
4.3. PALEOECOLOGÍA DE PECTÍNIDOS	28
CAPÍTULO 5: COMUNIDAD DE ESCLEROBIONTES SOBRE <i>Reticulochlamys proximus</i> (Ihering)	31
5.1. INTRODUCCIÓN	31
5.2. DESCRIPCIÓN DE LOS ESCLEROBIONTES	33
5.2.1. Endobiontes	33

5.2.1.1. Hongos	33
5.2.1.2. Algas	33
5.2.1.3. Esponjas	34
5.2.1.4. Poliquetos	36
5.2.1.5. Moluscos	38
5.2.1.6. Briozoos	41
5.2.1.7. Braquiópodos	43
5.2.1.8. Cirripedios	45
5.2.2. Epibiontes	45
5.2.2.1. Foraminíferos	45
5.2.2.2. Poliquetos	46
5.2.2.3. Moluscos	46
5.2.2.4. Briozoos	47
5.2.2.5. Cirripedios	51
5.2.3. Vágiles	51
5.2.3.1. Moluscos	51
5.3. DIVERSIDAD DE LAS COMUNIDADES DE ESCLEROBIONTES	53
5.4. DISTRIBUCIÓN DE LOS ESCLEROBIONTES	54
5.4.1. Según el tipo de valva (Izquierda/Derecha)	54
5.4.2. Según el tipo de superficie (Exterior/Interior)	56
5.4.3. Según las diferentes áreas de la valva considerada	58
5.5. COMPARACIÓN CON COMUNIDADES ESTABLECIDAS SOBRE OTROS SUSTRATOS ORGÁNICOS DE EDADES EQUIVALENTES EN PATAGONIA	58
CAPÍTULO 6: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	62
BIBLIOGRAFÍA CITADA	66
ANEXO I	75
ANEXO II	84

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

1.1. MOTIVACIÓN E IMPORTANCIA DEL PROBLEMA

Tanto los ambientes marinos actuales como los del pasado, poseen sustratos que son suficientemente firmes y consolidados como para ser perforados e incrustados. Estos sustratos duros varían en escala desde el tamaño de granos de arena gruesa hasta vastas extensiones de fondos marinos litificados, incluyendo tanto esqueletos de organismos vivos y muertos, como concreciones y clastos líticos. Cuando estos sustratos están presentes extensas áreas del fondo marino, que de otra manera serían estériles, pueden ser colonizadas por una amplia gama de organismos (Taylor y Wilson, 2003). Estos organismos, con una variedad de estrategias para adherirse y/o perforar el sustrato en el que habitan (*e.g.*, conchillas, rocas, maderas, *hardgrounds*), constituyen las llamadas comunidades de sustratos duros. Aquellos que lo hacen en particular sobre sustratos duros de origen orgánico, ya sea durante la vida de éstos como después de su muerte, reciben el nombre de epibiontes y endobiontes, cuando son incrustantes o perforantes respectivamente (Walker y Miller, 1992). El término esqueletobionte (*skeletobiont*) fue propuesto por Taylor y Wilson (2002; 2003) para incluir a ambos grupos. Otro componente de las comunidades asociadas a sustratos duros son los animales vágiles, tanto aquellos residentes permanentes que se mueven sobre la superficie del sustrato (*e.g.*, quitones), como aquellos temporarios (*e.g.*, peces). Taylor y Wilson (2002; 2003), propusieron el término esclerobionte (*sclerobiont*) para incluir a todos los organismos (perforantes, incrustantes y vágiles) habitando sobre cualquier clase de sustratos duros (orgánicos o inorgánicos).

El estudio de la fauna de organismos incrustantes y perforantes ha demostrado ser muy útil para estudios paleoecológicos. Estos conservan su posición original después de la fosilización permitiendo, mediante el estudio de su distribución espacial y de su orientación, interpretar el modo de vida de los organismos hospedantes (tanto bentónicos como nectónicos), como así también las relaciones interespecíficas entre los mismos (*e.g.*, Seilacher, 1960; Parras y Casadío, 2006; Mauna *et al.*, 2005; Casadío *et al.*, 2007; Rodrigues *et al.*, 2008; Luci, 2010). Asimismo, mediante el estudio de la preferencia de los epibiontes y endobiontes por alguna de las valvas, por algún sector de las mismas, o por su superficie externa o interna, se puede determinar si los mismos se establecieron en vida o lo hicieron después de la muerte del organismo. El registro de la orientación de los epibiontes y endobiontes puede proveer además, información sobre la orientación en vida

de su hospedante (e.g. Seilacher, 1960; Mauna *et al.*, 2005; Luci, 2010). El estudio de las diferentes comunidades de colonizadores sobre el mismo sustrato, permite también hacer interpretaciones de las sucesiones ecológicas y de las interacciones competitivas, constituyendo un aporte al conocimiento evolutivo de comunidades asociadas a este tipo de sustratos (Taylor y Wilson, 2003).

Debido a que las comunidades cuyos organismos son preservados *in situ*, como las de epibiontes y endobiontes, poseen una alta fidelidad espacial (Taylor y Wilson, 2003; Rodland *et al.*, 2004), brindan valiosa información sobre el ambiente en el que vivieron, permitiendo completar estudios tafonómicos y sedimentológicos (e.g., Mauna *et al.*, 2005; Luci, 2010). En este sentido aquellos epibiontes estenotópicos (con tolerancias ambientales limitadas), tales como briozoos y corales, brindan una información muy precisa sobre las características físico-químicas del ambiente, en tanto los euritópicos (tolerantes a las variaciones ambientales), se caracterizan por presentar asociaciones de baja diversidad y elevada abundancia de individuos, pudiendo ser indicativo de condiciones de estrés ambiental.

Las menciones de organismos perforantes e incrustantes en el Oligoceno/Mioceno de Patagonia son escasas y se reducen a estudios realizados sobre ostras (Mauna *et al.*, 2005; Parras y Casadío, 2006) y braquiópodos (Rodrigues *et al.*, 2008), no existiendo información acerca de la riqueza, abundancia y relaciones ecológicas de comunidades de epibiontes y endobiontes sobre pectínidos.

La abundancia de *Reticulochlamys proximus* (Ihering, 1897), dentro de las sedimentitas de la Formación Monte León (Bertels, 1970) aflorante en la costa de la provincia de Santa Cruz (Figura 1), brinda una excelente oportunidad para conocer la diversidad de las comunidades de organismos incrustantes y perforantes que se establecieron sobre este tipo de sustratos duros, a comienzos del Neógeno. Asimismo, la determinación de la ubicación de los taxa y/o icnotaxa con respecto al tipo de valva (izquierda/derecha), a diferentes sectores dentro de la misma, o a su superficie exterior o interior, en conjunto con la determinación de los atributos tafonómicos de las concentraciones portadoras de *R. proximus* (Ihering), permitió conocer si los organismos incrustantes y perforantes se establecieron en vida del organismo hospedante o lo hicieron después de la muerte del mismo. A partir de esta información, se pudieron realizar comparaciones con los datos obtenidos por autores previos (Parras y Casadío, 2006) para las comunidades de organismos incrustantes y perforantes establecidas sobre la ostra *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann), que constituye otro de los sustratos duros orgánicos existentes en Patagonia

durante el límite Paleógeno/Neógeno. Los resultados alcanzados permiten incrementar el conocimiento sobre la diversidad de las comunidades de organismos incrustantes y perforantes sobre pectínidos, constituyendo un aporte al conocimiento evolutivo de comunidades asociadas a este tipo de sustratos. Asimismo estos resultados, en conjunto con la información estratigráfica y sedimentológica, permiten mejorar el conocimiento acerca de las condiciones paleoambientales existentes en Patagonia durante el comienzo del Neógeno, ajustando las reconstrucciones paleogeográficas previas para el área, en el lapso señalado.

1.2. AREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra dentro del Parque Nacional Monte León, situado en el Departamento Corpen Aike, entre las coordenadas 50° 12' y 50° 28' de latitud Sur y 68° 43' y 69° 11' de longitud Oeste (Figura 1), en la provincia de Santa Cruz, Argentina. El mismo posee una superficie de 61.000 has de sectores terrestres y costeros y alrededor de 700 km² de mar, lecho y subsuelo marino, abarcando algo más de 30 km de costa en línea recta de norte a sur. El área se encuentra dentro del ámbito tectónico de la cuenca Austral o de Magallanes, que se extiende en el extremo sur del continente Sudamericano.

Los especímenes de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) provienen de sedimentitas de la Formación Monte León en dos localidades: Restinga Norte (50° 19' 31,70'' S; 68° 52' 00,30'' O) y Cabeza de León (50° 21' 25,40'' S; 68° 53' 05,90'' O), ubicadas sobre los acantilados costeros (Figura 1).

1.3. OBJETIVOS

1.3.1. Generales

El objetivo general de esta tesina es mejorar el conocimiento acerca de la riqueza y abundancia de las comunidades de epibiontes y endobiontes existentes en latitudes altas del hemisferio sur, a comienzos del Neógeno, estableciendo las condiciones paleoambientales bajo las cuales se formaron. Esto contribuirá al conocimiento acerca de la fauna y los paleoambientes sedimentarios existentes en el sur de Patagonia durante este Período.

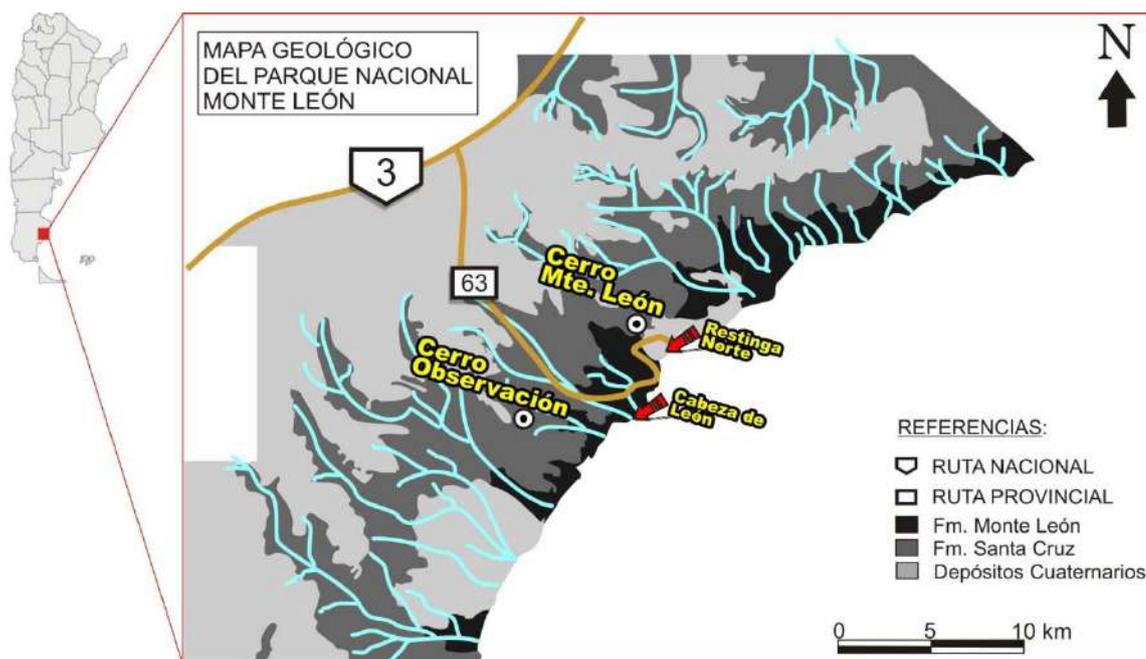


Figura 1. Mapa geológico del Parque Nacional Monte León, con la ubicación de las localidades de las cuales proceden los ejemplares de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) (modificado de Parras *et al.*, 2005).

1.3.2. Particulares

- Conocer la composición de las comunidades de epibiontes y endobiontes asociadas al pectínido *Reticulochlamys proximus* (Ihering), presente en la Formación Monte León
- Determinar la abundancia y ubicación de los epibiontes y endobiontes sobre los pectínidos
- Realizar un análisis cuantitativo de los patrones de distribución de los epibiontes y endobiontes sobre las valvas
- Verificar si existe preferencia en el establecimiento de epibiontes y endobiontes por la valva derecha o izquierda, por la superficie interna o externa, como así también por diferentes sectores de las mismas
- Verificar si existe preferencia en el establecimiento de los taxa e icnotaxa identificados, por la valva derecha o izquierda, por diferentes sectores de las mismas, como así también por su superficie interna o externa
- Comparar la composición y características de las comunidades registradas con la de aquellas de la misma edad descritas previamente para otros sustratos duros en Patagonia
- Describir las características estratigráficas y sedimentológicas de los estratos portadores de los pectínidos
- Mejorar el conocimiento de las condiciones paleoambientales dominantes durante la depositación de las sedimentitas de la Formación Monte León

1.4. HIPÓTESIS

- Las comunidades asociadas a *Reticulochlamys proximus* (Ihering), se establecieron durante la vida del organismo hospedante
- Las comunidades asociadas a *Reticulochlamys proximus* (Ihering) presentan particularidades con respecto a aquellas registradas en otros sustratos duros orgánicos presentes en sedimentitas de similar edad en Patagonia
- Las comunidades asociadas a *Reticulochlamys proximus* (Ihering) registran las condiciones ambientales existentes en el sur de Patagonia durante el Mioceno temprano

CAPÍTULO 2: METODOLOGÍA DE ESTUDIO

2.1. INTRODUCCIÓN

En este capítulo se detallan las tareas realizadas y los métodos empleados durante el desarrollo de esta tesina. Los trabajos incluyeron la identificación y cuantificación de epibiontes y endobiontes sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering), como así también el análisis sedimentológico de las sedimentitas portadoras. Se trabajó en las secciones de detalle previamente descritas e interpretadas por Julián (2006) y Parras *et al.* (en prensa), completando en laboratorio y gabinete la información acerca de los atributos estratigráficos, sedimentológicos, tafonómicos y paleoecológicos de los pectínidos y de sus niveles portadores, de acuerdo a lo propuesto por Kidwell *et al.* (1991). Treinta y tres valvas de *R. proximus* (Ihering) fueron seleccionados para el estudio. Treinta provienen de la localidad Restinga Norte (50° 19' 31,70'' S; 68° 52' 00,30'' O) y tres de la localidad Cabeza de León (50° 21' 25,40'' S; 68° 53' 05,90'' O) (Figura 1). En Restinga Norte, las muestras provienen de dos niveles, uno ubicado en la base de la sección, en la restinga dentro del ambiente intermareal y el otro a 2 m de la base. En Cabeza de León las muestras provienen de un solo nivel ubicado a 17,7 m de la base. En cada caso se consignó si los especímenes se encontraban en posición de vida, articulados o desarticulados, como así también el tipo de valva (derecha o izquierda). Muestras litológicas de los niveles portadores fueron seleccionadas para realizar análisis texturales.

2.2. DETALLE DE LAS TAREAS REALIZADAS Y MÉTODOS EMPLEADOS

La metodología puede diferenciarse en tareas y métodos de laboratorio y de gabinete.

2.2.1. Tareas y métodos de laboratorio:

Se realizaron observaciones del sedimento adherido a cada uno de los especímenes de *Reticulochlamys proximus* (Ihering), tomando muestras para análisis textural.

Cada ejemplar fue inmerso en una mezcla de agua oxigenada (peróxido de hidrógeno) de 100 volúmenes y agua en una relación 1:5 por un tiempo mayor o igual a 40 minutos, dependiendo del grado de cementación y de adhesión del sedimento a los mismos, con el objetivo de eliminar la materia orgánica aglutinante. Luego fueron lavados con agua para eliminar el resto de sedimento fino usando un cepillo y herramientas adecuadas, para no romper ni alterar la forma de las trazas o de la valva.

Los especímenes fueron registrados en la colección del Departamento de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Pampa, bajo los números GHUNLPam 11500-11527. Se realizó la descripción de cada ejemplar, registrando el tipo de valva (derecha o izquierda), si estaba completa o incompleta y la región o sector faltante. Se midió cada uno de los especímenes, utilizando los siguientes parámetros: Alto (H), Largo (L), Largo Auricular (LA), Ángulo Umbonal (AU) (Figura 2). Las medidas fueron tomadas sólo en aquellos individuos que presentaban completo el sector conteniendo el parámetro correspondiente. Los datos obtenidos fueron registrados en una planilla *Excel* y son presentados en la Tabla 2.

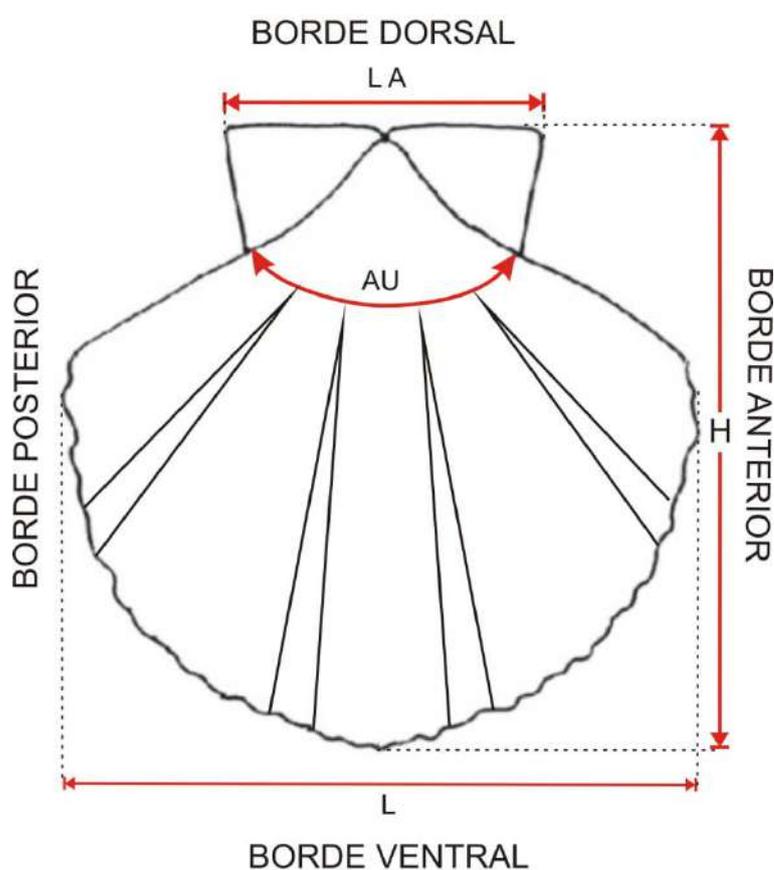


Figura 2. Parámetros morfológicos medidos en *Reticulochlamys proximus* (Ihering), en una vista exterior de la valva derecha: H, alto; L, largo; LA, largo auricular; AU, ángulo umbonal. Medidas en Tabla 2.

Se realizó la descripción tafonómica de cada ejemplar, incluyendo los siguientes índices: 1) Articulación: articulado, cuando las valvas están preservadas juntas; desarticulado, cuando solo se encuentra la valva izquierda o derecha; 2) Fragmentación: Grado I, conchilla entera, cuando se preserva por lo menos un 90-100 % de la misma; Grado II, conchilla moderadamente fragmentada, cuando se preserva un 50-90% de la misma y además ésta puede ser identificada como derecha o izquierda; Grado III, conchilla

muy fragmentada cuando se preserva menos del 50% de la misma o ésta no puede ser identificada como izquierda o derecha; 3) Corrosión: ausente; baja, cuando la ornamentación sólo se ve afectada en algunos sectores; moderada, cuando la ornamentación es aún visible, pero afecta tanto a las costillas mayores como a las estrías y a la ornamentación *shagreen* y; alta, cuando la ornamentación ha desaparecido. Los datos obtenidos son presentados en la Tabla 2.

Cada uno de los ejemplares fue observado bajo lupa binocular *Kyowa Optical Model SDZ-PL*, con el objetivo de identificar y localizar los organismos perforantes e incrustantes. Las observaciones, tanto de trazas de bioerosión como de los organismos incrustantes, se registraron en un esquema de la valva, dividido en 12 áreas o secciones de acuerdo al modelo propuesto por Ward y Thorpe (1991). El mismo es igual tanto para la valva derecha, como para la izquierda, así como también para las superficies internas y externas (Figura 3). Los datos fueron llevados a una planilla *Excel*, denotando con el 1 la presencia de las trazas u organismos en el sector observado, con el 0 la falta de la misma y con un sombreado, la inexistencia del sector (Anexo D). Se consignó además el número de muestra, la localidad, el tipo de valva (derecha o izquierda) y el tipo de superficie (interna o externa). Se tomaron fotografías de cada una de los taxa e icnotaxa presentes, utilizando una cámara Nikon Coolpix 4300.

Finalmente se procedió a la realización del análisis textural de los niveles portadores. Los datos obtenidos son presentados en la Tabla 1.

2.2.2. Tareas y métodos de gabinete:

Se procedió a la compilación y estudio de toda la información cartográfica y bibliográfica disponible acerca de los aspectos geológicos del área de estudio. Asimismo, se realizó la búsqueda de bibliografía específica acerca de organismos incrustantes y perforantes, paleoecología, tafonomía y sedimentología.

Se describieron los diferentes taxa e icnotaxa, cuantificando la presencia de los mismos y testeando su distribución estadísticamente. El número y porcentaje de especímenes perforados o incrustados en general y para cada uno de los diferentes taxa e icnotaxa fue calculado. La localización de los mismos fue ploteada sobre diagramas individuales para cada valva (izquierda/derecha), para cada superficie (interior/exterior) y para diferentes sectores dentro de las mismas.

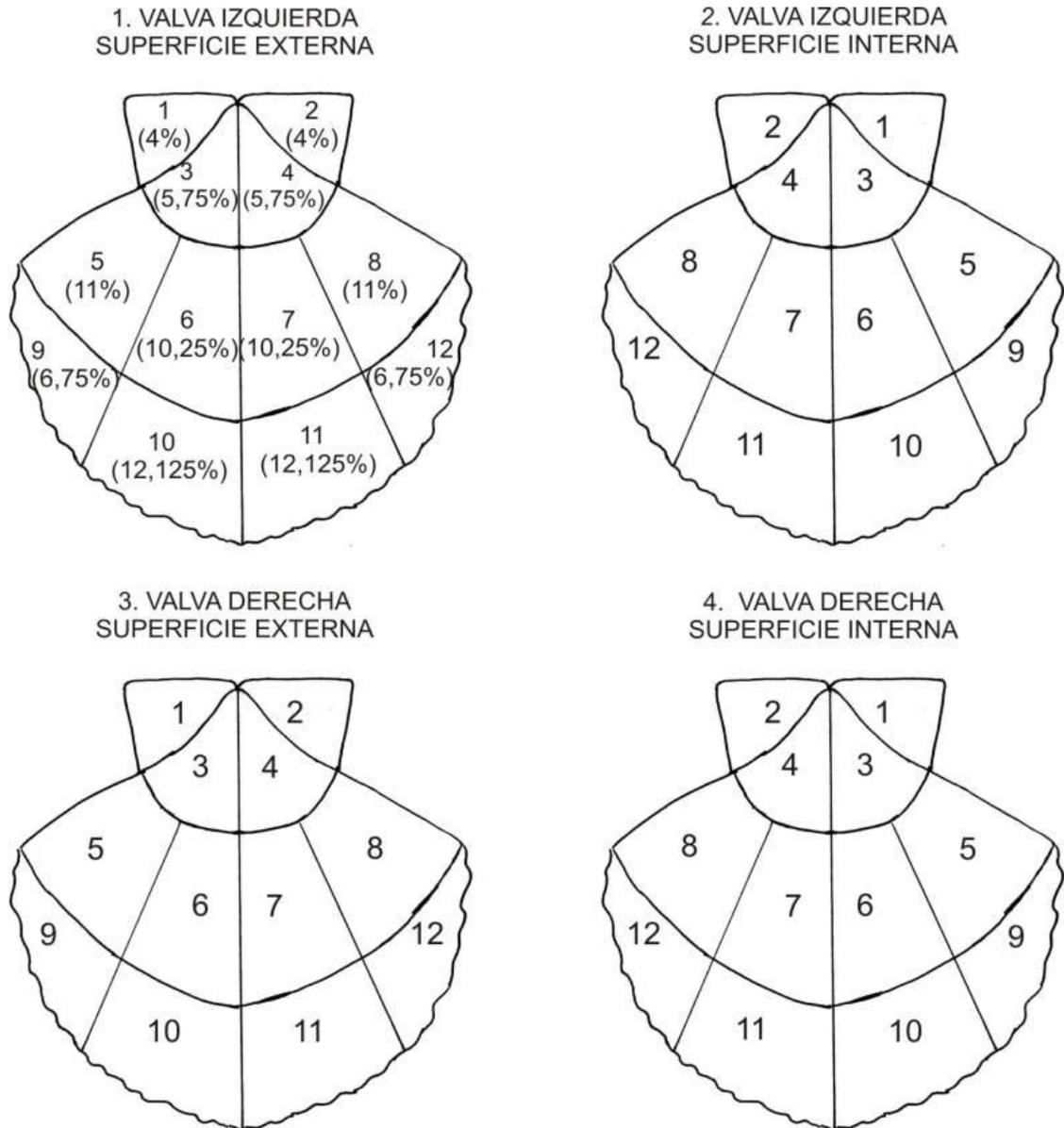


Figura 3. Sectores en los que se dividió la conchilla de *Reticulochlamys proximus* (Ihering), para la identificación y cuantificación de los epibiontes y endobiontes, siguiendo el esquema propuesto por Ward y Thorpe (1991). 1 y 2 corresponden a la superficie interna y externa de la valva izquierda; 3 y 4 corresponden a la superficie interna y externa de la valva derecha. En 1 se presentan los porcentajes que ocupan cada una de las secciones respecto del área total de la valva.

Para testear la hipótesis de que existe una relación entre el sector de la conchilla considerado y la presencia/ausencia de las diferentes taxa de organismos incrustantes o perforantes (es decir de que hay una colonización preferencial) se registró la presencia de organismos incrustantes y perforantes en cada uno de los sectores en que fue dividida la valva y la frecuencia de conchillas con diferentes taxa de organismos incrustantes y perforantes fue determinada para cada sector. Lo mismo fue realizado para las valvas derechas e izquierdas y para las superficies exterior e interior. Se confeccionaron tablas de contingencia y se realizaron test de Independencia (Chi-cuadrado) para determinar si esas

frecuencias se distribuían al azar, siguiendo la metodología propuesta por Parras y Casadío (2006). Restricciones metodológicas de este tipo de test requieren que todas las frecuencias esperadas sean mayores a 1 y que como máximo que el 20% de ellas sean menores a 5, por lo cual se realizaron los test usando solo los taxa que cumplían estos requisitos. Además para la comparación de sectores, éstos se reagruparon en cinco áreas, de superficies aproximadamente equivalentes. Resultando, para la valva derecha las áreas: D, Dorsal-Auricular (sectores 1 a 4); C, Central (sectores 6 y 7); A, Anterior (sectores 5 y 9); P, Posterior (8 y 12) y V, Ventral (10 y 11); y para la valva izquierda las áreas: D, Dorsal-Auricular (sectores 1 a 4); C, Central (sectores 6 y 7); A, Anterior (sectores 8 y 12); P, Posterior (5 y 9) y V, Ventral (10 y 11). Asimismo para el análisis estadístico se utilizaron solo los especímenes provenientes de los dos niveles de la localidad Restinga Norte (RN1 y RN2), por estar los mismos en su mayoría enteros y en posición de vida. Las hipótesis planteadas y los valores obtenidos son consignados en el Anexo II. El análisis estadístico de los datos obtenidos se realizó utilizando el programa SPSS Statistics 17.0.

Se compararon los resultados con los obtenidos por Parras y Casadío (2006) para comunidades de epibiontes y endobiontes sobre la ostra *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann), que constituye otro de los sustratos duros orgánicos existentes en Patagonia durante el límite Paleógeno/Neógeno.

Se procedió a la compilación y representación gráfica de toda la información obtenida y a la redacción de la Tesina de Licenciatura.

CAPÍTULO 3: ESTRATIGRAFÍA Y SEDIMENTOLOGÍA

3.1. MARCO GEOLÓGICO Y ANTECEDENTES

La cuenca Austral o de Magallanes se encuentra ubicada en el extremo austral de América del Sur, extendiéndose entre los 47° y 55° de latitud sur. El margen activo de la misma lo constituye la faja plegada y corrida Austral desarrollada al sudoeste, en el extremo austral de los Andes, entre los 51° y 54° de latitud sur (Ghiglione, 2002). Hacia el sur está delimitada por el límite entre la placa de Scotia y la Sudamericana y al noreste, por la Dorsal del Río Chico (Figura 4). El límite entre las placas Sudamericana y de Scotia, transcurre por la Dorsal Norte de Scotia. En el sector central de la Isla Grande de Tierra del Fuego este límite se extiende desde el lago Fagnano hasta la costa atlántica, representado por la falla transcurrente Magallanes-Fagnano, como una serie de bloques deprimidos y estructuras anticlinales desarrolladas a lo largo de la misma (Cunningham *et al.*, 1995).

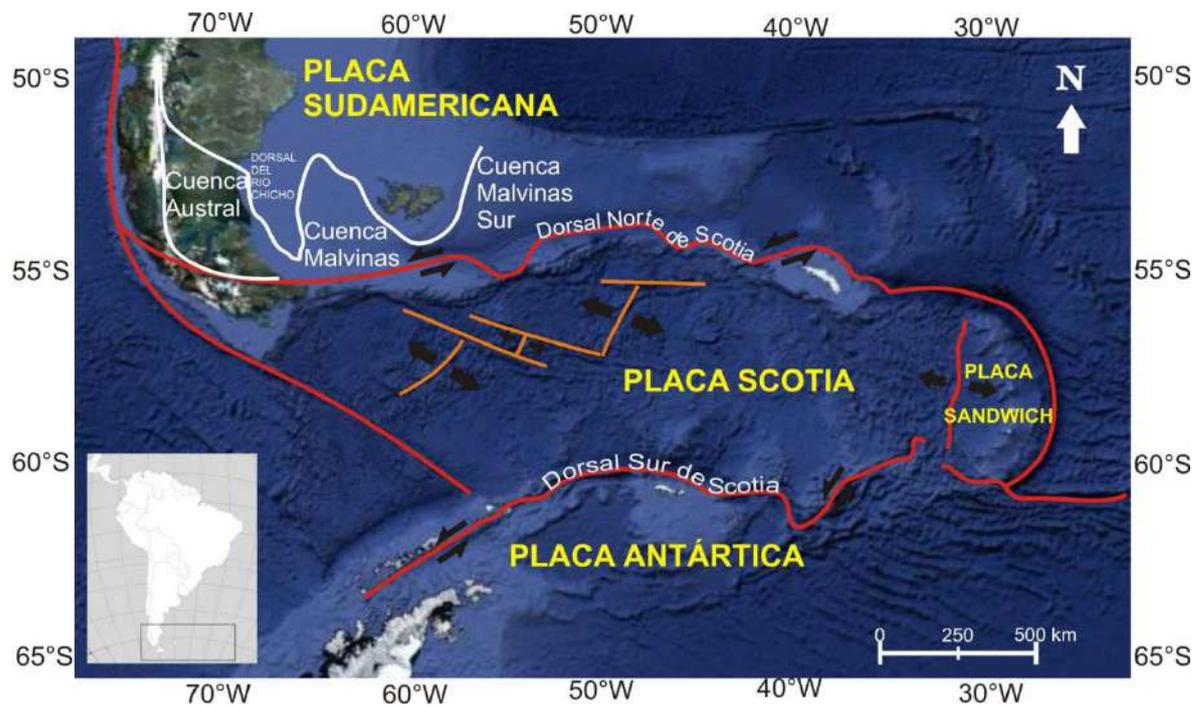


Figura 4. Borde sur de la placa Sudamericana, ubicación y límites de la cuenca Austral y cuencas vecinas Malvinas y Malvinas Sur (modificado de Ghiglione *et al.*, 2010). Límite de cuenca Austral tomado de Nullo *et al.*, 1999.

La cuenca Austral (Magallanes), como así también la de Malvinas y la de Malvinas Sur, ubicadas adyacentes al margen sur de la placa Sudamericana, tienen una historia tectónica y sedimentaria que, aunque común a las tres cuencas, es diacrónica (Galeazzi, 1998; Ghiglione *et al.*, 2010). Esto se debe a que durante el Paleógeno, como consecuencia del

avance de la deformación compresional y de la carga tectónica, los depocentros y las fuentes sedimentarias migraron hacia el continente (Barker, 2001; Galeazzi, 1998; Ghiglione, 2002; Ghiglione *et al.*, 2010).

El borde sur de la placa Sudamericana es un ámbito tectónico complejo. Por medio del mismo, la placa Sudamericana se relaciona, indirectamente, con la placa Antártica, a través de la placa de Scotia (Figura 4). A su vez la placa de Scotia limita al norte con la placa Sudamericana y al sur con la placa Antártica a través de dos bordes transformantes, localizados en la Dorsal Norte de Scotia y en la Dorsal Sur de Scotia respectivamente. Estas zonas de fracturas laterales se encuentran activas y por medio de ellas las tres placas (Sudamericana, Antártica y de Scotia) se mueven con velocidades diferentes. En la placa de Scotia, el movimiento de la placa se divide entre ambas dorsales, estimándose que la velocidad de movimiento en la dorsal sur es el doble que en la dorsal norte (Barker, 2001). Además de estas placas mayores, se encuentra en el área la placa Sandwich (Figura 4), una placa pequeña que limita al oeste con la placa de Scotia, moviéndose rápidamente hacia el este (Barker, 2001).

La historia de la convergencia en el margen sur o sudoccidental de América del Sur puede dividirse en distintas etapas que, si bien se desarrollaron bajo un estilo tectónico dominante, fueron influenciadas por la velocidad, el ángulo de subducción y la dirección de la convergencia o subducción de las placas afectadas (Somoza y Ghidella, 2005). Las cuencas sedimentarias asociadas a este margen, se han visto afectadas por esta evolución y han desarrollado su propia historia tectónica y sedimentaria. Ghiglione *et al.* (2010) reconocen en la evolución de la cuenca Austral, como así también en la de Malvinas y Malvinas sur, una etapa inicial de rifting (Triásico-Cretácico Temprano), otra de hundimiento térmico (*sag phase*, Cretácico Temprano) seguida por una etapa compresional (Cretácico Tardío-Paleógeno) y con posterioridad (Neógeno al presente), una etapa donde la deformación por transcurrancia es dominante.

La etapa de rifting se inició con la apertura del océano Atlántico. Este proceso dio lugar al volcanismo y al desarrollo de una cuenca marginal en un ámbito de intensa extensión de la corteza. Se generaron estructuras típicas extensionales representadas por valles de orientación predominantemente N-S, que se fueron rellenando de sedimentos continentales hasta marinos, con intercalaciones de materiales volcánicos y volcanoclásticos. La etapa de hundimiento térmico (cuenca de retroarco) se caracteriza por el establecimiento de un régimen marino, la disminución de la actividad volcánica y el espesamiento de las sucesiones sedimentarias. Durante la etapa de antepaís los sedimentos, que provenían de

las áreas emergentes de la Patagonia central y del Alto de Río Chico, comenzaron a progradar y a colmatar la cuenca, disminuyendo la superficie marina original. Varios eventos tectónicos de escala regional interrumpieron este proceso, estableciéndose dentro de la cuenca distintos ciclos sedimentarios, que se caracterizan por la migración de los depocentros marinos del noroeste al sudeste (Nullo *et al.*, 1999). Es así que durante esta etapa, la cuenca Austral, al igual que otros sectores de Argentina y Chile, fue cubierta por sedimentos de origen marino, correspondientes a distintas transgresiones marinas efímeras del Océano Atlántico. Estas transgresiones ocurrieron durante el Maastrichtiano-Daniano, Eoceno medio tardío, Oligoceno tardío-Mioceno temprano y Mioceno medio. Durante cada una de ellas, la plataforma continental, desarrollada en un margen pasivo, se extendió hacia el oeste formando la Plataforma Patagónica (Malumián y Nández, 2011).

Los sedimentos marinos depositados durante la transgresión del Oligoceno tardío al Mioceno temprano, han sido descriptos desde la costa sur de Argentina hasta la Cordillera de los Andes, conformando la unidad informalmente conocida como el “Patagoniano”. La misma se encuentra representada, en la cuenca Austral, por las formaciones San Julián (Bertels, 1970) y Monte León (Bertels, 1970) en la costa de Santa Cruz y por la Formación Centinela (Furque y Camacho, 1972) en la región andina. En la cuenca del Golfo de San Jorge, las sedimentitas se encuentran dentro de las formaciones Gaiman (Haller y Mendía, 1981) y Chenque (Bellosi, 1990). En Chile, estas rocas conforman la Formación Guadal (Frassinetti y Covacevich, 1999).

El basamento técnico de la región costera de la cuenca, está formado por los depósitos volcánicos jurásicos del Grupo Bahía Laura (Lesta y Ferello, 1972) (Dogger superior-Malm inferior), integrado por las formaciones Chon Aike (Stipanovic y Reig, 1956; Archangelsky, 1967) y La Matilde (Stipanovic y Reig, 1956; Archangelsky, 1967), que constituyen un complejo lávico-piróclástico interdigitado. La primera es una secuencia de ignimbritas, conglomerados y brechas volcánicas, y muy escasas tobas. La formación La Matilde, interdigitada con la anterior, está integrada fundamentalmente por tobas y tufitas. Estas rocas afloran al norte del área de estudio de este trabajo, en el ámbito del Macizo del Deseado, desde Puerto Deseado hasta Puerto San Julián (de Barrio *et al.*, 1999; Parras y Griffin, 2009).

Sobre el Grupo Bahía Laura, se depositó en forma discordante la Formación San Julián (Oligoceno tardío), que representa la unidad basal del “Patagoniano”. Esta sucesión predominantemente silicoclástica, de ambiente marino somero, fue dividida por Bertels (1977) en dos miembros: el inferior, Miembro Gran Bajo y el superior, Miembro Meseta

Chica. El primero se caracteriza por arcilitas, pelitas y areniscas de ambiente marino-marginal y el segundo, por areniscas y coquinas depositadas en un ambiente marino somero, desde la zona intermareal hasta la plataforma interna (Parras y Casadío, 2005). Sobre la Formación San Julián se dispone, en forma discordante, la Formación Monte León (Mioceno temprano), que constituye la unidad cuspidal del “Patagoniano”. Ambas unidades son cubiertas por las sedimentitas continentales de la Formación Santa Cruz (Ameghino, 1889; Furque y Camacho, 1972) (Mioceno medio) o por sedimentos cuaternarios representados por acumulaciones de rodados, gravas y arenas correspondientes a los “Rodados Patagónicos” o “Rodados Tehuelches” (Parras y Griffin, 2009).

La Formación Monte León (Mioceno temprano) está formada predominantemente por arcilitas, limolitas y areniscas finas a medias, con abundante contenido volcánico, caracterizándose por presentar concentraciones de fósiles de gran diversidad, muy bien preservadas. Esta unidad fue establecida por Bertels (1970), quién designó como su sección tipo a la localidad de Monte Entrada, ubicada en la margen derecha del río Santa Cruz, un kilómetro aguas arriba de su desembocadura en el Océano Atlántico. Esta formación registra un ascenso relativo del nivel del mar y el influjo de aguas antárticas en la plataforma continental argentina (Malumián, 2002).

Con respecto a la edad de la Formación Monte León, existen discrepancias. En base a su contenido en foraminíferos, Becker (1964) le atribuyó una edad correspondiente al Mioceno medio. Posteriormente, las edades asignadas corresponden mayormente al Oligoceno (*e.g.*, Bertels, 1970; 1975; 1980; Malumián, 1982; Náñez, 1990), o al Oligoceno tardío-Mioceno temprano a exclusivamente Mioceno temprano (Malumián y Náñez, 1990; 1998; 2002; 2011; Caramés *et al.*, 2004; Náñez *et al.*, 2009). Náñez *et al.* (2009) sugirieron que el contacto discordante con la Formación San Julián subyacente podría restringir a la Formación Monte León al Mioceno temprano. Según su contenido en palinomorfos Barreda y Palamarczuk (2000a, b), consideraron también una edad miocena temprana para la misma. Asimismo, Bown y Fleagle (1993) y Fleagle *et al.* (1995), reportaron una edad $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ de 19.33 ± 0.18 Ma (Mioceno temprano) para un nivel de toba ubicado en el techo de la Formación Monte León, actualmente considerado como ubicado dentro de la base de la Formación Santa Cruz suprayacente (Parras y Griffin, 2009).

Con respecto al paleoambiente de sedimentación, en el área de estudio de esta tesina, las sedimentitas de la Formación Monte León fueron interpretadas como depositadas durante un ciclo transgresivo-regresivo, en un ambiente marino somero, de plataforma interna en la

base, submareal en su sector medio e intermareal y de planicie costera en su sector superior (Julián, 2006; Parras y Griffin, 2009). En particular, los niveles estudiados en la localidad Restinga Norte representarían un ambiente de transición entre la plataforma interna (transición *offshore-offshore* superior) y la parte submareal de una llanura de marea, por debajo del nivel de olas de buen tiempo, pero por encima del nivel de olas de tormenta, en tanto que los niveles estudiados en Cabeza de León representarían un ambiente submareal (Julián, 2006).

3.2. DESCRIPCIÓN DE LAS SECCIONES

Los ejemplares de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) provienen de dos secciones de la Formación Monte León, en el área del Parque Nacional Monte León: Restinga Norte (Figuras 1, 5 y 6) y Cabeza de León (Figuras 1, 7 y 8).

3.2.1. Sección Restinga Norte

En esta localidad la Formación Monte León, posee un espesor total de 18 m (Figuras 5 y 6).



Figura 5. Exposición de la Formación Monte León en la localidad Restinga Norte, con la ubicación de los niveles portadores de *Reticulochlamys proximus* (Ihering); RN 1: Restinga Norte 1, RN 2: Restinga Norte 2. Ver personas para escala.

Los primeros 2 m, expuestos en la restinga de la playa, en la zona intermareal (Figura 5) se componen de areniscas finas bioturbadas con contactos ondulados e intraclastos pelíticos. Se observan trazas fósiles asignadas a *Thalassinoides* isp. y lentes fosilíferos constituidos por gasterópodos (“*Turritella*” *iheringi* Cossmann). Son abundantes los bivalvos y braquiópodos, frecuentemente en posición de vida, como así también restos de

equinodermos, gasterópodos, escafópodos, decápodos y briozoos. De este sector provienen los especímenes GHUNLPam 11500 a GHUNLPam 11518.

LOCALIDAD RESTINGA NORTE

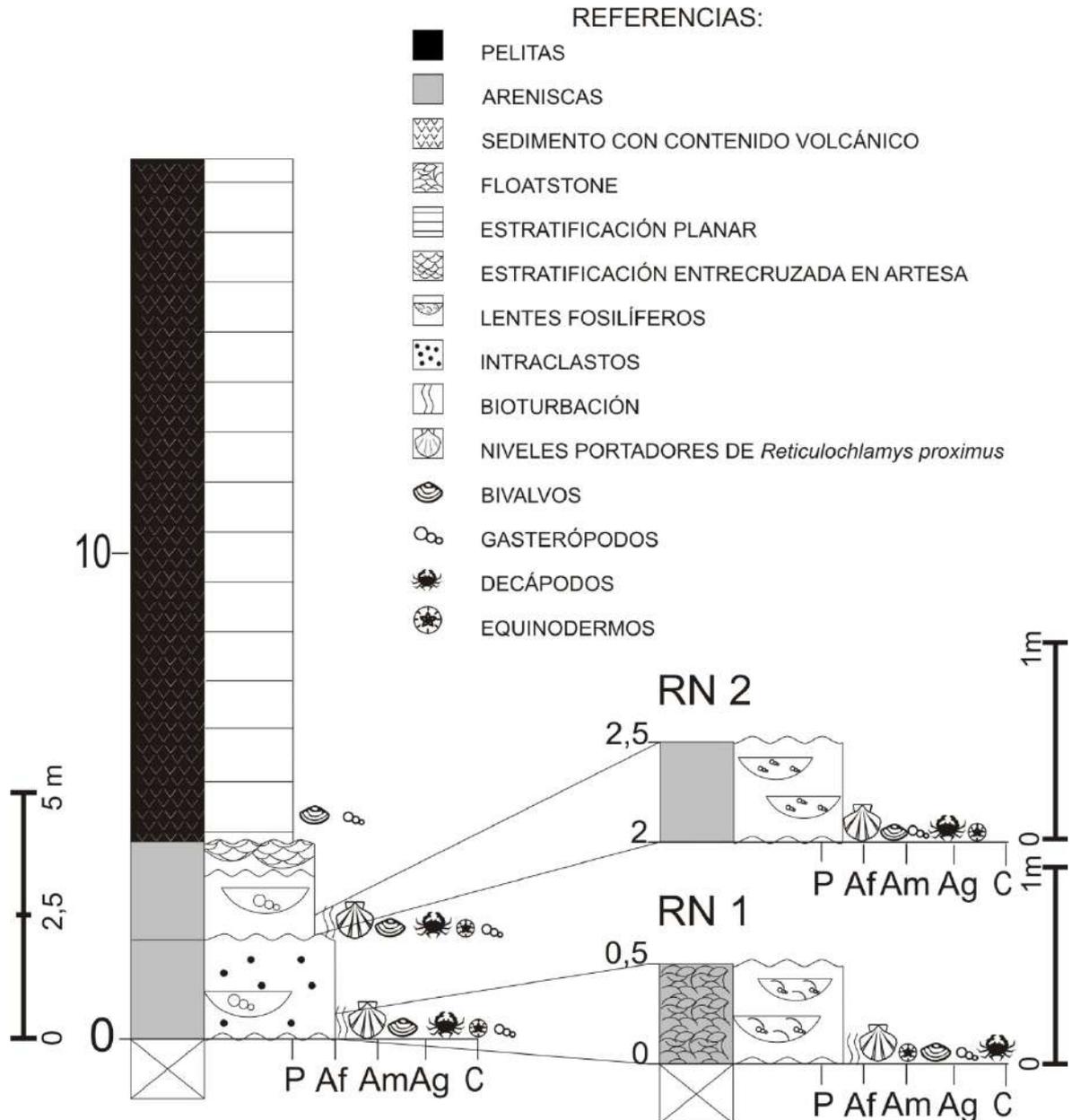


Figura 6. Sección estratigráfica de la Formación Monte León en la localidad Restinga Norte, con la ubicación de los niveles portadores de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) (modificado de Parras *et al.*, en prensa).

Los 2 m siguientes (Figura 5) consisten en areniscas finas y limolitas muy bioturbadas, conteniendo lentes, de entre 0,1 y 0,5 m de espesor, constituidos por ejemplares de “*Turritella*” *iheringi* Cossmann, braquiópodos y bivalvos y, en menor medida,

equinodermos, escafópodos y otros gasterópodos. Hacia el tope, en los últimos 60 cm, se observa estratificación entrecruzada en artesa, como así también laminación ondulítica. De este sector provienen los especímenes GHUNLPam 11519 a GHUNLPam 11524.

La sección termina con 14 m de arcilitas y limolitas con abundante contenido volcánico, laminadas o con estratificación planar. En el primer metro, se observan escasos bivalvos, gasterópodos, decápodos y escafópodos.

3.2.2. Sección Cabeza de León

En esta localidad, la Formación Monte León posee un espesor total de 47 m (Figura 7 y 8).

Los primeros 17 m consisten en limolitas y areniscas finas arcillosas, bioturbadas, con estratificación planar y contactos ondulados. Se observan abundantes trazas asignadas a *Thalassinoides* isp. y *Ophiomorpha* isp. Son comunes los decápodos, como así también ejemplares aislados de la ostra *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann) en posición de vida. Se intercalan delgadas capas y lentes (de aproximadamente 0,1 m de espesor) de floatstones con especímenes enteros o fragmentados de corales solitarios, serpúlidos y briozoos.



Figura 7. Exposición de la Formación Monte León en la localidad Cabeza de León. A. Sector medio y superior de la sección, con la indicación del nivel portador de *Reticulochlamys proximus* (Ihering), para escala barra= 2 m. B. Detalle del Nivel portador de *Reticulochlamys proximus* (Ihering), para escala lapicera ~15 cm.

Se superponen 11 m de areniscas finas bioturbadas conteniendo tres concentraciones esqueletales, de 0,2 m, 0,5 m y 0,5 m de espesor respectivamente, con matriz de areniscas finas a medias tufáceas (Figura 7). Los bioclastos son predominantemente bivalvos y gasterópodos, y en menor medida braquiópodos, decápodos, equinodermos, escafópodos, cirripedios y briozoos. Los ejemplares GHUNLPam 11525 a GHUNLPam 11527, provienen de este sector, específicamente de la primera de las concentraciones.

Los últimos 19 m de la sección consisten en limolitas y areniscas finas laminadas con abundante contenido de ceniza. Hacia arriba es común la laminación heterolítica. En el último metro se observan areniscas finas con estructuras de carga.

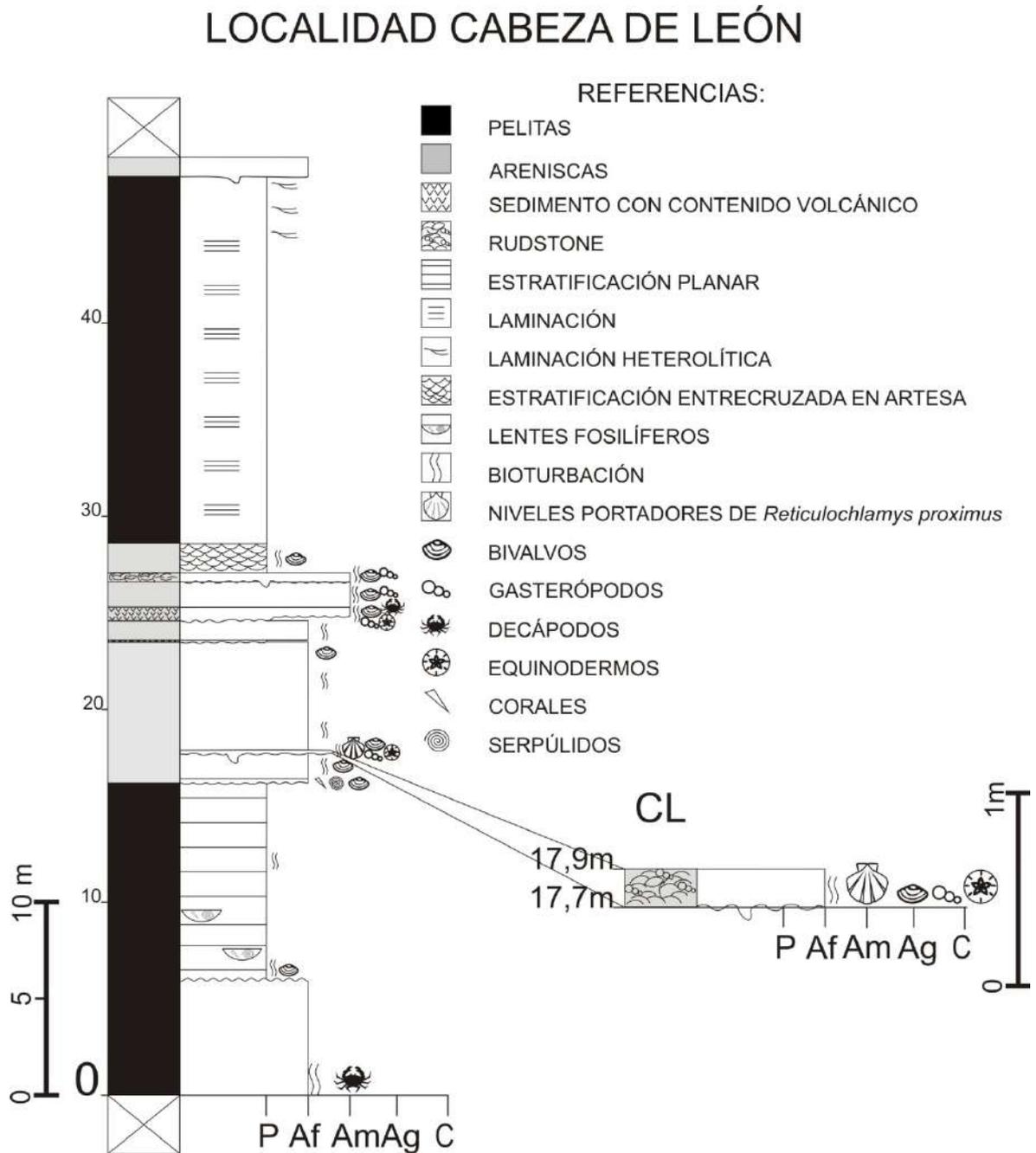


Figura 8. Sección estratigráfica de la Formación Monte León en la localidad Cabeza de León, con la ubicación de los niveles portadores de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) (modificado de Parras *et al.*, en prensa).

3.3. DESCRIPCIÓN DE LOS NIVELES PORTADORES DE *Reticulochlamys proximus* (Ihering)

Los niveles portadores de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) en la sección Restinga Norte son dos (Figuras 5 y 6): Restinga Norte 1 (RN1), ubicado en la base del perfil y Restinga Norte 2 (RN2), ubicado 2 m por encima del anterior. En la sección Cabeza de León los ejemplares provienen de un solo nivel ubicado a 17,7 m de la base (Figuras 7 y 8).

3.3.1. Restinga Norte 1 (RN1)

Floatstone de 0,5 m de espesor, color verde claro, con matriz de arenisca fina a limolita y geometría de capa con contactos ondulados. La bioturbación es alta, reconociéndose trazas horizontales (*Monocraterion?* isp.) y galerías asignadas a *Thalassinoides* isp. Los bioclastos se componen de restos aislados de fósiles (fundamentalmente moluscos) enteros y fragmentados. Asimismo se observan concentraciones lenticulares constituidas por fragmentos de conchillas o por ejemplares de “*Turritella*” *iheringi* Cossmann. El empaquetamiento es disperso en todo el nivel y denso en los lentes, la selección por tamaño es bimodal (constituida por pequeños fragmentos y fósiles enteros de entre 5 y 8 cm de diámetro). Son frecuentes los moluscos y braquiópodos dispuestos perpendiculares o inclinados con respecto a la estratificación, en posición de vida. Los decápodos se disponen en forma concordante. La desarticulación y la fragmentación son altas en los primeros 30 cm y moderadas hacia el techo. El encostramiento y la bioerosión son bajos a moderados.

Se identificaron ejemplares, mayormente adultos, de corales: *Flabellum* sp.; braquiópodos: *Pachymagas patagonica* (Ihering); bivalvos: *Nucula* sp., *Limopsis insolita* (Sowerby), *Arca patagonica* Ihering, *Cucullaea alta* Sowerby, *Glycymeris cuevensis* (Ihering), Anomiidae indet., *Reticulochlamys proximus* (Ihering), *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann), *Spissatella kokeni* (Ihering), *Spissatella longior* (Ihering), *Tellina* sp., *Serratina* sp., *Maorimactra indistincta* (Ihering), *Mactra patagonica* d’Orbigny, *Pteromyrtea crucialis* Ihering, *Pleuromeris cruzensis* Ihering, *Cardium patagonicum* Ihering, *Cardium puelchum* Sowerby, *Pitar iheringi* (Cossmann), *Pitar julianum* Ihering, *Ameghinomya* sp., *Dosinia laeviuscula* (Philippi), *Retrotapes striatolamellata* (Ihering), *Chionopsis* sp., *Panopea quemadensis* (Ihering); gasterópodos: *Calliostoma peraratum* Cossmann, *Calyptrea* sp, “*Turritella*” *iheringi* Cossmann, “*Turritella*” *patagonica* Sowerby, Vermetidae indet., *Struthiolarella ameghinoi* (Ihering), *Struthiolarella patagoniensis*

Camacho y Zinsmeister, *Sassia bisegoi* (Ihering), *Bulbus* sp., *Trophon santacruzensis* Ihering, *Xymenella dautzenbergi* (Ihering), *Penion subrectus* (Ihering), *Adelomelon burmeisteri* (Ihering), *Miomelon* sp., *Neoimbricaria patagonica* (Ihering), *Odontocymbiola pilsbryi* (Ihering), *Proscaphella gracilior* (Ihering), *Proscaphella orbignyana* (Philippi), *Austroimbricaria quemadensis* (Ihering), *Cancelliaria gracilis* (Ihering), *Sveltia major* Ihering, *Eoturris santacruzensis* (Ihering) y decápodos: *Chaceon peruvianus* (d'Orbigny), *Proterocarcinus* sp.

Los ejemplares de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) se disponen, en su mayoría, concordantes con el sustrato, articulados y en posición de vida (apoyados sobre la valva derecha). Algunos se encuentran desarticulados y escasos están fragmentados. Son individuos juveniles hasta adultos, aunque los últimos predominan.

3.3.2. Restinga Norte 2 (RN2)

Limolita muy bioturbada de 0,50 m de espesor con contactos ondulados. Presenta concentraciones lenticulares constituidas fundamentalmente por ejemplares de "*Turritella*" *iheringi* Cossman y *Nucula* sp., dispuestos en forma caótica. El empaquetamiento es disperso (excepto en los lentes) y la selección por tamaño es baja. La desarticulación es alta, excepto en los lentes, donde los fósiles están articulados. La fragmentación y abrasión son bajas.

Se reconocieron braquiópodos: *Pachymagas patagonica* (Ihering); bivalvos: *Glycymeris* sp., *Nucula* sp., *Reticulochlamys proximus* (Ihering); gasterópodos: *Odontocymbiola pilsbryi* (Ihering), *Proscaphella orbignyana* (Philippi), *Solariella dautzenbergi* Cossman, *Struthiolarella patagoniensis* Camacho y Zinsmeister, *Terebra quemadensis* Ihering, "*Turritella*" *iheringi* Cossman; equinodermos; decápodos y briozoos.

Los especímenes de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) se disponen, en su mayoría, concordantes con el sustrato, articulados y en posición de vida. En menor proporción se encuentran individuos fragmentados. Predominan los individuos adultos.

3.3.3. Cabeza de León (CL)

Rudstone de 0,20 m de espesor, con matriz de arena fina a media, base ondulada y techo plano. Posee geometría de capa. El empaquetamiento es denso y la selección por tamaño es buena (la mayoría de los bioclastos menores a 1 cm de diámetro). Los fósiles se encuentran en posición caótica, excepto *Panopea quemadensis* (Ihering) que se encuentra perpendicular a la estratificación, en posición de vida. La desarticulación, fragmentación,

abrasión, encostramiento y bioerosión son bajas a moderadas. El espectro de edades es completo (protoconchas, juveniles y adultos).

Se identificaron bivalvos: *Panopea quemadensis* (Ihering), *Spisatella longior* (Ihering), *Reticulochlamys proximus* (Ihering); gasterópodos: *Austroimbricaria quemadensis* (Ihering), *Glossaulax vidali* (Philippi), *Polinices santacruzensis* Ihering, "*Turritella*" *ambulacrum* Sowerby, "*Turritella*" *iheringi* Cossmann, *Valdesia collaris* (Sowerby), *Xymenella dautzenbergi* (Ihering); escafópodos; equinodermos y briozoos. Los gasterópodos dominan, representando el 95% del nivel.

Los especímenes de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) corresponden en su mayor parte a valvas desarticuladas de ejemplares adultos.

3.4. ANÁLISIS TEXTURAL DE LOS NIVELES PORTADORES

El análisis de dos muestras (M1 y M2) provenientes de los niveles RN1 y RN2, portadores de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) en la localidad Restinga Norte (Figuras 1 y 6), evidencian algunas diferencias en la composición textural (Tabla 1).

De acuerdo a la clasificación textural de Folk (1954; 1974), la muestra M1 posee una textura areno-limosa y la M2, es de textura limo-arenosa (Figura 9). En ambas muestras la fracción arenosa corresponde en más de un 60% a la fracción arena muy fina a fina.

MUESTRA	ARCILLA (%)			LIMO (%)				ARENA (%)			
	0,01-1,0 (μm)	1,0-2,0 (μm)	2,0-3,9 (μm)	3,9-7,8 (μm)	7,8-15,6 (μm)	15,6-31,3 (μm)	31,3-62,5 (μm)	62,5-125,0 (μm)	125,0- 250,0 (μm)	250,0- 500,0 (μm)	500,0- 1000 (μm)
M1	1,28	1,53	2,86	5,55	9,04	11,72	13,85	17,49	19,93	14,68	2,07
M2	2,31	2,75	4,79	8,85	12,81	13,93	12,48	14,11	16,18	10,76	1,03
Total	M1	5,67		40,16				54,17			
	M2	9,85		48,07				42,08			

Tabla 1. Composición textural de las muestras provenientes de los niveles RN1 y RN2 en la localidad Restinga Norte. La escala utilizada es la de Wentworth (1922). El sedimento de la muestra RN1 proviene del ejemplar GHUNLPam 11510; el sedimento de la muestra RN2 proviene del ejemplar GHUNLPam 11523.

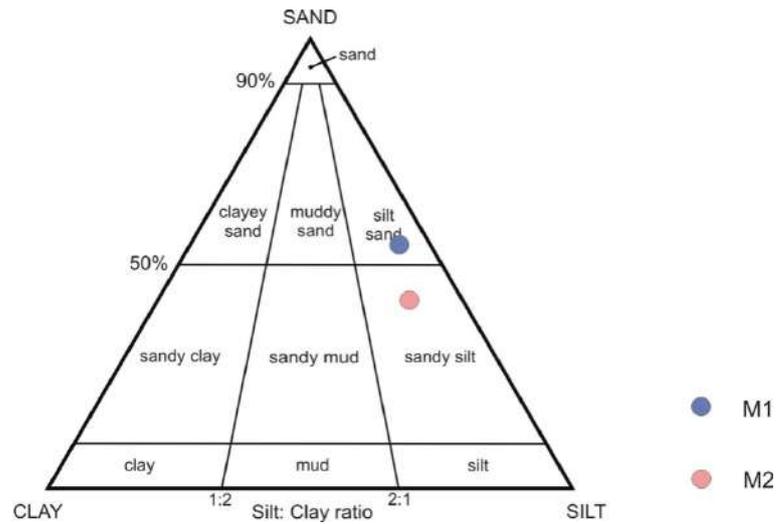


Figura 9. Clasificación textural de las muestras provenientes de RN1 y RN2, según el diagrama textural de Folk (1954; 1974).

CAPÍTULO 4: TAXONOMÍA, TAFONOMÍA Y PALEOBIOLOGÍA DEL ORGANISMO HOSPEDANTE

4.1. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Familia PECTINIDAE Wilkes, 1810 [emend. Waller, 1978]

Subfamilia CHLAMYDINAE von Teppner, 1922

Tribu CHLAMYDINI von Teppner, 1922

Género *Reticulochlamys* del Río, 2004

Especie tipo.- *Reticulochlamys proximus* (Ihering, 1897) (= *Pecten centralis* Sowerby en Ihering, 1897, pl. 8, fig. 49 [no Sowerby, 1846], = *Pecten proximus* Ihering, 1897, pl. 8, fig. 48).

Diagnosis.- (Tomada de del Río, 2004, p. 692) Conchilla de gran tamaño, poco a moderadamente inflada, aclina a ligeramente prosoclina, equiconvexa o con la valva izquierda plana o débilmente cóncava. Aurículas subiguales, de tamaño grande o mediano, marca del biso retenida sutilmente en los adultos con ctelonium ausente o reducido a un diente. Estrías comarginales bien desarrolladas a través de la ontogenia en la mayoría de las especies, en otras sólo presentes en las valvas derechas durante los estadios juveniles. Microescultura tipo *shagreen* persistente en ambas valvas a través de la ontogenia. Interior sin bordes carinados.

Comentarios.- *Reticulochlamys* aparece en el Mioceno temprano y además de su especie tipo *R. proximus*, incluye a *R. zinsmeisteri* del Río (2004). Ambos taxa se restringen a la cuenca Austral, y se hallan solamente en la Formación Monte León. *Reticulochlamys* también incluye *R. borjanensis* del Río (2004), procedente de los niveles basales de la Formación Chenque, aflorante en la cuenca del Golfo de San Jorge.

Reticulochlamys proximus (Ihering, 1897)

(Figura 10)

Pecten proximus Ihering, 1897, p. 229, lám. 8, fig. 48; Ortmann, 1902, p. 114, pl. 21; pl. 22, fig. 1.

Pecten centralis Sowerby, 1846. Ihering, 1897, p. 229, lám. 8, fig. 49 [no *P. centralis* Sowerby, 1846].

Mesopeplum proximus (Ihering, 1897). Morra y Erdmann, 1986, p. 122, lám. 2, figs. 1, 2.

Reticulochlamys proximus (Ihering, 1897) nueva combinación. Del Río, 2004, p. 693, figs. 4.1-4.4.

Material.- 28 especímenes, de los cuales 25 (cinco articulados, nueve valvas izquierdas, diez valvas derechas y un fragmento) provienen de la localidad Restinga Norte (GHUNLPam 11500-11524) y 3 (dos valvas izquierdas y una valva derecha) provienen de la localidad Cabeza de León (GHUNLPam 11525-11527).

Descripción.- Conchilla aclina, grande, subredondeada, con especímenes juveniles de 3,5 cm de alto hasta adultos que alcanzan los 19 cm de alto ($H_{media} = 11,39$ cm; $L_{medio} = 11,28$ cm), tan o más alta que larga ($L/H = 0,99$), valva derecha moderadamente inflada y valva izquierda plana. Ángulo umbonal de entre 90 y 101 grados en los individuos adultos. Aurículas de tamaño subigual, con el margen dorsal recto, separadas del resto de la valva por un canal profundo, charnela de longitud correspondiente al 51 % de la longitud total de la conchilla. Escotadura bisal poco marcada en los adultos. Ambas valvas con cinco grandes pliegues o costillas redondeadas, presentes tanto en los individuos juveniles como en los adultos; las tres centrales más altas que las laterales; interespacios más angostos que las costillas en la valva derecha y más anchos en la izquierda; costillas e interespacios uniformemente ornamentados por estrías escamosas gruesas y redondeadas, de ancho constante a lo largo de toda la conchilla. Microescultura de tipo *shagreen* persistente a través de toda la ontogenia sobre ambas valvas, apareciendo al comienzo de la ornamentación radial y cubriendo completamente la superficie de la conchilla. Microescultura de estrías marginales desarrollada sobre las costillas e interespacios, más distintiva en los estadios adultos que en los juveniles. La superficie interna es lisa, con marca de inserción de músculo de forma circular, ubicada centralmente; separación entre aurículas y disco poco prominente, conformando una superficie continua. Individuos juveniles con valvas más delgadas, frágiles, translúcidas y de colores más claros que los individuos adultos.

Discusión.- Los ejemplares aquí estudiados son asignados a *Reticulochlamys proximus* (Ihering), por su conchillas aclinas, subredondeadas, tan altas como largas, ornamentadas con cinco grandes pliegues o costillas redondeadas que se encuentran presentes tanto en los individuos juveniles como en los adultos, las tres centrales más altas que las laterales.

Asimismo presentan la valva derecha inflada, con los interespacios más angostos que las costillas mayores y la valva izquierda chata con los espacios entre las costillas más anchos que las mismas.

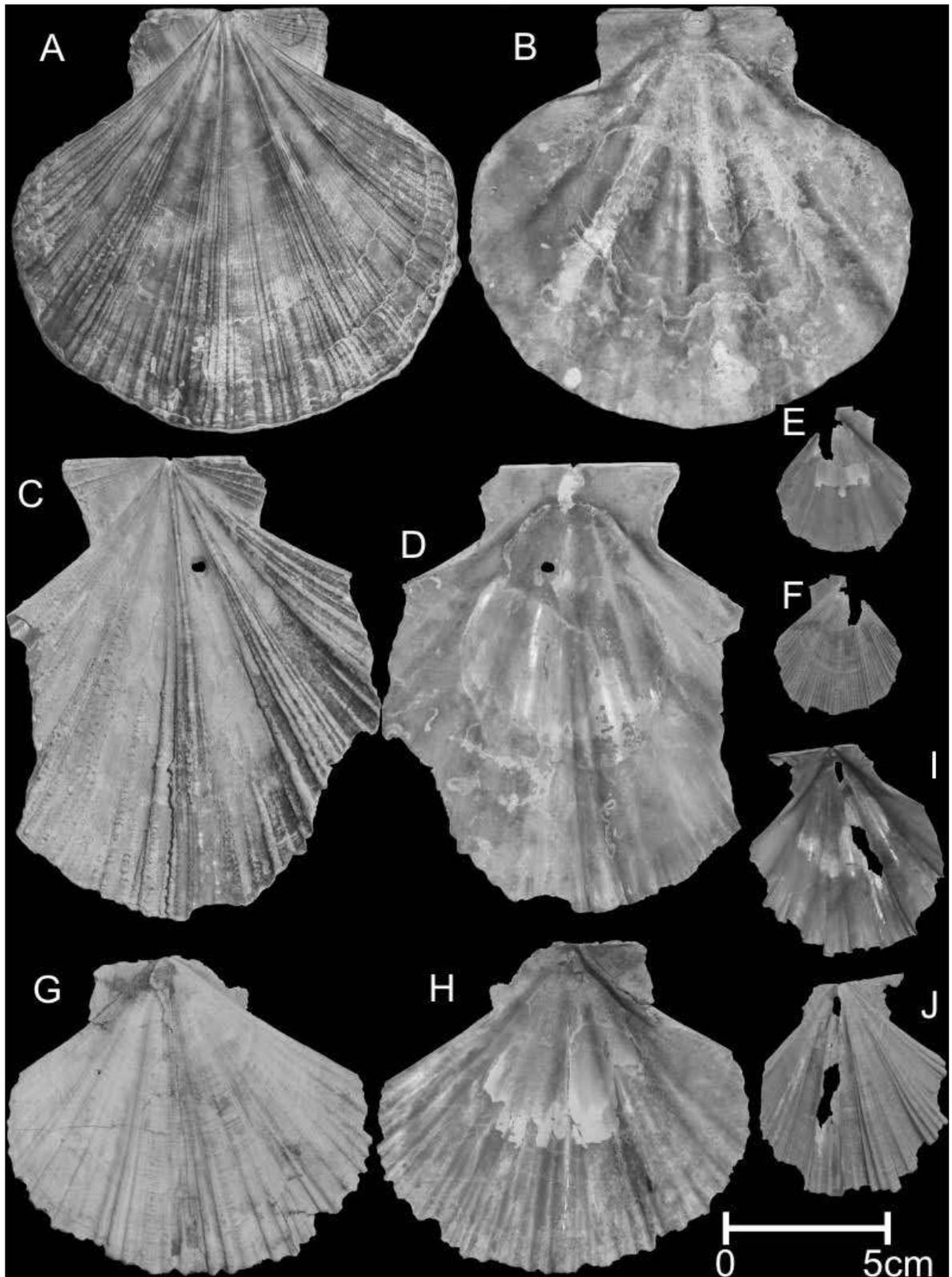


Figura 10. *Reticulochlamys proximus* (Ihering). A-B, GHUNLPam 11500, valva izquierda. A, superficie externa; B, superficie interna. C-D, GHUNLPam 11506, valva izquierda. C, superficie externa; D, superficie interna. E-F, GHUNLPam 11513, valva izquierda. E, superficie externa; F, superficie interna. G-H, GHUNLPam 11507, valva derecha. G, superficie externa; H, superficie interna. I-J, GHUNLPam 11515, valva izquierda. I, superficie externa; J, superficie interna. Localidad Restinga Norte, nivel RN1. Escala: 5 cm.

Su ángulo umbonal, de entre 90 y 100°, también se corresponde con aquel indicado por del Río (2004) para los individuos adultos de la especie.

Localidades.- Restinga Norte y Cabeza de León (esta tesina), Monte Entrada, Cerro Observación, Las Cuevas y Yegua Quemada (del Río, 2004), provincia de Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica.- Formación Monte León

Edad.- Mioceno temprano

4.2. ATRIBUTOS TAFONÓMICOS DE *Reticulochlamys proximus* (Ihering)

De los 28 ejemplares de *Reticulochlamys proximus* (Ihering), 25 provienen de la localidad Restinga Norte (19 del nivel RN1 y seis del nivel RN2) y tres de la localidad Cabeza de León (Figura 11A). De estos, cinco corresponden a individuos articulados, 22 a valvas desarticuladas (11 valvas izquierdas y 11 valvas derechas) y uno a un fragmento indeterminado (Figura 11B). En la localidad Restinga Norte la mayor parte de los ejemplares se encuentran dispuestos paralelos al sustrato, los articulados apoyados sobre la valva derecha en posición de vida. Cuando sólo se encuentran las valvas derechas, éstas se disponen en su mayoría con la convexidad hacia abajo, también en posición de vida. Por su parte, las valvas izquierdas se disponen en su mayor parte con la superficie exterior hacia arriba. Los tres especímenes provenientes de la localidad Cabeza de León, se disponen en forma caótica, sin ningún tipo de disposición u orientación preferencial.

Con respecto al grado de fragmentación (Tabla 2) un 30% de las valvas presenta un Grado I, es decir preserva entre el 90 y 100% de la valva completa; el 30% posee un Grado II, presentando valvas incompletas pero que preservan un 50 a 90% de su superficie y que además pueden ser identificadas como derechas o izquierdas. El 40% restante presenta un Grado III, siendo ejemplares que preservan menos del 50% de las conchillas, o éstas no pueden ser identificadas como izquierdas o derechas (Figura 12A). La fragmentación consiste principalmente en la pérdida del área dorsal, es decir de las aurículas. Cuando se da en el cuerpo de la valva, la fragmentación se produce principalmente siguiendo las líneas de los interespacios. En este último caso en general igualmente se puede reconstituir y medir la valva, como así también identificar si se trata de una valva derecha o izquierda.

El 21% de las valvas no posee corrosión (Tabla 2); un 34% posee corrosión baja, es decir sólo afectando algunos sectores, un 30% posee corrosión moderada, siendo la ornamentación aún visible pero afectando gran parte de las costillas mayores, estrías y ornamentación tipo *shagreen* y un 15% posee un grado de corrosión alta donde la ornamentación ha prácticamente desaparecido (Figura 12B). Teniendo en cuenta el tipo de

valva, las valvas izquierdas son las que menos se ven afectadas por la corrosión, habiendo un 37,5% de las valvas con corrosión moderada a alta, por el contrario un 56% de las valvas derechas presentan un grado de corrosión moderado o alto.

Los ejemplares corresponden tanto a individuos juveniles, con valvas de altura entre 3,5 y 8,1 cm, como a individuos adultos con valvas de altura entre 11,8 y 19 cm. Los individuos juveniles representan el 21% y poseen conchillas más frágiles, menos densas y de colores más claros, hasta translúcidas. Asimismo poseen una proporción mucho menor de epibiontes y endobiontes que los individuos adultos y en general se encuentran muy bien preservadas.

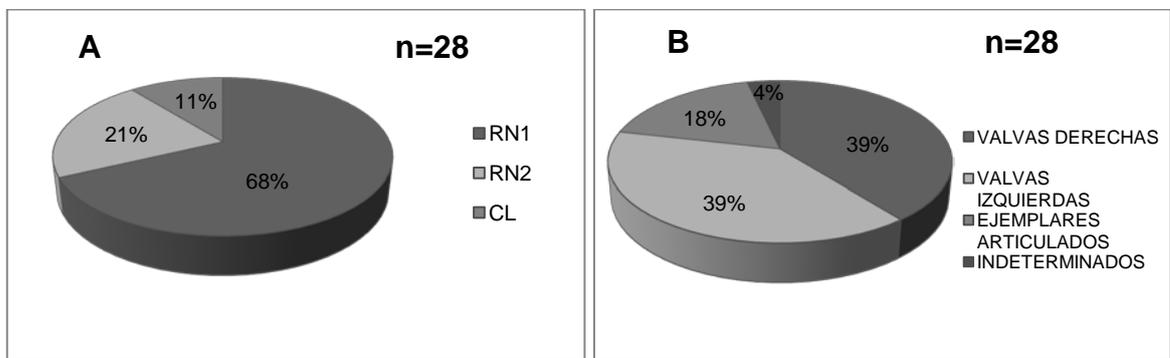


Figura 11. A, Porcentaje de especímenes de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) colectados en cada localidad. B, Frecuencia de especímenes articulados, valvas derechas, valvas izquierdas y valvas indeterminadas para todas las localidades estudiadas. N=28.

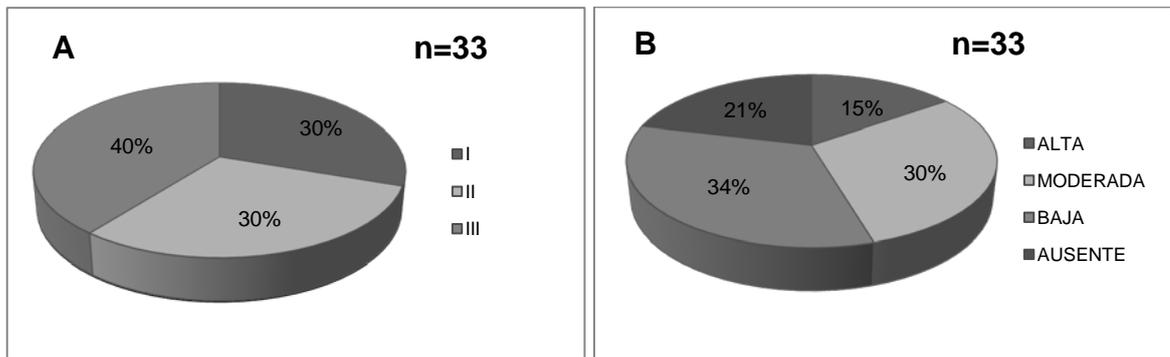


Figura 12. A, Porcentaje de especímenes con distintos Grados de Fragmentación: I, completa (90-100%); II, rota (50-90%); III, fragmentada (<50%). B, Porcentaje de especímenes con distinto Grado de Corrosión: AU, ausente; B, baja; M, moderada; AL. N=33

EJEMPLAR	LOCALIDAD	VALVA	H (cm)	L (cm)	LA (cm)	AU (°)	ESTADIO	FRAGMENT.	CORRASIÓN
GHUNLPam 11500	RN1	I	16	16,5	7,6	101°	A	I	M
GHUNLPam 11501	RN1	I	15,3	15,2	-	95°	A	II	AU
GHUNLPam 11502	RN1	I	15,5	-	-	93°	A	II	B
GHUNLPam 11503	RN1	-	-	-	-	-	A	III	AU
GHUNLPam 11504	RN1	D	-	-	-	-	A	II	B
GHUNLPam 11505	RN1	D	-	-	-	91°	A	III	M
GHUNLPam 11506	RN1	I	16,7	14	7,5	97°	A	I	AU
GHUNLPam 11507	RN1	D	11,8	13,1	-	100°	A	I	AL
GHUNLPam 11508	RN1	D	7,6	6,9	-	91°	J	I	B
GHUNLPam 11509	RN1	D	-	-	8,4	80°	A	III	M
		I	-	-	8	83°	A	III	B
GHUNLPam 11510	RN1	D	-	-	8	87°	A	III	B
		I	-	-	6,5	84°	A	III	B
GHUNLPam 11511	RN1	I	6,8	5,6	-	84°	J	I	AL
GHUNLPam 11512	RN1	D	3,5	2,9	-	70°	J	I	AU
GHUNLPam 11513	RN1	I	5,7	5,1	-	84°	J	I	AU
GHUNLPam 11514	RN1	D	8,1	7,7	-	97°	J	II	AL
GHUNLPam 11515	RN1	I	7,4	6,5	-	87°	J	I	AU
GHUNLPam 11516	RN1	I	17	17	8,7	95°	A	I	M
GHUNLPam 11517	RN1	D	-	-	-	65°	A	II	M
		I	-	11	-	69°	A	II	B
GHUNLPam 11518	RN1	D	-	-	-	-	A	III	B
		I	-	-	-	97°	A	III	B
GHUNLPam 11519	RN2	D	12	15,5	-	90°	A	II	M
GHUNLPam 11520	RN2	D	19	-	-	100°	A	II	AL
GHUNLPam 11521	RN2	D	-	-	-	-	A	III	M
GHUNLPam 11522	RN2	D	-	-	-	-	A	III	B
GHUNLPam 11523	RN2	I	14	14	7,4	92°	A	II	M
GHUNLPam 11524	RN2	D	-	-	-	-	A	III	AU
		I	-	-	-	-	A	III	B
GHUNLPam 11525	CL	I	17,7	18	9,7	94°	A	I	M
GHUNLPam 11526	CL	I	13,5	-	7,3	90°	A	II	AL
GHUNLPam 11527	CL	D	-	-	-	-	A	III	M

TABLA 2. MEDIDAS Y RASGOS TAFONÓMICOS DE *Reticulochlamys proximus* (Ihering). LOCALIDADES: RN1, Restinga Norte 1; RN2, Restinga Norte 2; CL, Cabeza de León. VALVA: I, izquierda; D, derecha. MEDIDAS: H, alto; L, largo; LA, largo auricular; AU, ángulo auricular. ESTADIO ONTOGENÉTICO: A, Adulto; J, juvenil. FRAGMENTACIÓN: I, completa (90-100%); II, rota (50-90%); III, fragmentada (<50%). CORRASIÓN: AU, ausente; B, baja; M, moderada; AL, alta.

4.3. PALEOBIOLOGÍA DE PECTÍNIDOS

La Familia Pectinidae (Ordovícico-Reciente) muestra uno de los mayores grados de diferenciación anatómica dentro de la Clase Bivalvia (Beninger y Le Pennec, 2006).

Aunque existen diferentes grupos dentro de esta familia, los pectínidos se caracterizan en general por presentar una conchilla orbicular, equilateral o subequilateral, con expansiones auriculiformes. Poseen un solo músculo aductor (monomiarios). En la mayoría de los individuos juveniles, se presenta un seno bisal debajo de la aurícula anterior

derecha. Los adultos pueden llevar vida libre, estar bisados o cementados. La ornamentación de las valvas es comúnmente radial, a veces también concéntrica o lisa (Camacho *et al.*, 2007).

Son epibiónticos y se disponen sobre el sustrato apoyados sobre la valva derecha. Se encuentran a distintas profundidades, en donde se alimentan por suspensión a pocos centímetros sobre el fondo. El tamaño límite de las partículas, para ser retenidas eficientemente en la filtración, es de aproximadamente 5 μm (Beninger y Le Penne, 2006).

A diferencia de otros bivalvos, los pectínidos son en su mayoría hermafroditas funcionales, aunque se han encontrado especies gonocóricas o dioicas, como *Zygochlamys patagonica* (King y Broderip), es decir de sexos separados (Campodónico *et al.*, 2004).

Actualmente existen en la región Iberoamericana unas 67 especies de bivalvos pectínidos, de las cuales 13 tienen importancia comercial. Habitan regiones delimitadas, con condiciones climáticas y oceanográficas particulares, desde la Antártida hasta la zona tropical. En consecuencia, existen especies fisiológicamente adaptadas a condiciones climáticas poco variables y con patrones estacionarios bien definidos (Lodeiros *et al.*, 2001).

Las especies de esta región varían tanto en su morfología, como en su hábitat (Tabla 3). Poseen valvas con una altura que va de los 8 cm hasta los 17 cm. La ornamentación externa del disco posee costillas que pueden variar entre las valvas derechas e izquierdas, y en números que van desde algunas especies como *Amusium papyraceum* (Gabb), que no posee costillas y es lisa, hasta 28 a 36 costillas en *Chlamys (Chlamys) varia* (Linné). En cuanto a su hábitat, se encuentran mayormente entre los 10 m y los 200 m de profundidad, existiendo especies como *Zygochlamys patagonica* (King y Broderip), que habita actualmente en el área de estudio de esta tesina, que ha sido encontrada hasta los 960 m (Lasta *et al.*, 1998). Pueden habitar fondos de fango, arenosos, rocosos, sobre algas o gravas.

ESPECIE	ALTURA (cm)	COSTILLAS (Nº)	DIFERENCIA ENTRE VALVAS	BATIMETRÍA	FONDOS QUE HABITAN
<i>Aequipecten opercularis</i>	11	17 a 23	VI más convexa que VD	Desde la zona de marea hasta los 400 m	Arena, grava y fango (nunca rocas)
<i>Aequipecten tehuelches</i>	10,2	14 a 19	VI más convexa que VD	Desde zona de marea hasta los 50 m (puede llegar hasta 130 m)	Arena, grava y conchillas (nunca fango)
<i>Argopecten purpuratus</i>	16	23 a 29	VI más convexa que VD	Entre los 7 y 30 m (puede llegar hasta 40 m)	Arena, fango, algas y rocas
<i>Amusium papyraceum</i>	9	0	VI más convexa que VD	Entre los 10 y 100 m	Arena
<i>Agropecten ventricosus</i>	9	15 a 19	VI menos convexa que VD	Entre los 12 y 30 m	Arena fina, fango, gravas y conchillas
<i>Zygochlamys patagonica</i>	12	23 a 28	VI más convexa que VD	Entre los 40 y 200 m (puede llegar hasta 960 m)	Arena, rocas, conchillas y fango
<i>Chlamys (Chlamys) varia</i>	8	28 a 36	VI más convexa que VD	Desde la zona de marea hasta los 100 m	Rocas, algas calcáreas, cantos rodados
<i>Euvola vogdesi</i>	10	20 a 21	VD más convexa que VI (casi plana)	Aguas someras, zona infralitoral	-
<i>Euvola ziczac</i>	9	VI 34; VD 20	VI casi plana y más pequeña que VD	Entre los 30 y 50 m	Arena
<i>Nodipecten nodosus</i>	15	9 a 10	VI más convexa que VD	Entre los 10 y 85 m	Rocas, corales, arena
<i>Nodipecten subnodosus</i>	17	9 a 10	VI más convexa que VD	Zona de marea hasta los 110 m	Arena
<i>Pecten (Pecten) jacobea</i>	15,8	16/19 (VD); 15/17 (VI)	VD más convexa que VI (ésta casi plana y de menor tamaño)	Entre los 25 y 190 m (puede llegar hasta 250 m)	Arenas, fangos, gravas y fondos con briozoos
<i>Pecten (Pecten) maximus</i>	16,8	14 a 17	VD convexa, VI casi plana y más pequeña	Desde la zona de marea hasta los 100 m (puede alcanzar 250 m)	Arena, grava y fondos de algas

Tabla 3. Rasgos morfológicos y paleoecológicos de las especies de pectínidos habitando actualmente en la región Iberoamericana, desde la Antártida hasta los trópicos. Compilado de Peña (2001). VI= valva izquierda; VD= valva derecha.

CAPÍTULO 5: COMUNIDAD DE ESCLEROBIONTES SOBRE *Reticulochlamys proximus* (Ihering)

5.1. INTRODUCCIÓN

Las comunidades de sustratos duros están formadas por organismos que poseen una variedad de estrategias para adherirse y/o perforar el sustrato en el que habitan (*e.g.*, conchillas, rocas, maderas, *hardgrounds*). Aquellos que lo hacen en particular sobre sustratos duros de origen orgánico, ya sea durante la vida de éstos como después de su muerte, reciben el nombre de esqueletobiontes (Taylor y Wilson, 2002; 2003). Este grupo incluye tanto a aquellos organismos que viven sobre la superficie del sustrato como a aquellos que perforan la superficie del mismo, recibiendo el nombre de epibiontes y endobiontes respectivamente (Walker y Miller, 1992). Otro componente de las comunidades asociadas a sustratos duros son los animales vágiles, tanto aquellos residentes permanentes que se mueven sobre la superficie del sustrato (*e.g.*, quitones), como aquellos temporarios (*e.g.*, peces). Taylor y Wilson (2002; 2003) propusieron el término esclerobiontes para denominar a aquellos organismos que colonizan cualquier tipo de sustratos duros (orgánicos o inorgánicos), incluyendo 1) los que viven fijados a la superficie del sustrato, ya sea cementados u orgánicamente adheridos pero que crecen en la columna de agua, 2) los perforantes, que penetran en el sustrato y, 3) los organismos vágiles que viven sobre este sustrato o que pasan por la superficie habitualmente. Muchos moluscos y entre ellos los bivalvos, especialmente las ostras y los pectínidos ya sean vivos o muertos, sirven de sustratos duros para estas comunidades de esclerobiontes (Taylor y Wilson, 2003).

Los organismos perforantes (*e.g.*, algas, hongos, esponjas, poliquetos, bivalvos, gasterópodos, briozoos, braquiópodos) son aquellos que esculpen o penetran superficies de sustratos duros. Las estructuras bioerosivas son por lo tanto, consecuencia del comportamiento de un organismo ya sea por hábito de anclaje, raspado, depredación, o incluso para habitáculo. La misma se lleva a cabo por secreción de sustancias químicas de bajo PH y/o por raspado mecánico (Taylor y Wilson, 2003). El término bioerosión fue propuesto por Neumman (1966) para englobar a los procesos por medio de los cuales los organismos interactúan con los distintos sustratos sobre los que habitan o sobre los cuales consiguen alimento, definiéndola como la erosión de los sustratos por medio de procesos biológicos (Neumman, 1966) tanto en ambientes actuales como del pasado. Las trazas de bioerosión pueden deberse a procesos de coacción (interacción entre especies) como la

depredación, el parasitismo y el comensalismo, o bien puede tratarse de procesos de reacción (interacción entre una especie y el medio físico) cuando el sustrato es inerte. Por todo ello, las trazas toman formas muy diversas (surcos, túneles, impresiones, dentelladas, perforaciones, traumatismos) en función de los objetivos del productor: fijación al sustrato, excavación de habitáculos, ramoneo, ataques de depredadores (Bromley, 1970; Warme, 1975; Martinell, 1989), como así también de su morfología y del procedimiento de excavación.

Los organismos incrustantes (*e.g.*, algas, serpulidos, bivalvos, cirripedios, briozoos, corales), son aquellos que pueden segregar partes duras y que se fijan y cementan al sustrato sobre el que se encuentran, pudiendo llegar a adquirir las características superficiales del mismo. En organismos actuales la cementación se produce utilizando compuestos orgánicos, aunque se ha demostrado que los cementos minerales también pueden contribuir en este proceso (Taylor y Wilson, 2003).

Los organismos incrustantes y perforantes conservan su posición original después de la fosilización, permitiendo, mediante el estudio de su distribución espacial y de su orientación, interpretar el modo de vida de los organismos hospedantes, como así también las relaciones interespecíficas entre los mismos (*e.g.*, Seilacher, 1960; Parras y Casadío, 2006; Mauna *et al.*, 2005; Casadío *et al.*, 2007; Rodrigues *et al.*, 2008; Luci, 2010). Mediante el estudio de la preferencia de los esclerobiontes por alguna de las valvas, por algún sector de las mismas, o por su ubicación en el exterior o interior, se puede inferir además si éstos se establecieron en vida o lo hicieron después de la muerte del organismo hospedante. El registro de su orientación puede proveer además, información sobre la orientación en vida de su hospedante (*e.g.* Seilacher, 1960; Mauna *et al.*, 2005; Luci, 2010). Además, el estudio de las diferentes comunidades de colonizadores sobre el mismo sustrato, permite hacer interpretaciones de las sucesiones ecológicas y de las interacciones competitivas, constituyendo un aporte al conocimiento evolutivo de comunidades asociadas a este tipo de sustratos (Taylor y Wilson, 2003).

Debido a que las comunidades de esclerobiontes son preservadas *in situ*, poseen una alta fidelidad espacial (Taylor y Wilson, 2003; Rodland *et al.*, 2004), brindando también valiosa información sobre el ambiente en el que vivieron, permitiendo completar estudios tafonómicos y sedimentológicos (*e.g.*, Mauna *et al.*, 2005; Luci, 2010). En este sentido aquellos epibiontes estenotópicos (con tolerancias ambientales limitadas), tales como briozoos y corales, brindan una información muy precisa sobre las características físico-químicas del ambiente, en tanto los euritópicos (tolerantes a las variaciones ambientales),

se caracterizan por presentar asociaciones de baja diversidad y elevada abundancia de individuos, pudiendo ser indicativo de condiciones de estrés ambiental.

5.2. DESCRIPCIÓN DE LOS ESCLEROBIONTES

A continuación se describen los taxa y/o icnotaxa de endobiontes, epibiontes y vágiles registradas sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering), incluyendo características generales de las mismas, su registro en el tiempo geológico y, en el caso de las icnotaxa, el organismo productor.

5.2.1. Endobiontes

5.2.1.1. Hongos

Los hongos son perforantes muy activos, principalmente sobre carbonatos orgánicos. Los mismos presentan un rango batimétrico muy grande, registrándose desde las zonas batiales hasta los ambientes muy someros, aunque son más frecuentes en ambientes supramareales a intermareales. Las perforaciones registradas, de muy pequeño tamaño, se atribuyen con dudas a este grupo.

Microperforaciones fungales indeterminadas

Descripción. Perforaciones irregulares, muy pequeñas con cavidades esféricas, sub-esféricas y elongadas.

Material. Estas microperforaciones se registran en dos especímenes provenientes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11500, GHUNLPam 11510).

5.2.1.2. Algas

***Dendrina* Quenstedt, 1848**

ICnoespecie tipo. *Talpina dendrina* Morris, 1851 (= *Dendrina belemniticola* Hänzstchel, 1975)

Observaciones. Perforaciones sub-superficiales, dendriformes, en forma de roseta que se ramifican irregularmente desde un solo punto de origen, en patrón anastomosado.

Productor y distribución temporal. Son producidas por algas perforantes, registrándose desde el Ordovícico al Cretácico (Taylor y Wilson, 2003), como así también en el Mioceno (Verde, 2002).

Dendrina isp.

Figura 13, A-B

Descripción. Perforaciones dendriformes, en forma de roseta, de tamaño microscópico. Se encuentran agrupadas.

Material. *Dendrina isp.* se registra en un espécimen proveniente de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11500).

5.2.1.3. Esponjas

Se registra el icnogénero *Entobia* Bronn el cual corresponde a una traza de habitación (*Domichnia*), que es atribuida a la actividad de esponjas suspensívoras. Los organismos que producen esta traza explotan el sustrato con fines de protección, viviendo alojados en el mismo. Este icnogénero no muestra preferencias ambientales especiales, excepto por aguas libres de sedimento en suspensión (Bromley, 1994). A pesar de la voluminosa literatura sobre *Entobia* y que muchas icnoespecies han sido propuestas (*e.g.*, Bromley y D'Alessandro, 1984, 1987, 1990; Bromley y Asgaard, 1993), su identificación es comúnmente problemática (Parras y Casadío, 2006).

***Entobia* Bronn, 1838**

ICnoespecie tipo. *Entobia cretacea* Portlock, 1843

Observaciones. Traza fósil de sustratos duros (típicamente conchillas, rocas o *hardgrounds* de carbonato de calcio), en forma de galerías ramificadas, a menudo con ampliaciones regulares denominadas cámaras, de formas globosas hasta cilíndricas, formando una red. Los canales aperturales conectan la superficie exterior del sustrato con las cámaras y galerías, así la esponja puede canalizar el agua a través de su tejido para su alimentación suspensívora (Bromley, 1970).

Productor y distribución temporal. Son producidas por la actividad de esponjas suspensívoras de la Familia Clionidae, registrándose desde el Jurásico hasta la Actualidad.

Entobia isp.

Figura 13, C-F

Descripción. Estructura de bioerosión compuesta por cámaras u orificios esféricos a subsféricos muy cercanos unos a otros que cubren amplias áreas sobre las conchillas. En general no se observan las galerías o conexiones entre los orificios.

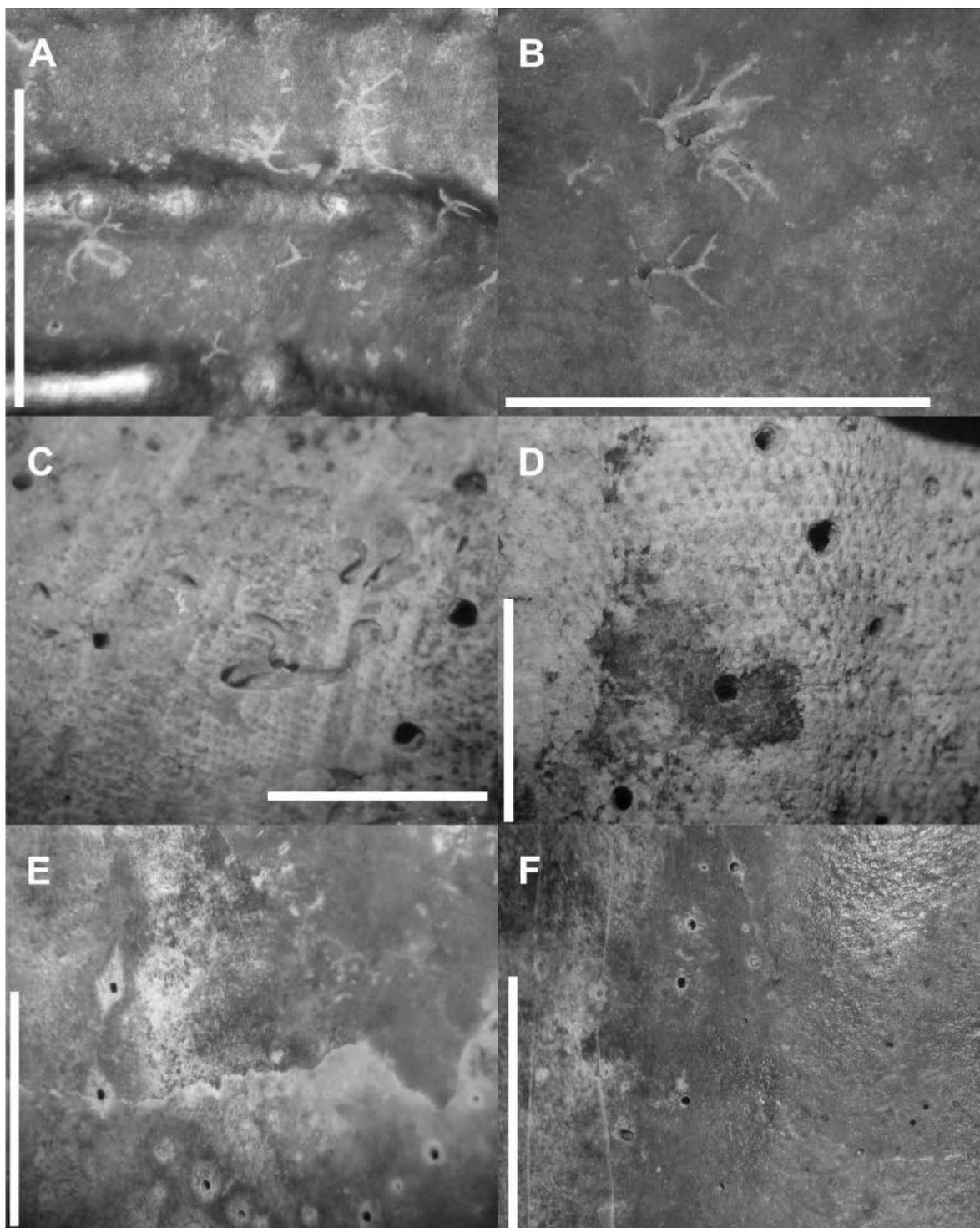


Figura 13. Endobiontes. A-B, *Dendrina* isp., GHUNLPam 11500, valva izquierda. A, superficie externa; B, superficie interna. C-F, *Entobia* isp. C-D, GHUNLPam 11520, valva derecha, superficie externa. E-F, GHUNLPam 11500, valva izquierda, superficie interna. Escala: 0,5 cm.

Material. *Entobia* isp. se registra en nueve especímenes, siete provenientes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11500, GHUNLPam 11503-11505, GHUNLPam 11509-11510; GHUNLPam 11514), uno proveniente de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11520) y uno proveniente de Cabeza de León (GHUNLPam 11527).

5.2.1.4. Poliquetos

Se registran dos icnogéneros: *Maeandropolydora* Voigt y *Caulostrepsis* Clarke, ambos generados por la actividad de anélidos. Como la gran mayoría de bioerodadores, los anélidos perforantes suelen carecer de un esqueleto fosilizable, por lo cual sólo la identificación de las trazas permite determinar su presencia en el pasado geológico. Sin embargo, en el registro fósil no siempre resulta fácil discernir entre las perforaciones realizadas por poliquetos de aquellas debidas a la actividad de otros gusanos (*e.g.*, sipuncúlidos, forónidos, nemátodos) a causa de las similitudes morfológicas entre las mismas. Las trazas aquí identificadas pueden atribuirse al comportamiento parasitario de anélidos poliquetos de la familia Spionidae, debido a la similitud con las trazas producidas por distintos géneros de esta familia sobre conchillas actuales. Los anélidos poliquetos infestan actualmente el esqueleto de organismos pertenecientes a grupos muy diversos, entre los que se destacan los corales, los artrópodos, los moluscos y los equinodermos (Martin y Britayev, 1998), siendo muy conocidos y estudiados particularmente por sus infestaciones sobre bivalvos de valor comercial (Domènech *et al.*, 2008).

***Maeandropolydora* Voigt, 1965**

Icnoespecie tipo. *Maeandropolydora decipiens* Voigt, 1965

Observaciones. Consiste en galerías cilíndricas y alargadas, corriendo a través del sustrato en forma sinuosa.

Productor y distribución temporal. Son producidas por la actividad de poliquetos espionidos, registrándose desde el Jurásico hasta la Actualidad.

***Maeandropolydora* isp.**

Figura 14, A-B

Descripción. Esta traza se compone de galerías sinuosas de distintos tamaños y formas, con una longitud de pocos milímetros hasta el centímetro. En la mayoría de los casos se encuentran agrupadas y ubicadas en la superficie externa. En algunas valvas la traza atraviesa la conchilla, manifestándose también en la superficie interna de la misma.

Material. *Maeandropolydora* isp. se registra en 16 especímenes, nueve procedentes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11500-11502, GHUNLPam 11504, GHUNLPam 11506, GHUNLPam 11509-11510, GHUNLPam 11514, GHUNLPam 11516), cuatro procedentes de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11519-11520, GHUNLPam 11523-11524) y tres procedentes de Cabeza de León (GHUNLPam 11525-11527).

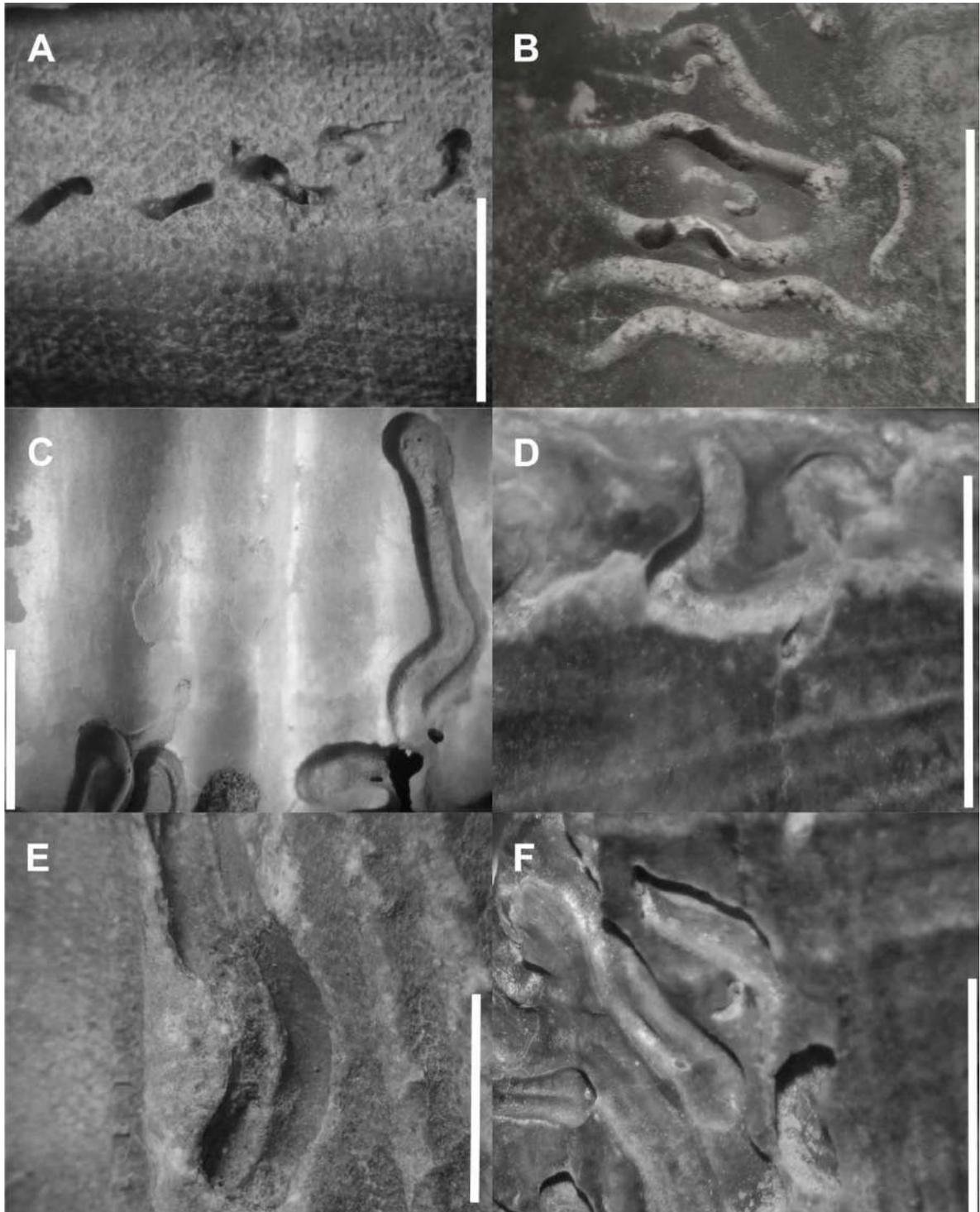


Figura 14. Endobiontes. A-B, *Maendropolydora* isp., GHUNLPam 11526, valva izquierda. A, superficie externa; B, superficie interna. C-F, *Caulostrepsis* isp. C, GHUNLPam 11527, valva derecha, superficie interna. D, F, GHUNLPam 11500, valva izquierda, superficie externa. E, GHUNLPam 11501, valva izquierda, superficie externa. Escala: 0,5 cm.

***Caulostrepsis* Clarke, 1908**

Iconoespecie tipo. *Caulostrepsis taeniola* Clarke, 1908

Observaciones. Perforaciones con forma de “bolsillo” (“pouch”), debido a la curvatura de la galería en forma de “U”. Estructuras más complejas pueden ser producidas por el

desarrollo de lóbulos múltiples en el mismo plan básico en forma de “U”. Los bordes pueden ser claramente visibles a través de su longitud y estar conectados por láminas en forma de “aspa”, o pueden fusionarse y producir un “bolsillo” oval o achatado sin láminas intermedias. La forma de la sección transversal varía desde subcircular, oval-achatada, elíptica o en forma de ocho, a halteriforme.

Productor y distribución temporal. Son producidas por la actividad de poliquetos espionidos. Se registran desde el Devónico hasta la Actualidad, siendo muy abundantes durante el Jurásico y el Cretácico (Bromley, 2004).

Caulostrepsis isp.

Figura 14, C-F

Descripción. Perforación tubular con dos orificios o canales conectados por un tabique, curvada en forma de “U”. En planta los orificios de entrada y salida forman una figura en forma de riñón. Se presentan como trazas individuales aisladas o agrupadas. Los grupos son de dos o tres cuando las trazas son de mayor tamaño (entre 0,5 y 1 cm de longitud), y de más de cinco cuando son menores, cubriendo en este caso un área mayor. Se localizan preferentemente sobre la superficie externa de las conchillas. Generalmente se encuentran asociadas a *Maeandropolydora isp.*

Material. *Caulostrepsis isp.* se registra en 18 especímenes, 11 procedentes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11500-11502 GHUNLPam 11504, GHUNLPam 11506, GHUNLPam 11509-11510, GHUNLPam 11512, GHUNLPam 11514, GHUNLPam 11516, GHUNLPam 11518), cuatro procedentes de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11520-11523), y tres procedentes de Cabeza de León (GHUNLPam 11525-11527).

5.2.1.5. Moluscos

La evidencia de la presencia de bivalvos perforantes se restringe a trazas de habitación (*Domichnia*) asignadas a *Gastrochaenolithes*.

Las trazas de gasterópodos corresponden a trazas de depredación (*praedichnia*) asignadas a *Oichnus* y consisten en perforaciones que presentan una abertura redondeada sobre conchillas de otros moluscos. El gasterópodo utiliza su rádula para producirla mediante procesos mecánicos y químicos. De acuerdo a la morfología de la perforación se distinguen dos icnoespecies: *O. paraboloides* Bromley (perforaciones troncocónicas con la abertura exterior siempre mayor a la interior), asociada a natícidos y *O. simplex* Bromley (perforaciones cilíndricas perpendiculares a la conchilla) atribuidas a murícidos. Según

Taylor y Wilson (2003) existen otros organismos que también perforan la conchilla de sus presas, tales como otros gasterópodos, octópodos, e incluso predadores desconocidos. Los natícidos son predadores perforadores de conchillas calcáreas de organismos infaunales, sus presas preferidas incluyen principalmente a los bivalvos, pero también pueden perforar a escafópodos, e incluso a otros gasterópodos, mediante un comportamiento caníbal. Los estudios del comportamiento de este grupo han permitido observar que los natícidos atacan en solitario a su presa, eligen el tipo y tamaño de la misma, como así también el lugar donde realizar la perforación, produciendo perforaciones que son completas en el 99,9% de los casos. Por su parte los murícidos, atacan organismos epifaunales, tales como gasterópodos, bivalvos y crustáceos balánidos. Los estudios en el comportamiento de este grupo han permitido observar que pueden atacar individualmente o en grupo, no seleccionan tanto el lugar de perforación y no son tan selectivos ni respecto al tipo ni el tamaño de la presa (Martinell *et al.*, 2010).

***Gastrochaenolites* Leymerie, 1842**

Icnoespecie tipo. Gastrochaenolites lapidicus Kelly y Bromley, 1984

Observaciones. Perforaciones en forma de “clava” (“*clavate borings*”) en sustratos duros, tales como conchillas, rocas o *hardgrounds* de carbonato de calcio. La región apertural de la excavación es más estrecha que la cámara principal y puede ser circular, oval o halteriforme (Kelly y Bromley, 1984). La apertura puede estar separada de la cámara principal por un cuello, el cual puede tener sección longitudinal cónica. La cámara principal varía de sub-esférica a elongada, pudiendo tener una base de perfil parabólica a truncada redondeada, y una sección transversal desde circular a oval, modificada en algunos casos por surcos o crestas longitudinales que resultan en una forma de almendra o corazón.

Productor y distribución temporal. Son producidas por la actividad de bivalvos perforantes (a veces preservados *in situ*), registrándose desde el Ordovícico hasta la Actualidad.

***Gastrochaenolites* isp.**

Figura 15, A-B

Descripción. Perforaciones en forma de gota, con la región apertural más estrecha que la cámara principal y de morfología subsférica a elongada. No se observa el cuello que une la cámara con la apertura, probablemente debido al escaso espesor de las conchillas,

pudiendo a veces atravesarla. Son perpendiculares o inclinadas respecto a la superficie. Suelen encontrarse alineadas paralelas al eje de las costillas principales o de los interespacios.

Material. *Gastrochaenolites* isp. se registra en cuatro especímenes, uno proveniente de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11516), uno proveniente de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11520) y dos provenientes de Cabeza de León (GHUNLPam 11525; GHUNLPam 11527).

***Oichnus* Bromley, 1981**

Icnoespecie tipo. *Oichnus simplex* Bromley, 1981

Observaciones. Perforaciones circulares a subcirculares, producidas sobre sustratos esqueléticos. La perforación atraviesa el sustrato cuando éste es una conchilla fina, de lo contrario termina dentro de él como una depresión, o como una perforación corta y subcilíndrica (Bromley, 1981). Morfológicamente, pueden distinguirse dos tipos: *O. paraboloides*, son perforaciones troncocónicas con la abertura exterior siempre mayor a la interior, se asocia a gasterópodos natícidos y *O. simplex*, son perforaciones cilíndricas atribuidas a gasterópodos murícidos.

Productor y distribución temporal. Son producidas mayormente por la actividad de gasterópodos perforantes, natícidos o murícidos, registrándose desde el Cámbrico hasta la Actualidad.

***Oichnus paraboloides* Bromley**

Figura 15, C-F

Descripción. Perforación subcilíndrica, ovalada, con la abertura exterior más grande que la interior. Se registran en la superficie externa de las valvas, en forma perpendicular a las mismas. Poseen un diámetro exterior de entre 0,2 y 0,7 cm.

Material. *Oichnus paraboloides* Bromley se registra en siete especímenes, cinco provenientes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11502; GHUNLPam 11504; GHUNLPam 11506-11507; GHUNLPam 11517), uno proveniente de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11520) y uno proveniente de Cabeza de León (GHUNLPam 11525).

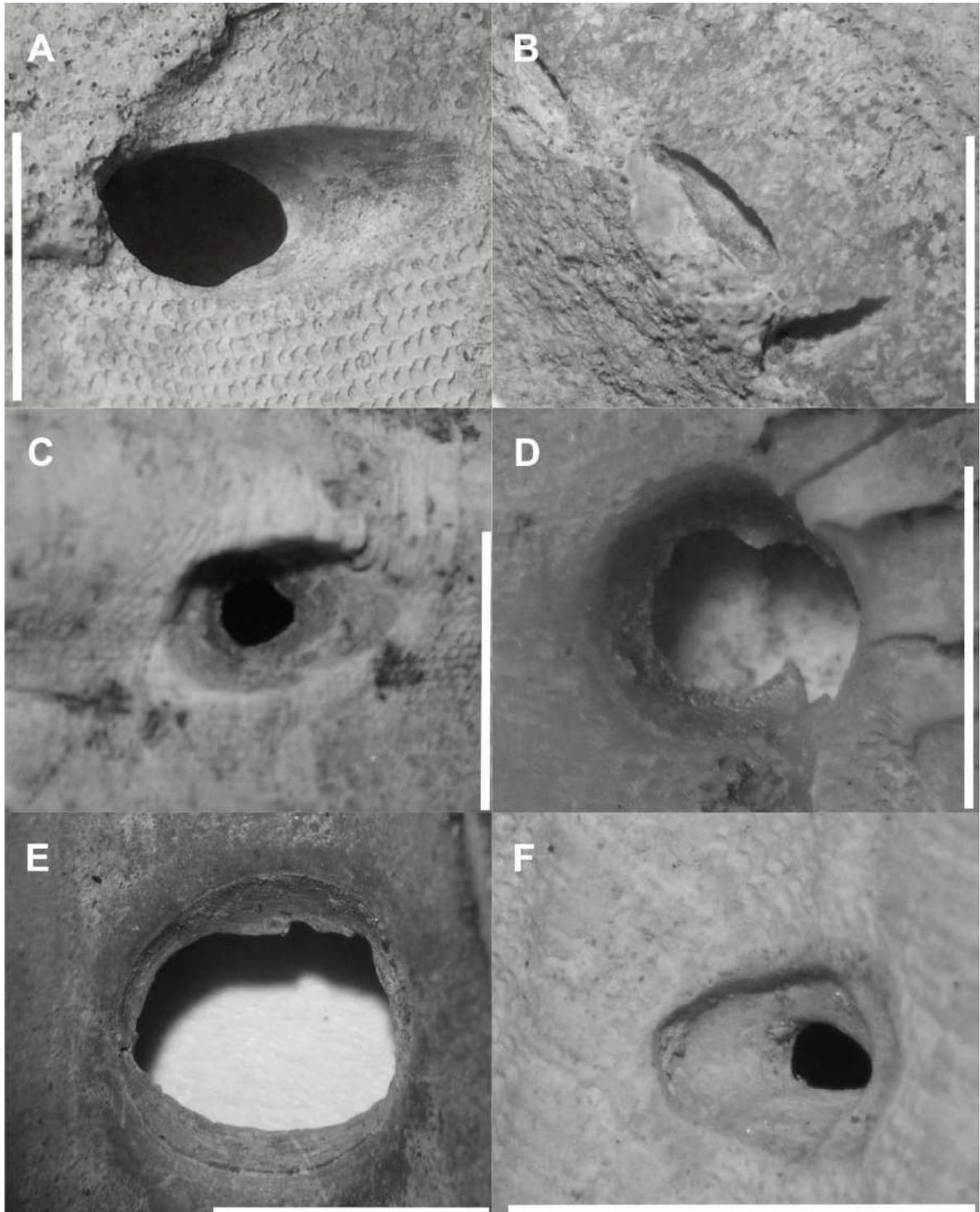


Figura 15. Endobiontes. A-B, *Gastrochaenolites* isp., GHUNLPam 11516, valva izquierda, superficie externa. C-F, *Oichnus paraboloides* Bromley. C, GHUNLPam 11520, valva derecha, superficie externa. D, GHUNLPam 11525, valva izquierda, superficie externa. E, GHUNLPam 11506, valva izquierda, superficie externa. F, GHUNLPam 11507, valva derecha, superficie externa. Escala: 0,5 cm.

5.2.1.6. Briozoos

La mayoría de los briozoos perforantes incluidos en el Orden Ctenostomata son un grupo de taxa exclusivamente marinos que viven completamente inmersos en sustratos calcáreos como conchillas de gasterópodos y bivalvos. Unos pocos de ellos sin embargo,

también pueden excavar fragmentos de plantas y rocas. Las colonias poseen zooides, separados entre si por estolones, cuyo anclaje produce las perforaciones. El proceso de perforación es principalmente de tipo químico, a excepción de unas pocas especies que lo hacen por medios mecánicos.

***Pennatichnus* Mayoral, 1988**

Icnoespecie tipo. Pennatichnus moguerenica Mayoral, 1988

Observaciones. Conjunto de túneles finos y alargados a cuyos lados se disponen en forma alternante una serie de aberturas primarias redondeadas o en forma de gotas, que se unen a los primeros mediante conductos subordinados de primer orden, cortos, bien visibles y ligeramente incurvados. El sistema completo de perforación adquiere así un aspecto de pluma (Mayoral, 1988).

Productor y distribución temporal. Son producidas por la actividad de briozoos del Orden Ctenostomata, los cuales se registran desde el Ordovícico hasta la Actualidad.

***Pennatichnus* isp.**

Figura 16, A-B

Descripción. Perforaciones en forma de gota o guión, que presentan una disposición simétrica y alternada respecto de un túnel o canal alargado y semicurvo, que a veces puede no ser visible. El arreglo se asemeja a una pluma o rama de helecho.

Material. *Pennatichnus* isp. se registra en cinco especímenes, uno proveniente de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11500), dos provenientes de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11520; GHUNLPam 11523) y dos provenientes de Cabeza de León (GHUNLPam 11526-11527).

***Pinaceocladichnus* Mayoral, 1988**

Icnoespecie tipo. Pinaceocladichnus onubensis Mayoral, 1988

Observaciones. Sistema de perforaciones formado por túneles finos suavemente arqueados, que se bifurcan en forma verticelada en sentidos opuestos.

Productor y distribución temporal. Son producidas por la actividad de briozoos del Orden Ctenostomata, los cuales se registran desde el Ordovícico hasta la Actualidad.

Pinaceocladichnus isp.

Figura 16, C-D

Descripción. *Pinaceocladichnus isp.* presenta dos patrones, uno constituido por perforaciones pequeñas en forma de guiones o gotas alargadas sin una dirección o sentido preferencial; el otro, con forma de red o telaraña, formando un sistema de túneles interconectados, semicurvos o arqueados que forman polígonos un poco deformados.

Material. *Pinaceocladichnus isp.* se registra en 10 especímenes, cinco provenientes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11500; GHUNLPam 11504; GHUNLPam 11514; GHUNLPam 11516; GHUNLPam 11518), tres provenientes de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11520; GHUNLPam 11522-11523) y dos provenientes de Cabeza de León (GHUNLPam 11525; GHUNLPam 11527).

5.2.1.7. Braquiópodos

Los braquiópodos articulados producen pequeñas marcas de bioerosión mediante la extensión de sus papilas desde el pedículo.

Podichnus Bromley y Surlyk, 1973

ICnoespecie tipo. *Podichnus centrifugalis* Bromley y Surlyk, 1973

Observaciones. Agrupamiento circular de pequeños orificios, que hacia el exterior aumentan de tamaño y de oblicuidad.

Productor y distribución temporal. Son producidas por la actividad de braquiópodos articulados, registrándose desde el Carbonífero hasta la Actualidad.

Podichnus isp.

Figura 16, E

Descripción. Grupo compacto de pequeños puntos u orificios cilíndricos. Los orificios del centro del grupo son bien redondeados y bastante perpendiculares a la superficie, mientras que los periféricos son más profundos, más grandes y más oblicuos.

Material. *Podichnus isp.* se registra en tres especímenes, dos provenientes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11500, GHUNLPam 11514) y uno proveniente de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11523).

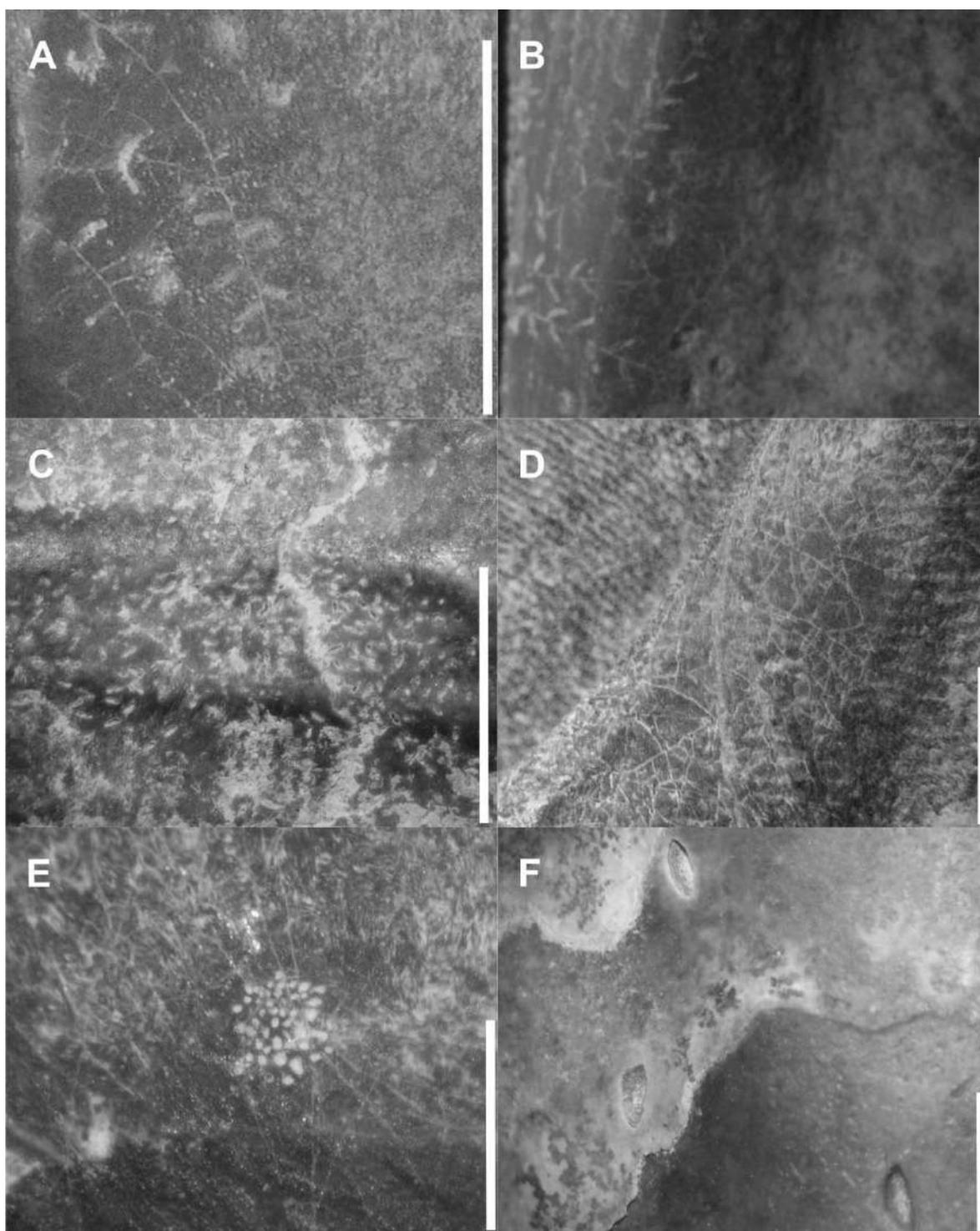


Figura 16. Endobiontes. A-B, *Pennatichnus* isp., GHUNLPam 11526, valva izquierda, superficie interna. C-D, *Pinaceocladichnus* isp. C, GHUNLPam 11500, valva izquierda, superficie externa. D, GHUNLPam 11526, valva izquierda, superficie externa. E, *Podichnus* isp., GHUNLPam 11514, valva derecha, superficie externa. F, *Rogerella* isp., GHUNLPam 11500, valva izquierda, superficie interna. Escala: A-D, F, 0,3 cm; E, 0,1 cm.

5.2.1.8. Cirripedios

Los cirripedios del Superorden Acrothoracica son los que producen en la actualidad trazas de bioerosión. Estos crustáceos expulsan sus extremidades hacia arriba a través de la abertura para filtrar su alimento (Seilacher, 1969; Lambers y Boekschoten, 1986).

***Rogerella* Saint-Seine, 1951**

Icnoespecie tipo. *Rogerella lecointrei* Saint-Seine, 1951

Observaciones. Traza con forma de bolsillo (“*pouch-shaped*”), con la apertura en forma de ranura (“*slit-like apertures*”).

Productor y distribución temporal. Son producidas por la actividad de cirripedios del Superorden Acrothoracica, registrándose desde el Devónico hasta la Actualidad.

***Rogerella* isp.**

Figura 16, F

Descripción. Son trazas con aperturas elongadas, en forma de ranura. Se presentan aisladas o en pequeños grupos de tres o cuatro. No siguen un eje en particular, pero en algunos casos divergen desde un punto común.

Material. *Rogerella* isp. se registra en cinco especímenes, cuatro provenientes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11500, GHUNLPam 11504; GHUNLPam 11506; GHUNLPam 11516) y uno proveniente de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11520).

5.2.2. Epibiontes

5.2.2.1. Foraminíferos

Foraminifera indet.

Figura 17, A

Observaciones. Los foraminíferos son protistas muy diversos y abundantes en los ambientes marinos actuales. Habitan desde la zona intertidal a los fondos oceánicos y desde los polos hasta el Ecuador, siendo la mayoría bentónicos y de vida libre (Náñez y Malumián, 2007). Varios géneros de foraminíferos bentónicos, tanto calcáreos como aglutinados, son capaces de incrustar sustratos duros.

Distribución temporal. La presencia de foraminíferos incrustando sustratos duros se conoce desde el Ordovícico hasta la Actualidad. Según Taylor y Wilson (2003), la mayoría

de los foraminíferos incrustantes son post-paleozoicos, aunque existen algunos incrustantes Paleozoicos problemáticos que podrían corresponder a este grupo.

Descripción. Especímenes aislados, de forma alargada, cónica, con desarrollo de cámaras alternadas.

Material. Se registraron foraminíferos incrustados sobre dos especímenes, uno proveniente de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11517) y otro proveniente de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11523).

5.2.2.2. Poliquetos

Serpulidae indet.

Figura 17, B-D

Observaciones. Los poliquetos de la familia Serpulidae son constructores de tubos calcáreos. Están representados actualmente por alrededor de 70 géneros, la mayoría de ambientes marinos (Lazo *et al.*, 2007).

Distribución temporal. La presencia de poliquetos con tubos calcáreos se conoce desde el Ordovícico hasta la Actualidad, aunque son abundantes recién a partir del Mesozoico.

Descripción. Tubos calcáreos de ancho constante entre los distintos ejemplares. Suelen asociarse a los briozoos Cheilostomata, y en menor medida a los poliquetos perforantes. Generalmente se hallan en grupos. Los serpúlidos son el segundo grupo de epibiontes más abundantes sobre los especímenes de *Reticulochlamys proximus* (Ihering), después de los briozoos Cheilostomata.

Material. Se registraron serpúlidos incrustados sobre nueve especímenes, seis provenientes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11500-11501; GHUNLPam 11504; GHUNLPam 11506; GHUNLPam 11509; GHUNLPam 11516), dos provenientes de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11519; GHUNLPam 11523) y uno proveniente de Cabeza de León (GHUNLPam 11525).

5.2.2.3. Moluscos

Anomiidae indet.

Figura 17, E-F

Observaciones. Muchos grupos de bivalvos han evolucionado independientemente hacia un hábito cementante, incluyendo los representantes de la familia Anomiidae, junto con al menos nueve familias más.

Distribución temporal. La presencia de bivalvos incrustando sustratos duros se conoce desde el Carbonífero hasta la Actualidad. Según Taylor y Wilson (2003), la mayoría de los bivalvos incrustantes son post-paleozoicos, desarrollándose desde el Jurásico en adelante.

Descripción. Especímenes ovalados y elongados, más altos que largos. La conchilla es muy delgada, con líneas de crecimiento poco marcadas y refleja la morfología de las costillas e interespacios sobre las que creció. Los ejemplares se disponen paralelos al alto del organismo hospedante, a menudo superpuestos unos sobre otros, y a veces incrustados por colonias de briozoos Cheilostomata. Presentan amplio espectro ontogenético, estando representados desde ejemplares juveniles a adultos.

Material. Se registraron bivalvos incrustantes sobre cinco especímenes, tres provenientes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11501; GHUNLPam 11505; GHUNLPam 11510), uno proveniente de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11519) y otro proveniente de Cabeza de León (GHUNLPam 11525).

5.2.2.4. Briozoos

Observaciones. El Phylum Bryozoa posee actualmente más de 5000 especies, en su inmensa mayoría marinas, que viven sobre algas o incrustando sustratos duros (López Gappa y Sabbatini, 2007). Los briozoos incrustantes post-paleozoicos pertenecen a los órdenes Cheilostomata y Cyclostomata (Taylor y Wilson, 2003). Los briozoos del Orden Cheilostomata también producen “grabados”, principalmente sobre bivalvos y gasterópodos, que corresponden a la localización de los zooides en la colonia. Estos grabados (*Leptichnus*) probablemente de tipo químico, son a menudo la única evidencia de un briozoo Cheilostomata incrustante que ha perdido su esqueleto por diagénesis.

Distribución temporal. La presencia de briozoos incrustantes se conoce desde el Ordovícico hasta la Actualidad.

***Leptichnus* Taylor, Wilson y Bromley, 1999**

Iconoespecie tipo. *Leptichnus peristroma* Taylor, Wilson y Bromley, 1999

Observaciones. Grupo de pequeñas excavaciones estrechamente espaciadas, desarrolladas sobre sustratos calcáreos. Cada excavación tiene una abertura piriforme, subcircular o elíptica, siempre menos profunda que ancha. Estas presentan aproximadamente la misma profundidad y se disponen perpendiculares al sustrato. Su diámetro varía entre 0,1 y 0,9 mm, cuando se comparan diferentes especímenes, pero son más uniformes dentro de cada ejemplar. En el centro de los grupos se encuentran

generalmente las excavaciones más pequeñas. Las paredes de las excavaciones pueden ser verticales y su base plana, o pueden ser inclinadas, conectadas transicionalmente con una base redondeada. Cuando están agrupadas, las excavaciones pueden alcanzar más de 10 mm de diámetro o extensión.

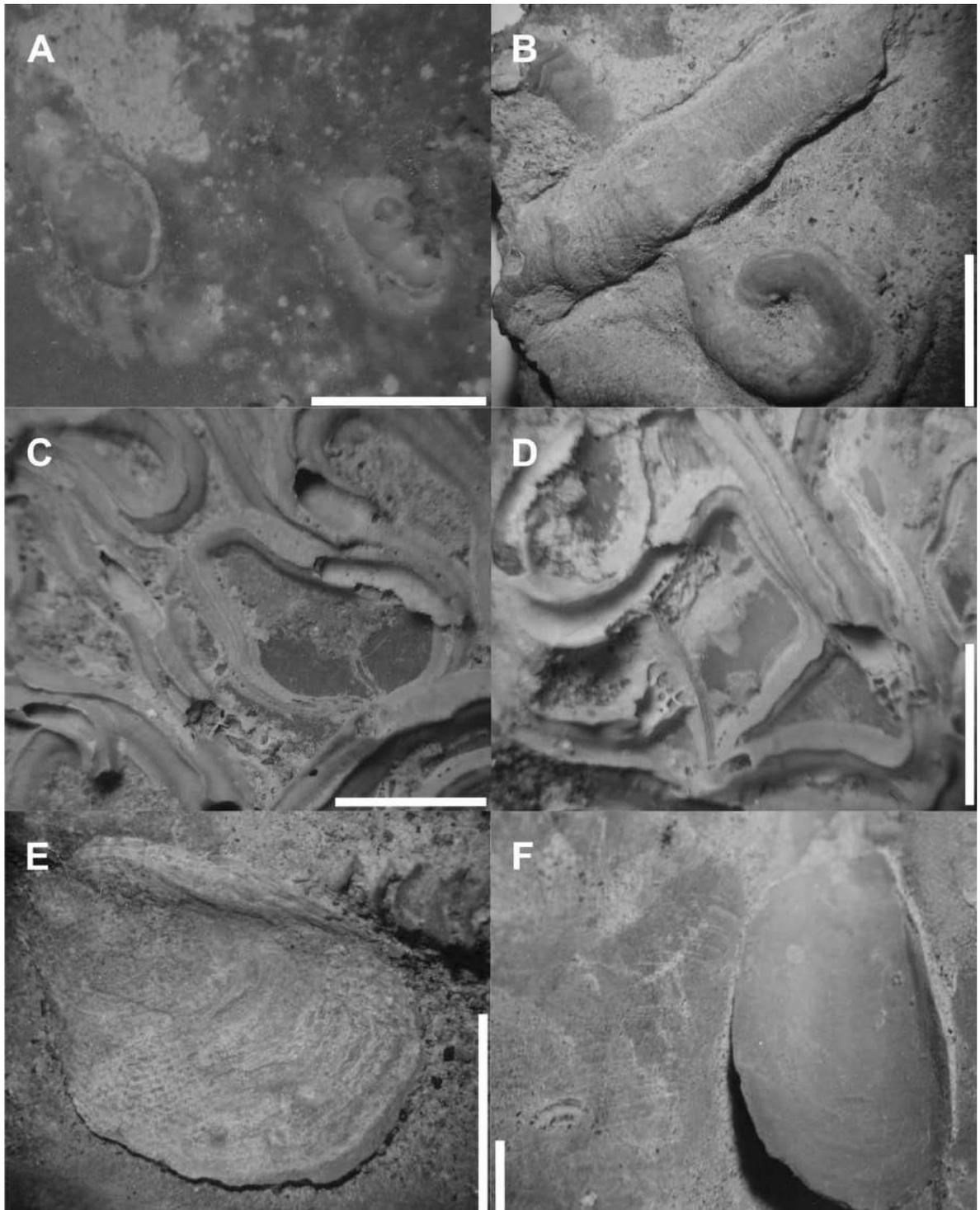


Figura 17. Epibiontes. A, Foraminifera indet., GHUNLPam 11517, valva izquierda, superficie interna. B-D, Serpulidae indet. B, GHUNLPam 11501, valva izquierda, superficie interna. C-D, GHUNLPam 11525, valva izquierda, superficie interna. E-F, Anomidae indet., GHUNLPam 11501, valva izquierda. E, superficie externa; F, superficie interna. Escala: A, 0,1 cm; B-F, 0,5 cm.

Productor y distribución temporal. Son producidas por la actividad de briozoos del Orden Cheilostomata, registrándose desde el Cretácico hasta la Actualidad.

Leptichnus isp.

Figura 18, E-F

Descripción. *Leptichnus isp.* está representado por pequeñas excavaciones con forma de gota o pera, distribuidas según dos patrones diferenciados: 1) formando grupos radiados circulares a subcirculares y 2) con una disposición uniserial de excavaciones alineadas y ramificadas. Generalmente se encuentran asociadas a otros briozoos queilostomados, como así también suelen presentarse aislados.

Material. *Leptichnus isp.* se registra en 15 especímenes, 11 provenientes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11500; GHUNLPam 11501; GHUNLPam 11503-11504; GHUNLPam 11506-11507; GHUNLPam 11511; GHUNLPam 11514; GHUNLPam 11516-1518), tres provenientes de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11520; GHUNLPam 11523-11524) y uno proveniente de Cabeza de León (GHUNLPam 11525).

Cheilostomata indet.

Figura 18, B-D

Descripción. La mayoría de los briozoos identificados, corresponden al grupo de los queilostomados. Las colonias poseen una forma laminar (“*sheet-like morphology*”), generalmente ovalada a circular, que refleja la morfología de la conchilla que incrustan. Se pueden observar claramente las aperturas de las cámaras, que poseen una forma romboidal u ovalada. Los bordes pueden estar coronados por pequeños pedículos. Estos epibiontes son los de mayor abundancia, diversidad y tamaño sobre las valvas de los pectínidos, representando probablemente varias especies. Se encuentran a menudo en estrecha relación con los serpúlidos, pudiendo incrustarlos o hallarse adyacentes a los mismos.

Material. Se registraron briozoos incrustantes queilostomados en 11 especímenes, siete provenientes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11500-11501; GHUNLPam 11503; GHUNLPam 11506; GHUNLPam 11509; GHUNLPam 11511; GHUNLPam 11516), dos provenientes de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11523-11524) y dos proveniente de Cabeza de León (GHUNLPam 11525-11526).

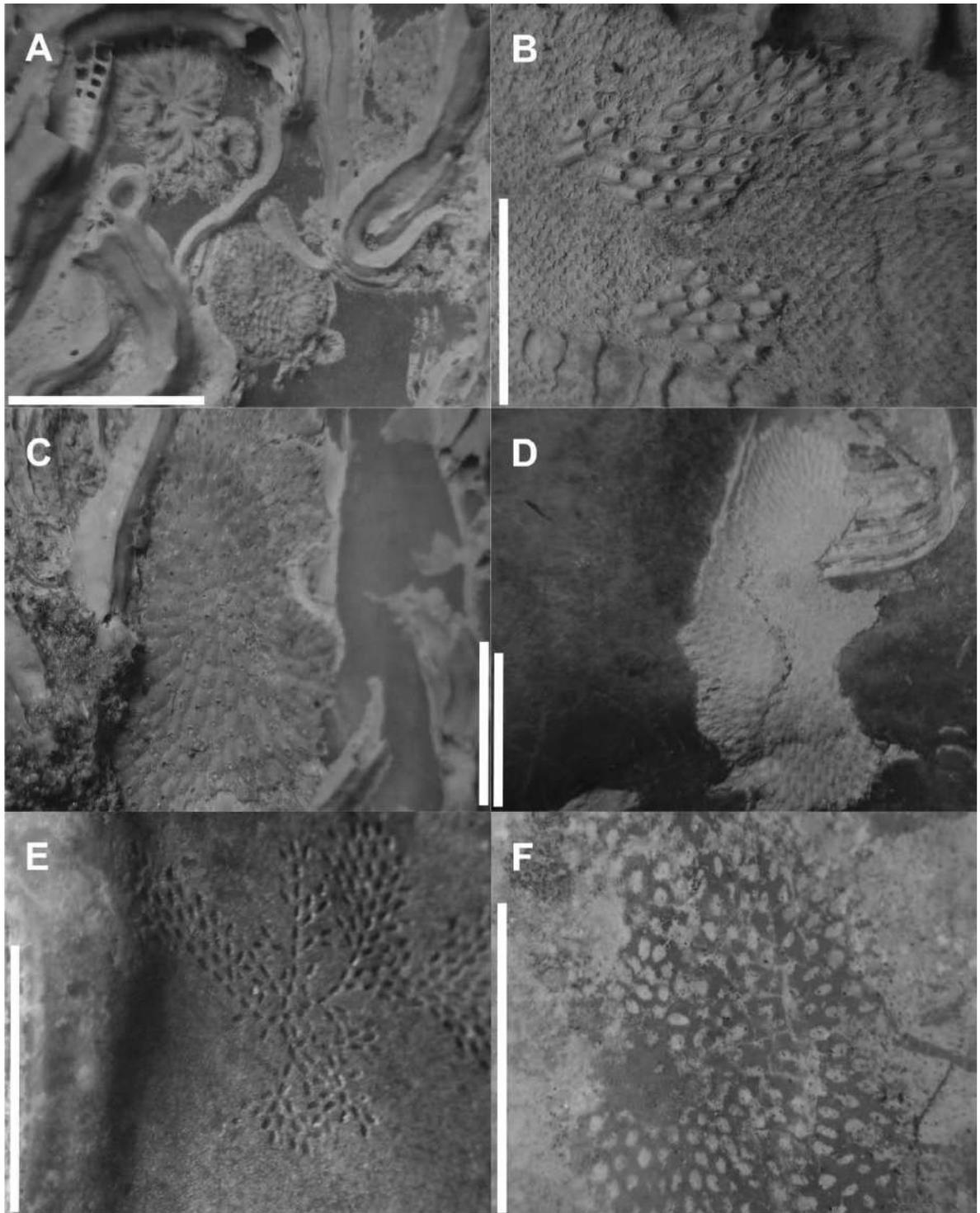


Figura 18. Epibiontes. A, Cyclostomata indet. GHUNLPam 11525, valva izquierda, superficie interna. B-D, Cheilostomata indet. B, GHUNLPam 11516, valva izquierda, superficie externa. C, GHUNLPam 11525, valva izquierda, superficie interna. D, GHUNLPam 11506, valva izquierda, superficie interna. E-F, *Leptichnus* isp. E, GHUNLPam 11514, valva derecha, superficie interna. F, GHUNLPam 11504, valva derecha, superficie interna. Escala: 0,5 cm.

Cyclostomata indet.

Figura 18, A

Descripción. Colonias de morfología ramificada, con relieve, que los hace destacarse sobre el sustrato. Se observaron tanto colonias uniseriales como multiseriales. Estas últimas radian de un centro común, presentando varios estadios de crecimiento, evidenciados por los distintos tamaños y ramificaciones de los zooides. Por lo general se hallaron colonias aisladas, con poco desarrollo areal.

Material. Se registraron briozoos incrustantes cyclostomados en dos especímenes, uno provenientes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11506) y el otro proveniente de Cabeza de León (GHUNLPam 11525).

5.2.2.5. Cirripedios

Balanomorpha indet.

Observaciones. Los Cirripedia son exclusivamente marinos. Los balánidos o “dientes de perro” (Thoracica: Balanomorpha) viven adheridos a rocas u otros sustratos duros naturales, tales como valvas de moluscos, caparazones de crustáceos, la epidermis de ballenas y caparazones de tortugas marinas; o artificiales, tales como muelles y cascos de barcos (Roccatagliata *et al.*, 2007).

Distribución temporal. La presencia de cirripedios incrustando sustratos duros se conoce desde el Cretácico hasta la Actualidad. Según Taylor y Wilson (2003), el grupo más importante (Balanomorpha) no se vuelve común hasta el Eoceno superior

Descripción. Individuos de pequeño tamaño, de forma piramidal, con una apertura en la región cuspidal en forma de estrella. Se disponen aislados o en pequeños grupos. Por lo general se encuentran sobre, o cercanos, al borde ventral de las valvas.

Material. Se registraron balánidos sobre cuatro especímenes, tres provenientes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11500; GHUNLPam 11514; GHUNLPam 11516) y otro proveniente de Cabeza de León (GHUNLPam 11525).

5.2.3. Vágiles

5.2.3.1. Moluscos

Los moluscos vágiles o móviles son importantes componentes de las comunidades asociadas a sustratos duros. Ellos incluyen fundamentalmente a los polioplacóforos (quitones) y a los gasterópodos herbívoros, los cuales producen trazas de pastoreo

(*Pascichnia*). Éstos últimos utilizan su rádula para arrancar y alimentarse de las algas adheridas a los distintos sustratos. Este comportamiento queda registrado mediante las estructuras en forma de medialuna características de *Radulichnus*.

***Radulichnus* Voigt, 1977**

Iconoespecie tipo. Radulichnus inopinatus Voigt, 1977

Observaciones. Se compone de una unidad modular que consiste en un grupo de 4-6 rasguños individuales subparalelos de longitud entre 100-200 μm , que pueden ser rectilíneos o ligeramente curvados. Cada unidad modular posee una longitud (perpendicular al eje de los rasguños) de 200-500 μm . Tanto los rasguños como los grupos, presentan una orientación consistente en toda la superficie de la valva (De Gibert *et al.*, 2007). Cada una de las unidades modulares, registra una “mordida” del organismo que hizo la traza al raspar con su rádula para alimentarse de algas epilíticas o endolíticas someras u otros organismos, mientras que los rasguños individuales corresponden a la acción de los denticulos radulares. Los diferentes patrones en la traza de la unidad modular pueden ser correlacionados con diferentes tipos de rádula y con diferentes grupos de organismos, teniendo mayor potencial de preservación en el registro fósil aquellos producidos por organismos con una rádula endurecida y mineralizada (De Gibert *et al.*, 2007).

Productor y distribución temporal. Son producidas por la actividad de pastoreo radular de gasterópodos herbívoros o polioplacóforos (quitones), registrándose desde el Jurásico a la Actualidad. Se conocen estructuras tipo *Radulichnus* en el Vendiano y el Cámbrico (*e.g.*, Seilacher, 1997; Dornbos *et al.*, 2004), que han sido interpretadas como producidas por el pastoreo de moluscos primitivos en tapetes microbiales, sin embargo éstas son mucho más grandes que *Radulichnus* del Mesozoico y Cenozoico, pero comparables morfológicamente.

***Radulichnus* isp.**

Descripción. La traza está representada por surcos o rasguños ligeramente curvados, paralelos a subparalelos, aunque en algunos casos pueden interceptarse. Las unidades modulares se disponen generalmente con su elongación subparalela al alto de la conchilla, ubicándose preferencialmente en los interespacios entre las costillas.

Material. *Radulichnus* isp. se registra en ocho especímenes, siete provenientes de Restinga Norte 1 (GHUNLPam 11501; GHUNLPam 11503-11506; GHUNLPam 11511; GHUNLPam 11516) y uno proveniente de Restinga Norte 2 (GHUNLPam 11519).

5.3. DIVERSIDAD DE LA COMUNIDAD DE ESCLEROBIONTES

El análisis de la riqueza y abundancia de esclerobiontes sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering) (Figura 19) revela la presencia de trazas asignadas a endobiontes: hongos (microperforaciones indeterminadas), algas (*Dendrina* isp.), esponjas (*Entobia* isp.), poliquetos (*Maeandropolydora* isp. y *Caulostrepsis* isp.), bivalvos (*Gastrochaenolites* isp.), gasterópodos (*Oichnus paraboloides*), briozoos (*Pennatichnus* isp. y *Pinaceocladichnus* isp.), braquiópodos (*Podichnus* isp.) y cirripedios (*Rogerella* isp.). Los epibiontes están representados por: foraminíferos, poliquetos (Serpulidae indet.), bivalvos (Anomiidae indet.), briozoos (*Leptichnus* isp., Cheilostomata indet. y Cyclostomata indet.) y cirripedios (Balanomporpha indet.). Por su parte, los organismos vágiles están solo representados por trazas de pastoreo correspondientes a gasterópodos herbívoros (*Radulichnus* isp.). Si bien la riqueza específica es considerable, hay un 15% de las valvas que no presentan ningún tipo de esclerobiontes. Asimismo, tomando los taxa e icnotaxa individualmente cada uno de los mismos, excepto los poliquetos perforantes, se presentan en menos del 36% de la totalidad de las valvas consideradas.

Entre los endobiontes los más abundantes son los poliquetos perforantes, que se registran en el 64% de las valvas. Le siguen en abundancia los briozoos y las esponjas, que se registran en el 36% y 33% de las valvas respectivamente. Los otros taxa solo se observan en menos del 15% de los especímenes considerados.

Entre los epibiontes los más abundantes son los briozoos y poliquetos que se registran en el 33% y en el 30% de las valvas respectivamente. Los otros taxa solo se observan en menos del 15% de los ejemplares.

Los organismos vágiles están representados por un solo icnotaxon, que se registra en un 24% de los especímenes

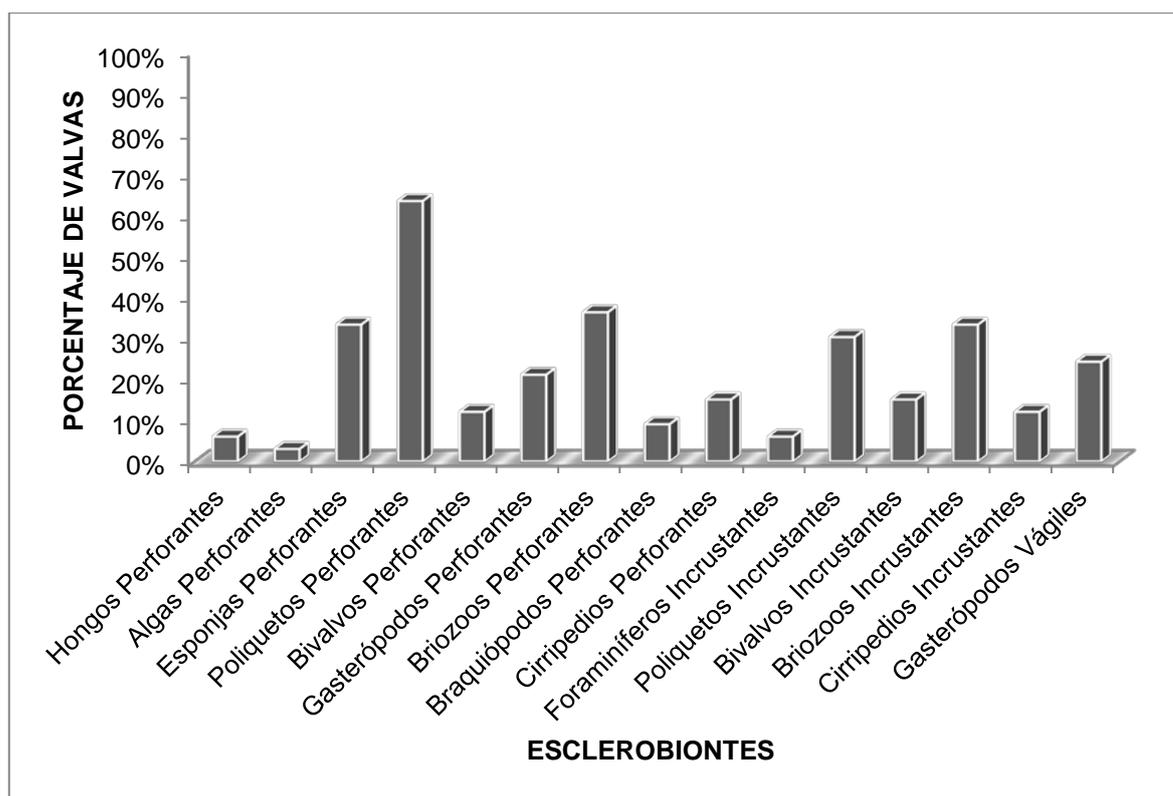


Figura 19. Porcentaje de valvas de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) conteniendo los diferentes grupos de endobiontes, epibiontes y organismos vágiles. N= 33

5.4. DISTRIBUCIÓN DE LOS ESCLEROBIONTES

5.4.1. Según el tipo de valva (Izquierda/Derecha)

Teniendo en cuenta el total de valvas con endobiontes (Figura 20), se observa que el 57% corresponde a valvas derechas y el 43% a valvas izquierdas. Del total de valvas con epibiontes (Figura 20) el 50% son derechas y el 50% son izquierdas. En tanto que del total de valvas con trazas de organismos vágiles el 43% corresponde a valvas derechas y el 57% a valvas izquierdas. Los test de Independencia, revelan sin embargo, que ninguno de los esclerobiontes muestra preferencia estadísticamente significativa por alguna de las dos valvas.

Se realizaron test de Independencia Chi-cuadrado (Anexo II) para testear las hipótesis de si los diferentes taxa e icnotaxa se distribuían al azar entre las valvas derechas e izquierdas. Los resultados revelan que, excepto por *Leptichnus* isp., no existe preferencia estadísticamente significativa de los organismos para establecerse sobre ninguna de las dos valvas.

Leptichnus isp., presenta una preferencia estadísticamente significativa ($p= 0,042$) por la valva izquierda. Por su parte los otros briozoos queilostomados también están en mayor abundancia sobre la valva izquierda, aunque no de manera estadísticamente significativa ($p= 0,075$). Entre los perforantes *Entobia* isp. es la única traza que muestra una mayor preferencia por una de las valvas (la derecha), aunque tampoco de manera estadísticamente significativa ($p= 0,06$).

Teniendo en cuenta cada uno de los taxa e icnotaxa (Figura 21), aún los que no se consideraron en los test de Independencia por presentar frecuencias esperadas menores que las establecidas en las restricciones del método, se observa que los braquiópodos perforantes (*Podichnus* isp.), los cirripedios perforantes (*Rogerella* isp.), los foraminíferos incrustantes, los briozoos incrustantes (*Cheilostomata* indet., *Cyclostomata* indet. y *Leptichnus* isp.) y los gasterópodos vágiles (*Radulichnus* isp.) se encuentran en mayor número de valvas izquierdas (>60%) que derechas. Por su parte, del total de valvas, las derechas se encuentran incrustadas en mayor proporción que las izquierdas por bivalvos (*Anomiidae* indet.) y cirripedios (*Balanomorpha* indet.).

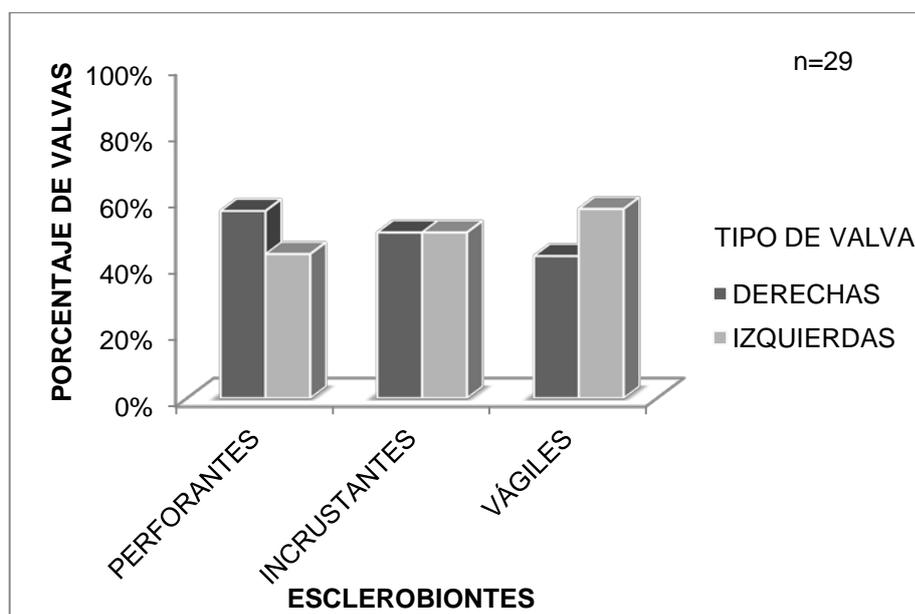


Figura 20. Porcentaje de valvas derechas e izquierdas afectadas por endobiontes, epibiontes y vágiles. Localidades RN1 y RN2. N= 29.

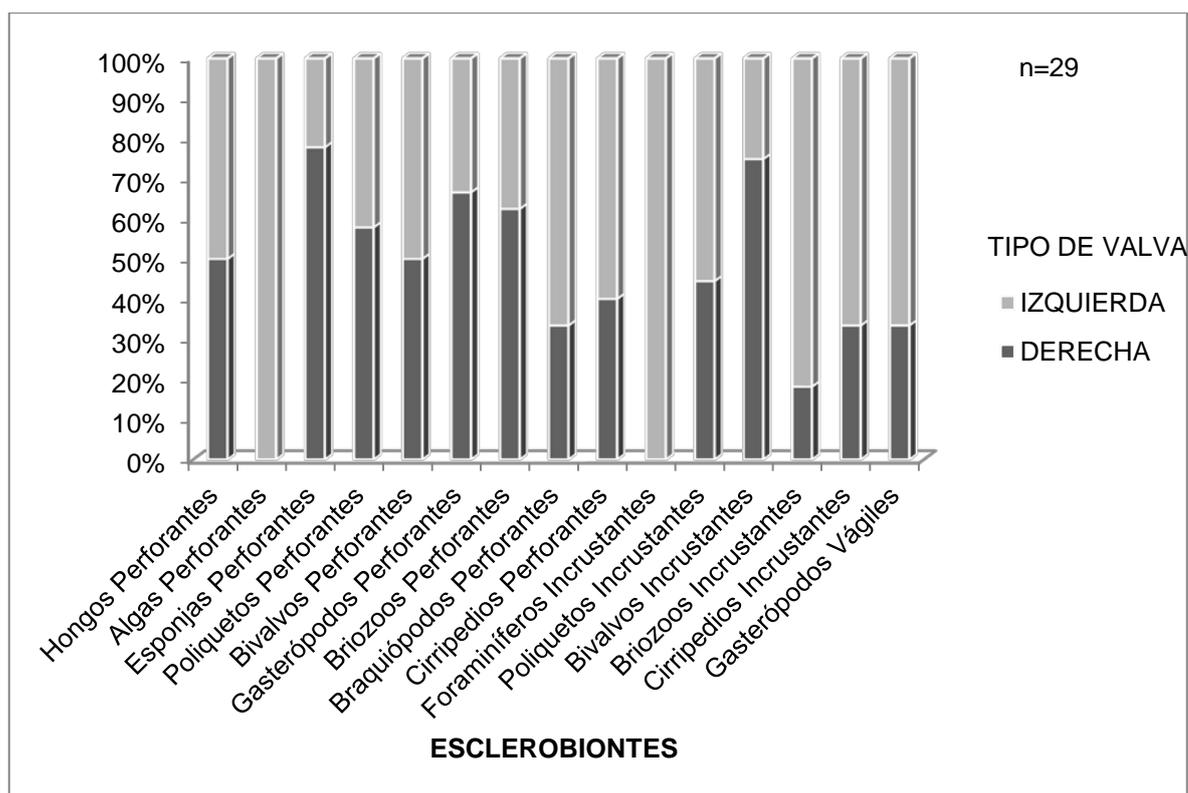


Figura 21. Gráfico de barras segmentado, mostrando la distribución marginal de esclerobiontes según el tipo de valva (derecha/izquierda). Localidades RN1 y RN2. N= 29.

5.4.2. Según el tipo de superficie (Exterior/Interior)

Teniendo en cuenta el total de valvas con endobiontes (Figura 22), se observa que el 58% de las mismas están perforadas en ambas superficies, en tanto que un 42% lo está además solo en su superficie externa. Los test de Independencia (Anexo II), revelan que esta preferencia de los endobiontes por la superficie exterior es estadísticamente significativa ($\ll 0,05$). Con respecto a los epibiontes, del total de valvas incrustadas, el 44% lo está en ambas superficies, en tanto que un 22% está incrustada sólo en la superficie externa y un 33% sólo en la superficie interna (Figura 22). Del total de valvas con trazas de organismos vágiles, un 88% las presenta en su superficie interna, en tanto que un 12% las presenta en ambas superficies.

Se realizaron test de Independencia (Anexo II) para testear las hipótesis de si los diferentes taxa e icnotaxa se distribuían al azar entre las superficies externas e internas de las valvas. Los poliquetos perforantes en conjunto (*Maeandropolydora* isp. y *Caulostrepsis* isp., $p= 0,001$), como así también por separado (*Maeandropolydora* isp., $p= 0,024$; *Caulostrepsis* isp., $p= 0,002$), los gasterópodos predadores (*Oichnus paraboloides*, $p= 0,01$) y *Leptichnus* isp. ($p= 0,024$), presentan una preferencia estadísticamente significativa por la superficie externa de las valvas. *Entobia* isp. muestra una mayor abundancia sobre la

superficie externa de las valvas aunque no es estadísticamente significativa ($p= 0,067$). Por su parte los gasterópodos vágiles (*Radulichnus* isp.) muestran una preferencia estadísticamente significativa ($p= 0,011$) por establecer sus trazas de pastoreo sobre la superficie interna de las valvas.

Teniendo en cuenta cada uno de los taxa e icnotaxa (Figura 23), aún los que no se consideraron en los test de Independencia por presentar frecuencias esperadas menores que las establecidas en las restricciones del método, se observa que las superficies externas de ambas valvas se ven afectadas en mayor proporción que las derechas por hongos perforantes, esponjas perforantes (*Entobia* isp.), poliquetos perforantes (*Maendropolydora* isp y *Caulostrepsis* isp.), bivalvos perforantes (*Gastrochaenolites* isp.), gasterópodos perforantes (*Oichnus paraboloides*), braquiópodos perforantes (*Podichnus* isp.), bivalvos incrustantes (Anomiidae indet.) y cirripedios incrustantes (*Balanomorpha* indet.). Por su parte, la superficie interior de ambas valvas se ve afectada en mayor proporción que la externa por los cirripedios perforantes (*Rogerella* isp.) y los gasterópodos vágiles (*Radulichnus* isp.).

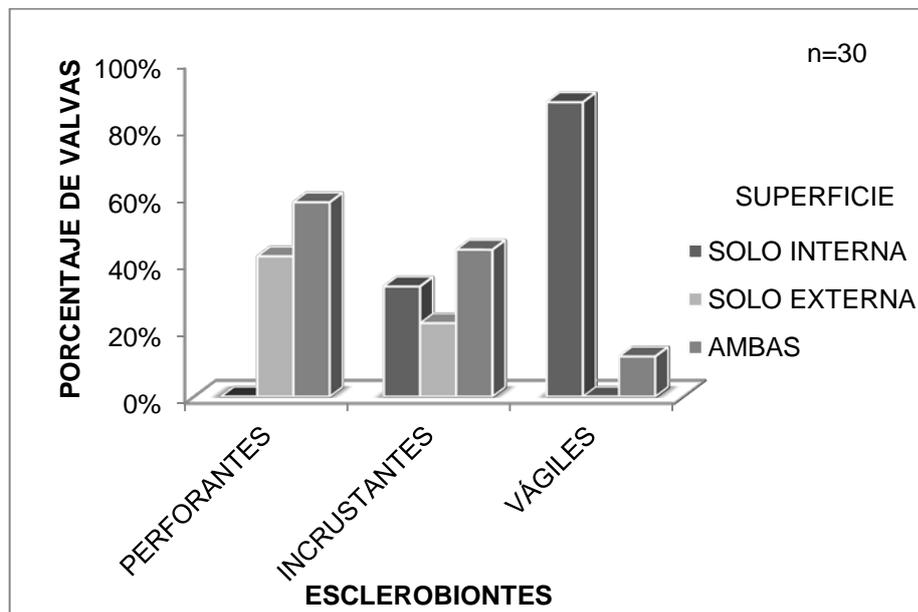


Figura 22. Porcentaje de los diferentes esclerobiontes según la superficie interior o exterior de las valvas. Localidades RN1 y RN2. N= 30.

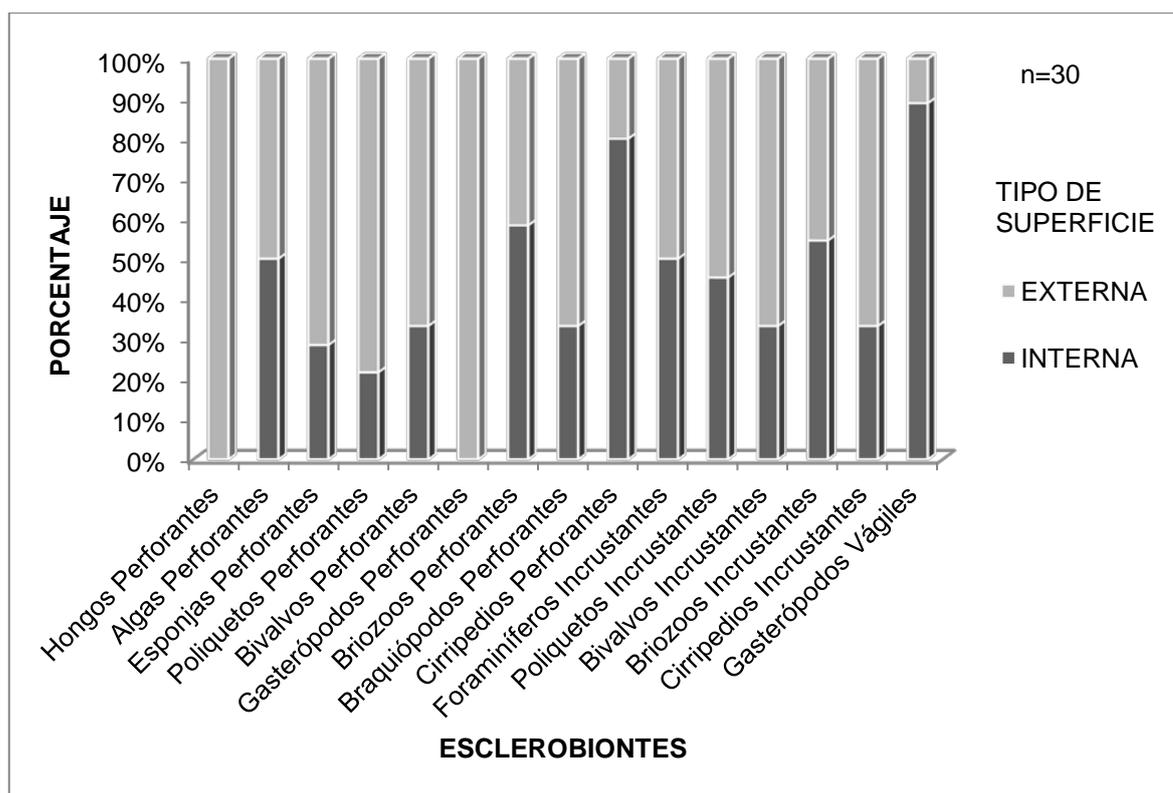


Figura 23. Gráfico de barras segmentado, mostrando la distribución marginal de esclerobiontes según el tipo de superficie de la valva (interior/exterior). Localidades RN1 y RN2. N= 30.

5.4.3. Según las diferentes áreas de la valva considerada (D, área Dorsal-Auricular; C, área Central; A, área anterior; P, área Posterior y V, área Ventral)

Los test de Independencia para testear las hipótesis de que ciertas áreas de las valvas (tanto en las izquierdas como en las derechas, como así también en las superficies interior y exterior) eran colonizados preferencialmente por los diferentes organismos perforantes, incrustantes o vágiles, indican que los únicos organismos que muestran una preferencia estadísticamente significativa por alguna de las áreas son los epibiontes que, cuando se encuentran sobre la superficie interna de la valva izquierda, prefieren el área Ventral ($p=0,034$). Sobre la superficie externa de esta misma valva los epibiontes muestran una preferencia por establecerse sobre el área Central, aunque ésta no es estadísticamente significativa ($p=0,064$).

5.5. COMPARACIÓN CON COMUNIDADES ESTABLECIDAS SOBRE OTROS SUSTRATOS DUROS DE EDADES EQUIVALENTES EN PATAGONIA

La riqueza y abundancia de la comunidad de esclerobiontes sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering) se comparó con los resultados obtenidos por Parras y Casadío (2006)

para comunidades de esclerobiontes sobre la ostra *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann), en especímenes colectados de las formaciones San Julián y Centinela. *C.? hatcheri* (Ortmann) formó arrecifes, como así también concentraciones sedimentológicas, durante el intervalo Paleógeno/Neógeno (entre los ~26 y 18 Ma antes del presente), los cuales se encuentran ampliamente extendidos en Patagonia.

La comparación del número de taxa e icnotaxa presentes, como así también de su abundancia relativa en las tres unidades (Figura 24), indica que la comunidad de esclerobiontes sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering) presenta diferencias tanto en riqueza como en abundancia con aquellas establecidas sobre *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann). Para *R. proximus* (Ihering) se registró la presencia de 19 taxa e icnotaxa, 11 de endobiontes: hongos (microperforaciones indeterminadas), algas (*Dendrina* isp.), esponjas (*Entobia* isp.), poliquetos (*Maeandropolydora* isp. y *Caulostrepsis* isp.), bivalvos (*Gastrochaenolites* isp.), gasterópodos (*Oichnus paraboloides*), briozoos (*Pennatichnus* isp. y *Pinaceocladichnus* isp.), braquiópodos (*Podichnus* isp.) y cirripedios (*Rogerella* isp.); siete de epibiontes: foraminíferos, poliquetos (Serpulidae indet.), bivalvos (Anomiidae indet.), briozoos (*Leptichnus* isp., Cheilostomata indet. y Cyclostomata indet.) y cirripedios (Balanomorpha indet.) y; una de organismos vágiles: gasterópodos herbívoros (*Radulichnus* isp.). Siendo este número de 19 (once de endobiontes, siete de epibiontes y uno de organismos vágiles) y 13 (nueve de endobiontes, tres de epibiontes y uno de organismos vágiles) en las formaciones San Julián y Centinela respectivamente.

Los hongos perforantes son muy comunes sobre *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann) en las formaciones San Julián y Centinela, afectando a más del 30% de las valvas y distinguiéndose al menos dos trazas diferentes (Parras y Casadío, 2006). Por el contrario las microperforaciones atribuidas a hongos son muy escasas sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering), presente en la Formación Monte León. Lo mismo ocurre con las algas que están muy poco representadas sobre los pectínidos, correspondiendo además a una icnotaxa diferente (*Dendrina* isp.).

Las esponjas perforantes, pertenecientes al icnogénero *Entobia* isp., son abundantes en las tres unidades, mostrando sin embargo una mayor abundancia sobre *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann), especialmente en la Formación San Julián donde se presenta en más del 80% de las valvas.

Los poliquetos perforantes están ampliamente representados en las tres unidades, compartiendo la presencia de *Maeandropolydora* y *Caulostrepsis*. En las formaciones San Julián y Centinela se registra además *Trypanites* isp. Se observa mayor abundancia de

Maeandropolydora sobre *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann), especialmente en la Formación Centinela, donde más del 90% de las valvas se encuentran perforadas. Por el contrario *Caulostrepsis* es mucho más abundante sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering), afectando a más del 50% de las valvas, una proporción similar a la registrada para *Maeandropolydora*.

Entre las trazas producidas por bivalvos perforantes se reconoció en las tres unidades a *Gastrochaenolithes* isp. Sin embargo esta traza es mucho más pequeña (<0,5 cm) sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering) que sobre *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann), donde alcanza los 3 cm de diámetro. En cuanto a la abundancia, ésta es similar en las formaciones San Julián y Monte León (12%), siendo más abundante en la Formación Centinela donde más del 70% de las valvas se encuentran perforadas por bivalvos.

Los gasterópodos perforantes están representados sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering), por la traza de predación correspondiente a *Oichnus paraboloides*. Por el contrario no se registra este tipo de perforación sobre *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann) en ninguna de las dos unidades.

Los briozoos perforantes están representados por *Pennatichnus* isp. y *Pinaceocladichnus* isp. El primero se encuentra ausente en la Formación Centinela y en baja proporción en las otras unidades. *Pinaceocladichnus* isp. es abundante en la Formación Monte León (>30%).

Las trazas de braquiópodos perforantes (*Podichnus* isp.) son escasas tanto sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering) como sobre *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann), en las formaciones Monte León y San Julián respectivamente, en tanto que no se registran en la Formación Centinela. Las trazas de cirripedios perforantes (*Rogerella* isp.) solo se registran sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering), en tanto que las trazas de forónidos (*Talpina* isp.) solo se registran sobre *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann).

En cuanto a los epibiontes, la presencia de poliquetos (Serpulidae indet.) y cirripedios (Balanomorpha indet.) es compartida por las tres unidades, con una proporción similar en las formaciones San Julián y Monte León, siendo más abundantes en la Formación Centinela. Los briozoos incrustantes (*Leptichnus* isp., Cheilostomata indet. y Cyclostomata indet.) solo están presentes en las formaciones San Julián y Monte León, siendo mucho más abundantes en esta última, especialmente los Cheilostomata indet. y *Leptichnus* isp., que se encuentran en más del 40% de las valvas. Los bivalvos incrustantes solo se encuentran también en San Julián y Monte León, haciéndolo aproximadamente en la misma proporción. Sin embargo éstos están representados por diferentes taxa (Ostreidae

indet., en la Formación San Julián y Anomiidae indet. en la Formación Monte León). Foraminíferos incrustantes solo se encuentran en la Formación Monte León, aunque en muy baja proporción. Asimismo las algas coralinas solo lo hacen en las formaciones San Julián y Centinela.

Las trazas de organismos vágiles, representadas por *Radulichnus* isp., se encuentran en las tres unidades, siendo más frecuente en Monte León.

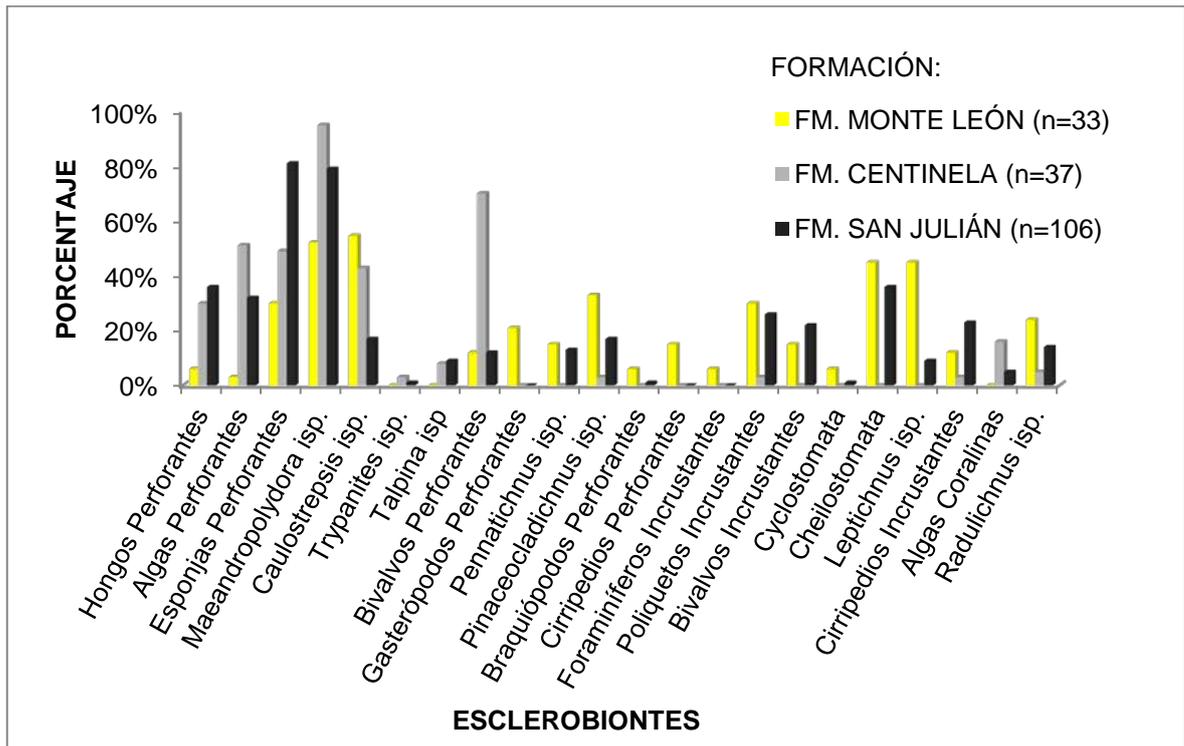


Figura 24. Porcentaje de valvas con diferentes esclerobiontes en las formaciones San Julián (*Crassostrea? hatcheri*), Centinela (*C.? hatcheri*) y Monte León (*Reticulochlamys proximus*).

CAPÍTULO 6: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Reticulochlamys proximus (Ihering), presente en sedimentitas de la Formación Monte León, formó concentraciones biogénicas y sedimentológicas durante el Mioceno temprano, en el sur de Patagonia.

En la localidad Restinga Norte, los niveles RN1 y RN2 muestran una composición textural areno-limosa y limo-arenosa respectivamente, con la fracción arenosa representada mayoritariamente por arenisca de grano muy fino a fino. La granulometría fina indica condiciones predominantes de depositación por decantación, en un ambiente de baja energía. Similares condiciones fueron sugeridas por Julián (2006) y Crawford *et al.* (2008), mediante el análisis sedimentológico y paleontológico de este sector de la unidad.

En estos niveles los especímenes de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) comprenden ejemplares juveniles y adultos, que se encuentran articulados o como valvas aisladas, izquierdas y derechas en igual proporción. Los ejemplares articulados se disponen apoyados sobre la valva derecha en posición de vida. Cuando sólo se encuentran las valvas derechas, éstas se disponen en su mayoría paralelas al sustrato, con la convexidad hacia abajo, también en posición de vida. La orientación, el grado de articulación, la proporción de valvas izquierdas y derechas, como así también la presencia de numerosos individuos, tanto juveniles como adultos, indican que estos niveles constituyen concentraciones biogénicas, formadas en un ambiente bien oxigenado y de baja energía. El grado de fragmentación y el grado de corrosión, se encuentran modificados, el primero por fragmentación ocasionada durante la colecta y, el segundo, por presentarse uno de los niveles actualmente expuesto al oleaje en la zona intermareal. De todas maneras, el 60% de las valvas preservan más del 50% de la conchilla; siendo de 55% el porcentaje de valvas que presentan un grado de corrosión bajo a nulo, sugiriendo también condiciones de baja energía y escaso a nulo transporte.

El nivel aflorante en Cabeza de León (CL), constituye un rudstone con matriz de arenisca fina a media, donde los ejemplares de *Reticulochlamys proximus* (Ihering), se encuentran desarticulados y dispuestos en forma caótica, sin ningún tipo de disposición u orientación preferencial. Las características tafonómicas y sedimentológicas sugieren la depositación mediante condiciones de alta energía y corta duración, tal como fuera sugerido por Julián (2006).

El análisis de la riqueza y abundancia de esclerobiontes sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering), reveló la presencia de 19 taxa e icnotaxa, 11 de endobiontes: hongos (microperforaciones indeterminadas), algas (*Dendrina* isp.), esponjas (*Entobia* isp.),

poliquetos (*Maeandropolydora* isp. y *Caulostrepsis* isp.), bivalvos (*Gastrochaenolites* isp.), gasterópodos (*Oichnus paraboloides*), briozoos (*Pennatichnus* isp. y *Pinaceocladichnus* isp.), braquiópodos (*Podichnus* isp.) y cirripedios (*Rogerella* isp.); siete de epibiontes: foraminíferos, poliquetos (Serpulidae indet.), bivalvos (Anomiidae indet.), briozoos (*Leptichnus* isp., Cheilostomata indet. y Cyclostomata indet.) y cirripedios (Balanomorpha indet.) y; una de organismos vágiles: gasterópodos herbívoros (*Radulichnus* isp.).

Si bien la riqueza específica es considerable, hay un 15% de las valvas que no presentan ningún tipo de esclerobiontes. Asimismo, tomando los taxa e icnotaxa individualmente cada uno de los mismos, excepto los poliquetos perforantes, se presentan en menos del 36% de la totalidad de las valvas consideradas. La baja frecuencia de éstos (ver Anexo I), tanto en ambas valvas (derecha/izquierda), como en sus superficies (exterior/interior), impidió realizar varios de los test estadísticos, por no cumplir con los requisitos planteados en las restricciones del método (frecuencias esperadas mayores a 1 y menos del 20% menores a 5).

Los test de Independencia (Chi-cuadrado) se efectuaron sólo con los taxa e icnotaxa que cumplían los requisitos anteriormente planteados y con ejemplares provenientes de la localidad Restinga Norte. Aquellos realizados para determinar si existía alguna preferencia en el establecimiento de endobiontes, epibiontes u organismos vágiles por alguna de las valvas, revelaron que, excepto por *Leptichnus* isp., no existe preferencia estadísticamente significativa de los esclerobiontes para establecerse sobre ninguna de éstas. Por el contrario, los endobiontes en general, como así también algunos endobiontes (poliquetos perforantes y gasterópodos predadores) y epibiontes (*Leptichnus* isp.) en particular, muestran preferencia estadísticamente significativa por establecerse sobre la superficie exterior de las valvas. Con respecto a la preferencia por algún área de las valvas, solo se registró preferencia estadísticamente significativa para los epibiontes en su conjunto que, cuando se encuentran sobre la superficie interna de la valva izquierda, prefieren el área Ventral.

La preferencia de los endobiontes en general y de los taxa e icnotaxa mencionados en particular por la superficie exterior de las valvas, permite inferir que los mismos se establecieron sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering) durante su vida. La baja a nula bioerosión o incrustamiento que presentan los individuos juveniles, sugiere el rápido enterramiento de los mismos.

Si bien, los ejemplares provenientes de la localidad Cabeza de León no pudieron ser analizados estadísticamente (N=3), éstos presentan mayor frecuencia de taxa e icnotaxa que de los de la localidad Restinga Norte, como así también una distribución similar sobre ambas superficies de las valvas, cubriendo todos los sectores de las mismas. Esto sugiere que las valvas pudieron ser colonizadas tanto durante la vida de *Reticulochlamys proximus* (Ihering) como después de su muerte, cuando los individuos ya habían sido desarticulados y transportados.

Cuando se compara la riqueza y abundancia de la comunidad de esclerobiontes establecida sobre *Reticulochlamys proximus* (Ihering) con aquella presente sobre *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann), se observan diferencias entre las mismas. Estas se fundan principalmente en la presencia exclusiva de trazas de gasterópodos predadores (*Oichnus*), braquiópodos perforantes (*Podichnus*), cirripedios perforantes (*Rogerella*) y briozoos incrustantes cyclostomados, sobre *R. proximus* (Ihering). Asimismo *Trypanites*, *Talpina* y las algas coralinas, presentes en baja frecuencia sobre *C.? hatcheri* (Ortmann), no se registran en *R. proximus* (Ihering). En general, excepto por los briozoos incrustantes del orden Cheilostomata, todos los taxa e icnotaxa de endobiontes, epibiontes y organismos vágiles, son más abundantes sobre *C.? hatcheri* (Ortmann).

El ambiente de depositación inferido para los niveles conteniendo a *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann) y a *Reticulochlamys proximus* (Ihering) es similar. Las concentraciones biogénicas y sedimentológicas de *C.? hatcheri* (Ortmann) presentes en la Formación San Julián se habrían formado en un ambiente de plataforma interna a submareal (Parras y Casadío, 2005), en tanto que aquellas contenidas en la Formación Centinela fueron interpretados como de ambientes predominantemente submareales (Parras y Casadío, 2006). Asimismo, los niveles portadores de *R. proximus* (Ihering) en la Formación Monte León, representan un ambiente de plataforma interna a submareal (Julián, 2006; Crawford *et al.*, 2008). Esto sugiere que el ambiente no es uno de los factores que pudiera influir de forma más significativa sobre la riqueza y abundancia de las comunidades de esclerobiontes establecidas sobre *C.? hatcheri* (Ortmann) con respecto a aquellas establecidas sobre *R. proximus* (Ihering).

Las diferencias observadas podrían atribuirse a la variación temporal entre las concentraciones de *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann) con aquellas conteniendo a *Reticulochlamys proximus* (Ihering), ya que las sedimentitas de la Formación San Julián habrían sido depositadas aproximadamente entre los 25,3 y 22,7 Ma (Parras *et al.*, 2008; Parras *et al.*, en prensa), las de la Formación Centinela entre los 26,4 y 21,2 Ma (Parras *et*

al., 2008) y las de la Formación Monte León entre los 22,1 y 17,9 Ma (Parras *et al.*, en prensa), siendo los niveles portadores de los pectínidos los más jóvenes (~ entre los 17,92±0,37 Ma y los 18,26±0,35 Ma, Parras *et al.*, en prensa).

Otro de los factores, que podría explicar la mayor abundancia relativa de taxa e icnotaxa establecidas sobre *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann), sería el gran tamaño y espesor de sus valvas. Asimismo, estos atributos podrían explicar también la ausencia de trazas de gasterópodos predadores (*Oichnus*).

Los resultados alcanzados permitieron incrementar el conocimiento sobre la diversidad de las comunidades de organismos incrustantes y perforantes sobre pectínidos, constituyendo un aporte al conocimiento evolutivo de comunidades asociadas a este tipo de sustratos. Asimismo estos resultados, en conjunto con la información estratigráfica y sedimentológica, permitieron mejorar el conocimiento acerca de las condiciones paleoambientales existentes en Patagonia durante el comienzo del Neógeno.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- AMEGHINO, F., 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de República Argentina. Actas Academia Nacional de Ciencias Córdoba, 6, 1-1028.
- ARCHANGELSKY, S., 1967. Estudio de la Formación Baqueró, Cretácico inferior de Santa Cruz, Argentina. Revista Museo La Plata (n.s) Paleontología 5:63-171.
- BARKER, P. F., 2001. Scotia Sea regional tectonic evolution: implications for mantle flow and palaeocirculation. Earth Science Reviews, 55, 1-39.
- BARREDA, V. y PALAMARCZUK, S., 2000a. Palinomorfos continentales y marinos de la Formación Monte León en su área tipo, provincia de Santa Cruz, Argentina. Ameghiniana, 37(1), 3-12.
- BARREDA, V. y PALAMARCZUK, S., 2000b., Estudio palinoestratigráfico del Oligoceno tardío-Mioceno en secciones de la costa patagónica y plataforma continental argentina. En: Aceñolaza, F. G., Herbst, R. (Eds.), El Neógeno de Argentina. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, 14, 103-138.
- BECKER, D., 1964. Micropaleontología del Superpatagoniense de las localidades Las Cuevas y Monte Entrante. Ameghiniana, 3(10), 319-351.
- BELLOSI, E. S., 1990. Formación Chenque: Registro de la transgresión patagónica (Terciario medio) de la cuenca de San Jorge, Argentina. Actas XI° Congreso Geológico Argentino, San Juan, 2, 57-60.
- BENINGER, P. G y LE PENNEC, M ; 2006. Structure and Function in Scallops. En: Shumway, S. E. y Parsons, G. J. (Eds.), Scallop: Biology, Ecology and Aquaculture, 3, 123-227.
- BERTELS, A., 1970. Sobre el "Piso Patagoniano" y la representación de la época del Oligoceno en Patagonia Austral, República Argentina. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 25(4), 495-501.
- BERTELS, A., 1975. Bioestratigrafía del Paleógeno en la República Argentina. Revista Española de Micropaleontología, 7, 429-450.
- BERTELS, A., 1977. Estratigrafía y micropaleontología de la Formación San Julián en su área tipo, provincia de Santa Cruz, República Argentina. Ameghiniana, 14(1-4), 233-293.
- BERTELS, A., 1980. Estratigrafía y foraminíferos (Protozoa) bentónicos de la Formación Monte León (Oligoceno) en su área tipo, provincia de Santa Cruz, República Argentina. Actas 2° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1° Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires, 2, 213-273.
- BOWN, T. M. y FLEAGLE, J. G., 1993. Systematics, biostratigraphy, and dental evolution

- of the Palaeothentidae, later Oligocene to early-middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) caenolestoid marsupials of South America. The Paleontological Society Memoir, 29, 1-76.
- BROMLEY, R. G., 1970. Borings as trace fossils and *Entobia cretácea* Portlock, as an example. En: Crimes, T. P. y Harper, J. C. (Eds.), Geological Journal Special Issues, 3, 49-90.
- BROMLEY, R. G., 1981. Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. Acta Geológica Hispánica, 16 (1-2), 55-64.
- BROMLEY, R. G., 1994. The palaeoecology of bioerosion. En: Donovan, S. K. (Ed.), The palaeobiology of trace fossils, Chichester, John Wiley & Sons, 134-154.
- BROMLEY, R. G., 2004. A stratigraphy of marine bioerosion. En: McIlroy, D. (Ed), The application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis, Geological Society Special Publication, 228, 455-479.
- BROMLEY, R. G. y ASGAARD, U., 1993. Endolithic community replacement on a Pliocene rocky coast. Ichnos, 2, 93-116.
- BROMLEY, R. G. y D'ALESSANDRO, A., 1984. The ichnogenus *Entobia* from the Miocene, Pliocene and Pleistocene of southern Italy. Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, 90, 227-296.
- BROMLEY, R. G. y D'ALESSANDRO, A., 1987. Bioerosion of the Plio-PLleistocene transgression of southern Italy. Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, 93, 379-442.
- BROMLEY, R. G. y D'ALESSANDRO, A., 1990. Comparative analysis of bioerosión in deep and shallow wáter, Pliocen to Recent, Mesditerranean Sea. Ichnos, 1, 43-49.
- BROMLEY, R.G. y SURLYK, F., 1973. Borings produced by brachiop pedicles, fossil and recent. Lethaia, 6, 349-365.
- BRONN, H. G., 1838. *Lethaea Geognostica oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgsformationen bezeichnendsten Versteinerungen*. Stuttgart, Schweizerbart, v. 2, 673-1350.
- CAMACHO, H. H., DAMBORENEA, S. E. y DEL RÍO, C. J., 2007. Bivalvia. En: Camacho, H. H. y Longobucco, M. I. (Eds.), Los Invertebrados Fósiles, 14, 385-448.
- CAMPODÓNICO, S., MACCHI, G. y LASTA, M., 2004. Gonocorismo en la vieira patagónica *Zygochlamys patagonica* (King y Broderip, 1832) en el banco Resclutas, Argentina. Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero, 16, 91-95.
- CARAMÉS, A., MALUMIÁN, N., NÁÑEZ, C., 2004. Foraminíferos del Paleógeno del

- Pozo Península Valdés (PV.es-1), Patagonia septentrional, Argentina. *Ameghiniana*, 41(3), 461-474.
- CASADÍO, S., PARRAS, A., GRIFFIN, M. y MARENSSI, S., 2007. Borers and encrusters as indicators of the presence of hermit crabs in Antarctic Eocene gastropods shells. *Antarctic Science*, 19(3), 297-309.
- CRAWFORD, R. S., CASADÍO, S., FELDMANN, R. M., GRIFFIN, M., PARRAS, A. Y SCHWEITZER, C. E., 2008. Mass mortality of fossil decapods within the Monte León Formation (Early Miocene), southern Argentina: victims of Andean volcaism. *Annals of Carnegie Museum*, 77 (2), 259-287.
- CLARKE, J. M., 1908. The beginnings of dependent life. *New York State Museum Bulletin*, 121, 146-169.
- CUNNINGHAM, D. W., DAZIEL, I. A. W., TUNG-YI, L. y LAWVER, L. A., 1995. Southernmost South America-Antarctic Peninsula relative plate motion since 84 Ma: implications for the tectonic evolution of the Scotia Arc region. *Journal of Geophysical Research*, 100, 8257-8266.
- DE BARRIO, R. E., PANZA, J. L. y NULLO, F. E., 1999. Jurásico y Cretácico del Macizo del Deseado, Provincia de Santa Cruz. En: Caminos, R. (Ed.), *Geología Argentina*. Subsecretaría de Minería de la Nación, Servicio Geológico Minero Argentino, Instituto de Geología y Recursos Minerales, 29(17), 511-527.
- DE GIBERT, J. M., DOMÈNECH, R. y MARTINELL, J., 2007. Bioerosion in shell beds from the Pliocene Roussillion Basin, France: Implications for the (macro) bioerosion ichnofacies model. *Acta Paleontológica Polónica*, 52 (4), 783-798.
- DEL RÍO, C. J., 2004. Revision of the Large Neogene Pectinids (Mollusca: Bivalvia) of Eastern Santa Cruz and Chubut Provinces (Patagonia: Argentina). *Journal of Paleontology*, 78(4), 690-699.
- DORNBOS, S. Q., BOTTJER, D. J. y CHEN, J. Y., 2004. Evidence for seafloor microbial mats and associated metazoan lifestyles in Lower Cambrian phosphorites of Southwest China. *Lethaia* 37, 127-137.
- DOMÈNECH, R., MARTINELL, J. y DE PORTA, J., 2008. Bioerosión por poliquetos espionidos (Polychaeta, Spionidae) en moluscos marinos del Cuaternario caribeño de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 32(124): 411-419.
- FLEAGLE, J. G., BOWN, T. M., SWISHER, C. y BUCKLEY, G., 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations. 6° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía Trelew, Actas 129-135.

- FOLK, R. L., 1954. The distinction between grain size and mineral composition in sedimentary rock nomenclature. *Journal of Geology*, 62, 344-359.
- FOLK, R. L., 1974. *Petrology of sedimentary rocks*: Austin, Texas, Hemphil Publishing Company, 182 pp.
- FRASSINETTI, D. y COVACEVICH, V., 1999. Invertebrados fósiles marinos de la Formación Guadal (Oligoceno superior- Mioceno inferior) en Pampa Castillo, Región de Aysen, Chile. *Boletín del Servicio Nacional de Geología y Minería, Chile*, 51, 1-96.
- FURQUE, G. y CAMACHO, H. H., 1972. El Cretácico superior y Terciario de la región Austral del Lago Argentino (Provincia de Santa Cruz). *Actas Cuartas Jornadas Geológicas Argentina*, 3, 61-75.
- GALEAZZI, J. S., 1998. Structural and stratigraphic evolution of the western Malvinas Basin, Argentina. *American Association of Petroleum Geologist Bulletin*, 82, 596-636.
- GHIGLIONE, M. C., 2002. Diques clásticos asociados a deformación transcurrente en depósitos sinorogénicos del Mioceno inferior de la Cuenca Austral. *Asociación Geológica Argentina Revista*, 57, 103-118.
- GHIGLIONE, M. C., QUINTEROS, J., YAGUPSKY, D., BONILLO-MARTÍNEZ, P., HLEBSZEVTICH, J., RAMOS, V. A., VERGANI, G., FIGUEROA, D., QUESADA, S. y ZAPATA, T., 2010. Structure and tectonic history of the foreland basins of southernmost South America. *Journal of South America Earth Sciences*, 29, 262-277.
- HALLER, M. y MENDÍA, J., 1981. Las sedimentitas del ciclo Patagónico en el litoral atlántico nordpatagónico. Coloquio "Ricardo Wichmann". *Asociación Geológica Argentina (Buenos Aires 1980)*. En: Mendiá, J. y Bayarsky, C (Eds.), *Estratigrafía del Terciario en el Valle inferior del Río Chubut*. *Actas 8º Congreso Geológico Argentino*, San Luis, 3, 593-606
- HÄNZSTCHEL, W. 1975. Trace fossils and Problematica. En: Teichert, C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W, Miscellanea, Supplement 1*. Geological Society of America and University of Kansas Press, 269 pp.
- IHERING VON, H., 1897. Os Molluscos dos terrenos terciarios da Patagonia. *Revista do Museo Paulista*, 2, 217-382.
- JULIÁN, M. J., 2006. *Estratigrafía y paleoambientes de la Formación Monte León (Oligoceno superior?-Mioceno inferior), aflorante en el Parque Nacional Monte León, sureste de la provincia de Santa Cruz*". Tesina FCEyN de la UNLPam. Inédita, 57 pp.
- KELLY, S. R. A. y BROMLEY, R. G., 1984. Ichnological nomenclature of clavate borings. *Palaeontology* 27, 793-807.

- KIDWELL, S. M., 1991. The Stratigraphy of Shell Concentrations. En: Allison, P. A., Briggs, D. E. G (Eds), Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record, Topics in Geobiology 9. Plenum Publishing Corporation, New York, pp. 211-290.
- LASTA, M. L., CIOCCO, N. F., BREMEC, C. S. y ROUX, A. M., 1998. Moluscos bivalos y gasterópodos. El mar argentino y sus recursos pesqueros. INIDEP, Secretaría de Agricultura y Ganadería, Pesca y Alimentación. Mar del Plata (Argentina), Tomo 2, 115-142.
- LAZO, D. G., OTTONE, E. G. y AGUIRRE-URRETA, B., 2007. Annelida. En: Camacho, H. H. y Longobucco, M. I. (Eds.), Los Invertebrados Fósiles, 17, 503-513.
- LESTA, P. y FERELLO, R., 1972. Región extraandina de Chubut y norte de Santa Cruz. En: Leanza, A. F. (Ed.), Geología Regional Argentina. Academia Nacional de Ciencias Córdoba, 601-653.
- LEYMERIE, M. A., 1842. Suite de mémoire sur le terrain Crétacé du département de l'Aube. Memoire de la Société Géologique de France, 5, 1-34.
- LODEIROS, C., MAEDA-MARTÍNEZ, A. N., FREITES, L., URIBE, E. LLUCH-COTA, D. B. y SICARD, M. T., 2001. Ecofisiología de Pectínidos Iberoamericanos. En: Maeda-Martínez, A. N. (Ed.), Los Moluscos Pectínidos de Iberoamérica: Ciencia y Acuicultura, 4, 77-88.
- LÓPEZ GAPPA, J. y SABATTINI, N., 2007. Bryozoa. En: Camacho, H. H. y Longobucco, M. I. (Eds.), Los Invertebrados Fósiles, 9, 221-242.
- LUCI, L., 2010. Encrusting patterns and life habit of Mesozoic trigonoids: a case study of *Steinmanella quintucuoensis* (Weaver) from the Early Cretaceous of Argentina. *Lethaia*, 43(4), 529-544.
- MALUMIÁN, N., 1982. Características bioestratigráficas de las asociaciones foraminiferológicas de la Argentina. Actas 5° Congreso Latinoamericano de Geología, Buenos Aires, 1, 779-790.
- MALUMIÁN, N., 2002. El Terciario marino. Sus relaciones con el eustatismo. En: Haller, M. J. (Ed.), Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio 15° Congreso Geológico Argentino (El Calafate), I-15, 237-244.
- MALUMIÁN, N. y NÁÑEZ, C., 1990. Asociaciones de foraminíferos del Terciario medio de cuenca Austral: sus relaciones con eventos eustáticos globales. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 43(2), 257-264.

- MALUMIÁN, N. y NÁÑEZ, C., 1998. El género *Transversigerina* y la edad de la transgresión Patagónica. Actas 10º Congreso Latinoamericano de Geología y 6º Congreso Nacional de Geología Económica, Buenos Aires, 1, 285-290.
- MALUMIÁN, N. y NÁÑEZ, C., 2002. Los Foraminíferos de la Provincia de Santa Cruz: Su significado geológico y paleoambiental. en: Haller, M. J. (Ed.), Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio 15º Congreso Geológico Argentino, El Calafate, 2, 481-493.
- MALUMIÁN, R. y NÁÑEZ, C., 2011. The Late Cretaceous-Cenozoic transgressions in Patagonia and the Fuegian Andes: foraminifera, palaeoecology, and palaeogeography. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 269-288.
- MARTIN, D. y BRITAYEV, T. A., 1998. Symbiotic Polychaetes: Review of known species. En: A.D. Ansell, A.D., R.N. Gibson, R.N., M. Barnes, M. (Eds.) *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 36, 217-340.
- MARTINELL, J., 1989. Interacción organismos/sustrato duro: la bioerosión y sus implicaciones. En: Aguirre, E. (Coord.), *Paleontología, Colección Nuevas Tendencias: 205-222*, CSIC, Madrid.
- MARTINELL, J., DOMÈNECH, R., AYMAR, J. y KOWALEWSKI, M., 2010. Nonfamilial Predation in Pliocene Naticid Gastropods from southern France: utility of preexisting collections in quantitative paleoecology. *PALAIOS*, 25, 221-228.
- MAUNA, C., CASADÍO, S., PARRAS, A. y PASCUAL, M., 2005. Abundance and distribution of *Lithophaga* (Mytilidae) in extant and fossil oysters: taphonomic and paleobiological implications. *Ameghiniana*, 42(2), 395-405.
- MAYORAL, E., 1988. *Pennatichnus* nov. icnogen., *Pinaceocladichnus* nov. icnogen. e *Iramena*. huellas de bioerosión debidas a Bryozoa perforantes (Ctenostomata, Plioceno Inferior) en la Cuenca del Bajo Guadalquivir. *Revista Española de Paleontología*, 3, 13-22.
- MORRA, G. A. y ERDMANN, S., 1986. El género *Mesopeplum* Iredale 1929 (Bivalvia: Pectinidae) en el Terciario marino patagónico. Actas 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, 3, 119-125.
- MORRIS, J., 1851. Paleontological notes. *Ann. Mag. Nat. History*, Ser 2, Vol 8, 85-90.
- NÁÑEZ, C., 1990. Foraminíferos y bioestratigrafía del Terciario Medio de Santa Cruz oriental. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 43(4), 493-517.
- NÁÑEZ, C. y MALUMIÁN, N., 2007. Foraminiferida. En: Camacho, H. H. y Longobucco, M. I. (Eds.) , *Los Invertebrados Fósiles*, 4, 65-100.

- NÁÑEZ, C., QUATTROCCHIO, M. E., RUIZ, L., 2009. Palinología y micropaleontología de las Formaciones San Julián y Monte León (Oligoceno - Mioceno temprano) en el subsuelo de cabo Curioso, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana*, 46(4), 669-693.
- NULLO, F. E., PANZA, J. L. y BLASCO, G., 1999. Jurásico y Cretácico de la Cuenca Austral. En: Caminos, R. (Ed.), *Geología Argentina*. Subsecretaría de Minería de la Nación, Servicio Geológico Minero Argentino, Instituto de Geología y Recursos Minerales, 29 (17), 528-535.
- ORTMANN, A. E., 1897. On some of the large oysters of Patagonia. *American Journal of Science*, 4, 355-357.
- ORTMANN, A. E., 1902. Tertiary Invertebrates. Reports Princeton University Expeditions to Patagonia. *Paleontology*, 4(2), 45-332.
- PARRAS, A. y CASADÍO, S., 2005. Taphonomy and sequence stratigraphic significance of oyster-dominated concentrations from the San Julián Formation, Oligocene of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 217, 47-66.
- PARRAS, A. y CASADÍO, S., 2006. The oyster *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann, 1897), a physical ecosystem engineer from the Upper Oligocene–Lower Miocene of Patagonia, Southern Argentina. *Palaios*, 21, 168–186.
- PARRAS, A. y GRIFFIN, M., 2009. Darwin's Great Patagonian Tertiary Formation at the Mouth of the Río Santa Cruz: A Reappraisal. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 64(1), 70-82.
- PARRAS, A., GRIFFIN, M., CASADÍO, S. y MONTALVO, C., 2005. Estudio de línea de base para la descripción de la riqueza y diversidad paleontológica del Parque Nacional Monte León. Informe Dirección de Parques Nacionales. Inédito, 124 pp.
- PARRAS, A., GRIFFIN, M., FELDMANN, R.M., CASADÍO, S., SCHEITZER, C. y MARENSI, S., 2008. Correlation of marine beds based on Sr- and Ar- date determinations and faunal affinities across Paleogene/Neogene boundary in southern Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 26, 204-216.
- PARRAS, A., DIX, G. R. y GRIFFIN, M., En prensa. Sr-Isotope chronostratigraphy of Paleogene-Neogene marine deposits: Austral Basin, southern Patagonia (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*.
- PEÑA, J. B., 2001. Taxonomía, Morfología, Distribución y Hábitat de los Pectínidos Iberoamericanos. En: Maeda-Martínez, A. N. (Ed.), *Los Moluscos Pectínidos de Iberoamérica*, 1, 1-25.

- PORTLOCK, J. E., 1843. Report on the geology of the County of Londonderry, and of parts of Tyrone and Fermanagh, Dublin, London, 748 pp.
- QUENSTEDT, F. A., 1848. Petrefactenkunde Deutschlands. 1. Abth, V.1: Cephalopoden: 580 pp L. F. Fues, Tübingen. (Atlas 1849).
- ROCCATAGLIATA, D., AGUIRRE-URRETA, B. y GALLEGO, O. F., 2007. Crustacea. En: Camacho, H. H. y Longobucco, M. I. (Eds.), Los Invertebrados Fósiles, 20, 563-597.
- RODRIGUES, S. C., SIMÕES, M. G., KOWALEWSKI, M., PETTI, M. A. V., NONATO, E. F., MARTÍNEZ, S. y DEL RÍO, C., 2008. Biotic interaction between spionid polychaetes and bouchardiid brachiopods: Paleoecological, taphonomic and evolutionary implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, 53(4), 657-668.
- RODLAND, D. L., KOWALEWSKI, M., CARROLL, M. y SIMÕES, M. G., 2004. Colonization of a “Lost World”: encrustation patterns in modern subtropical brachiopod assemblages. *Palaios* 19: 381-395.
- SAINT-SEINE, R., 1951. Mimétisme ou “Pseudomorphose” chez des Lamellibranches fixes sur Echinides. *Bull. Soc. Géol. France*, 4, 653-656.
- SEILACHER, A., 1960. Epizoans as a key to ammonoid ecology. *Journal of Paleontology*, 34, 189-193.
- SEILACHER, A., 1997. Fossil art. Royal Tyrell Museum of Palaeontology, Drumheller, Alberta, 66 pp.
- SOMOZA, R. y GHIDELLA, M. E., 2005. Convergencia en el margen occidental de América del sur durante el Cenozoico: Subducción de Nazca, Farallón y Aluk. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 60, 797-809.
- SOWERBY, R., 1846. Description of the Tertiary fossils shells from South America. En: Darwin, C. (Ed.), *Geological Observations on the Volcanic Islands and Parts of South America Visited During the Voyage of H.M.S., “Beagle”*, 548 pp., Appleton, Londres.
- STIPANICIC, P. y REIG, A. O., 1956. El “Complejo Porfírico de la Patagonia extraandina” y su fauna de anuros. *Acta Geológica Lilloana* 1,185-297.
- TAYLOR, P. D. y WILSON, M. A., 2002. A new terminology for marine organisms inhabiting hard substrates. *Palaios*, 17, 522-525.
- TAYLOR, P. D. y WILSON, M. A., 2003. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews*, 62, 1-103.
- TAYLOR, P. D., WILSON, M. A. y BROMLEY, R. G., 1999. A new ichnogenus for etchings made by cheilostome bryozoans into calcareous substrates. *Palaeontology*, 42, 595-604.

- VON TEPPNER, W., 1922. Pars 15, Lamellibranchiata tertiaria "Anisomyaria". En: Diener, C. (Ed.), Fossilium Catalogus, I: Animalia, 67-296, Junk, Berlin.
- VOIGT, E., 1965. Über parasitische Polychaeten in Kreide-Austern sowie einige andere in Muschelschalen bohrende Würmer. Palaeontologische Zeitschrift, 39, 139-211.
- VOIGT, E., 1977. On grazing traces produced by the radula of fossil and Recent gastropods and chitons. En: Crimes, T. P. y Harper, J. C. (Eds), Trace Fossils, Geological Journal Special 2(9): 335-346. Seel House Press, Liverpool.
- WALKER, S. E. y MILLER, W., III, 1992. Organism—substrate relations: Toward a logical terminology. Palaios, 7, 236–238.
- WALLER, T., 1978. Morphology, morphoclines and a new classification of Pteriomorphia (Mollusca: Bivalvia). Philosophical Transactions of the Royal Society of London, (8), 284 (1001), 345-365.
- WARD, M. A. y THORPE, J. P., 1991. Distribution of encrusting bryozoans and other epifauna on the subtidal bivalve *Chlamys opercularis*. Marine Biology, 110, 253-259.
- WARME, J. E., 1975. Borings as trace fossils, and the process of marine bioerosion. En: Frew, R.W. (Ed.), The study of trace fossils, Springer Verlag, Berlin, 181-227.
- WILKES, J., 1810. Conchology. En: Albard, J., Encyclopaedia Londinensis; or, Universal Dictionary of Arts, Science, and Literature, 14-41, London.

ANEXO I

PERFORANTES: 1: hongos perforantes; 2: *Dendrina* isp.; 3: *Entobia* isp.; 4: *Maeandropolydora* isp.; 5: *Caulostrepsis* isp.; 6: *Gastrochaenolites* isp.; 7: *Oichnus paraboloides*; 8: *Pennatichnus* isp.; 9: *Pinaceocladichnus* isp.; 10: *Podichnus* isp.; 11: *Rogerella* isp. **INCRUSTANTES:** 12: Foraminifera indet.; 13: Serpulidae indet.; 14: Anomiidae indet.; 15: *Leptichnus* isp.; 16: Cheilostomata indet.; 17: Cyclostomata indet.; 18: Balanomorpha indet. **VÁGILES:** 19: *Radulichnus* isp.
1, denota presencia del respectivo esclerobiontes; 0, denota ausencia del respectivo esclerobionte; Sombreado, denota ausencia del sector considerado.

EJEMPLAR	LOCALIDAD	VALVA	SUPERFICIE	SECTOR	ESCLEORBIONTES																			
					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
GHUNLPam 11500	Restinga Norte 1	IZQUIERDA	INTERNA	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0		
				2	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
				3	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
				4	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				6	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				7	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
				8	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
				9	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				10	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0
				11	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
				12	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
		IZQUIERDA	EXTERNA	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
				2	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
				3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
				4	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				5	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
				6	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
				7	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				8	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				9	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				10	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				11	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				12	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GHUNLPam 11501	Restinga Norte 1	IZQUIERDA	INTERNA	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
				2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
				8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
				9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
				10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
				11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
				12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1
		IZQUIERDA	EXTERNA	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
				3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
				6	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
				7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
				8	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
				9	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
				10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
				11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GHUNLPam 11502	Restinga Norte 1	IZQUIERDA	INTERNA	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
				2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		IZQUIERDA	EXTERNA	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				3	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				6	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				10	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

GHUNLPam 11526	Cabeza de León	IZQUIERDA	INTERNA	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
			2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
			3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
			4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
			5	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
			6	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		7	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		8	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		9	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		10																						
		11	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		12	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
GHUNLPam 11527	Cabeza de León	DERECHA	INTERNA	1																				
			2																					
			3																					
			4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
			5																					
			6																					
		7	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		8	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		9																						
		10	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		11	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		12	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
GHUNLPam 11527	Cabeza de León	DERECHA	EXTERNA	1																				
			2																					
			3																					
			4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
			5																					
			6																					
		7	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		8	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		9																						
		10	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		11	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		12	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

ANEXO II

TEST DE INDEPENDENCIA SEGÚN EL TIPO DE VALVA (IZQUIERDA vs. DERECHA) (RN1 y RN2, N=29)

1. ENDOBIONTES

ESPONJAS

Entobia isp.

¿HAY PREFERENCIA DE *Entobia isp.* POR LA VALVA IZQUIERDA O DERECHA?

H_0 = *Entobia isp.* se distribuye al azar sin preferencia por la valva izquierda o derecha

H_1 = *Entobia isp.* se establece preferentemente en alguna de las dos valvas

Tipo de valva	Perforada	No Perforada	Total
Derecha	7	8	15
Izquierda	2	12	14
Total	9	20	29
	$\chi^2 = 3,548$;	p= 0,06

$p > 0,05$, se acepta H_0

POLIQUETOS

Maeandropolydora isp.+ *Caulostrepis isp.*

¿HAY PREFERENCIA DE POLIQUETOS PERFORANTES POR LA VALVA IZQUIERDA O DERECHA?

H_0 = Los poliquetos perforantes se distribuyen al azar sin preferencia por la valva izquierda o derecha

H_1 = Los poliquetos perforantes se establecen preferentemente en alguna de las dos valvas

Tipo de valva	Perforada	No Perforada	Total
Derecha	10	5	15
Izquierda	8	6	14
Total	18	11	29
	$\chi^2 = 0,279$;	p= 0,597

$p \gg 0,05$, se acepta H_0

Maeandropolydora isp.

¿HAY PREFERENCIA DE *Maeandropolydora isp.* POR LA VALVA IZQUIERDA O DERECHA?

H_0 = *Maeandropolydora isp.* se distribuye al azar sin preferencia por la valva izquierda o derecha

H_1 = *Maeandropolydora isp.* se establece preferentemente en alguna de las dos valvas

Tipo de valva	Perforada	No Perforada	Total
Derecha	7	8	15
Izquierda	7	7	14
Total	14	15	29
	$\chi^2 = 0,032$;	p= 0,858

$p \gg 0,05$, se acepta H_0

***Caulostrepsis* isp.**

¿HAY PREFERENCIA DE *Caulostrepsis* isp. POR LA VALVA IZQUIERDA O DERECHA?

H₀ = *Caulostrepsis* isp. se distribuye al azar sin preferencia por la valva izquierda o derecha

H₁ = *Caulostrepsis* isp. se establece preferentemente en alguna de las dos valvas

Tipo de valva	Perforada	No Perforada	Total
Derecha	7	8	15
Izquierda	8	6	14
Total	15	14	29
	$\chi^2 = 0,318$;	p = 0,573

p >> 0,05, se acepta H₀

2. EPIBIONTES

¿HAY PREFERENCIA DE LOS EPIBIONTES POR LA VALVA IZQUIERDA O DERECHA?

H₀ = Los epibiontes se distribuye al azar sin preferencia por la valva izquierda o derecha

H₁ = Los epibiontes se establece preferentemente en alguna de las dos valvas

Tipo de valva	Incrustada	No Incrustada	Total
Derecha	9	6	15
Izquierda	9	5	14
Total	18	11	29
	$\chi^2 = 0,056$;	p = 0,812

p >> 0,05, se acepta H₀

POLIKUETOS

***Serpulidae* indet.**

¿HAY PREFERENCIA DE POLIKUETOS INCRUSTANTES POR LA VALVA IZQUIERDA O DERECHA?

H₀ = Los poliquetos incrustantes se distribuyen al azar sin preferencia por la valva izquierda o derecha

H₁ = Los poliquetos incrustantes se establecen preferentemente en alguna de las dos valvas

Tipo de valva	Incrustada	No Incrustada	Total
Derecha	4	11	15
Izquierda	5	9	14
Total	9	20	29
	$\chi^2 = 0,277$;	p = 0,599

p >> 0,05, se acepta H₀

BRIOZOOS

***Cheilostomata* indet. + *Cyclostomata* indet. + *Leptichnus* isp.**

¿HAY PREFERENCIA DE BRIOZOOS INCRUSTANTES POR LA VALVA IZQUIERDA O DERECHA?

H₀ = Los briozoos incrustantes se distribuyen al azar sin preferencia por la valva izquierda o derecha

H₁ = Los briozoos incrustantes se establecen preferentemente en alguna de las dos valvas

Tipo de valva	Incrustada	No Incrustada	Total
Derecha	6	9	15
Izquierda	9	5	14
Total	15	14	29
$\chi^2 = 1,710$;			p= 0,191

$p > 0,05$, se acepta H_0

Cheilostomata indet.

¿HAY PREFERENCIA DE BRIOZOOS QUEILOSTOMADOS POR LA VALVA IZQUIERDA O DERECHA?

H_0 = Los briozoos queilostomados se distribuyen al azar sin preferencia por la valva izquierda o derecha

H_1 = Los briozoos queilostomados se establecen preferentemente en alguna de las dos valvas

Tipo de valva	Incrustada	No Incrustada	Total
Derecha	2	13	15
Izquierda	6	8	14
Total	8	21	29
$\chi^2 = 3,160$;			p= 0,075

$p > 0,05$, se acepta H_0

Leptichnus isp.

¿HAY PREFERENCIA DE *Leptichnus* isp. POR LA VALVA IZQUIERDA O DERECHA?

H_0 = *Leptichnus* isp. se distribuye al azar sin preferencia por la valva izquierda o derecha

H_1 = *Leptichnus* isp. se establece preferentemente en alguna de las dos valvas

Tipo de valva	Incrustada	No Incrustada	Total
Derecha	4	11	15
Izquierda	9	5	14
Total	13	16	29
$\chi^2 = 4,144$;			p= 0,042

$p < 0,05$, se rechaza H_0

TEST DE INDEPENDENCIA SEGÚN LA SUPERFICIE DE LAS VALVAS (EXTERIOR vs. INTERIOR) (RN1 y RN2, N=60)

1. ENDOBIONTES

¿HAY PREFERENCIA DE LOS ENDOBIONTES POR ALGUNA DE LAS SUPERFICIES DE LAS VALVAS?

H_0 = Los endobiontes se distribuye al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H_1 = Los endobiontes se establece preferentemente sobre alguna de las superficies de las valvas

Superficie	Perforada	No Perforada	Total
Interior	9	21	30
Exterior	24	6	30
Total	33	27	60
	$\chi^2 = 15,152$;	p= 0,000

p << 0,05, se rechaza H₀

ESPONJAS

Entobia isp.

¿HAY PREFERENCIA DE ESPONJAS PERFORANTES POR ALGUNA DE LAS SUPERFICIES DE LAS VALVAS?

H₀ = *Entobia* isp. se distribuye al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H₁ = *Entobia* isp. se establece preferentemente sobre alguna de las superficies de las valvas

Superficie	Perforada	No Perforada	Total
Interna	4	26	30
Externa	10	20	30
Total	14	46	60
	$\chi^2 = 3,354$;	p= 0,067

p > 0,05, se acepta H₀

POLIKUETOS

Maeandropolydora isp. + *Caulostrepsis* isp.

¿HAY PREFERENCIA DE POLIKUETOS PERFORANTES POR ALGUNA DE LAS SUPERFICIES DE LAS VALVAS?

H₀ = Los poliquetos perforantes se distribuyen al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H₁ = Los poliquetos perforantes se establecen preferentemente en alguna de las superficies de las valvas

Superficie	Perforada	No Perforada	Total
Interna	5	25	30
Externa	18	12	30
Total	23	37	60
	$\chi^2 = 11,915$;	p= 0,001

p << 0,05, se rechaza H₀

Maeandropolydora isp.

¿HAY PREFERENCIA DE *Maeandropolydora* isp. POR ALGUNA DE LAS SUPERFICIES DE LAS VALVAS?

H₀ = *Maeandropolydora* isp. se distribuye al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H₁ = *Maeandropolydora* isp. se establece preferentemente en alguna de las superficies de las valvas

Superficie	Perforada	No Perforada	Total
Interna	5	25	30
Externa	13	17	30
Total	18	42	60
	$\chi^2 = 5,079$;	p= 0,024

p < 0,05, se rechaza H₀

***Caulostrepsis* isp.**

¿HAY PREFERENCIA DE *Caulostrepsis* isp. POR ALGUNA DE LAS SUPERFICIES DE LAS VALVAS?

H_0 = *Caulostrepsis* isp. se distribuye al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H_1 = *Caulostrepsis* isp. se establece preferentemente sobre alguna de las superficies de las valvas

Superficie	Perforada	No Perforada	Totales
Interna	4	26	30
Externa	15	15	30
Total	19	41	60
	$\chi^2 = 9,320$;	$p = 0,002$

$p << 0,05$, se rechaza H_0

GASTERÓPODOS***Oichnus* isp.**

¿HAY PREFERENCIA DE LOS GASTERÓPODOS PREDADORES POR ALGUNA DE LAS SUPERFICIES DE LAS VALVAS?

H_0 = *Oichnus* isp. se distribuye al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H_1 = *Oichnus* isp. se encuentra preferentemente en alguna de las superficies de las valvas

Superficie	Perforada	No Perforada	Total
Interior	0	30	30
Exterior	6	24	30
Total	6	54	60
	$\chi^2 = 6,667$;	$p = 0,01$

$p < 0,05$, se rechaza H_0

BRIOZOOS***Pennatichnus* isp. y *Pinaceocladichnus* isp.**

¿HAY PREFERENCIA DE BRIOZOOS PERFORANTES POR ALGUNA DE LAS SUPERFICIES DE LAS VALVAS?

H_0 = Los briozoos perforantes se distribuyen al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H_1 = Los briozoos perforantes se establecen preferentemente en alguna de las superficie de las valvas

Superficie	Perforada	No Perforada	Total
Interna	7	23	30
Externa	5	25	30
Total	12	48	60
	$\chi^2 = 0,417$;	$p = 0,519$

$p >> 0,05$, se acepta H_0

***Pinaceocladichnus* isp.**

¿HAY PREFERENCIA DE *Pinaceocladichnus* isp. POR ALGUNA DE LAS SUPERFICIES DE LAS VALVAS?

H_0 = *Pinaceocladichnus* isp. se distribuye al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H_1 = *Pinaceocladichnus* isp. se establece preferentemente sobre alguna de las superficies de las valvas

Tipo de Superficie	Perforada	No Perforada	Totales
Externa	5	25	30
Interna	4	26	30
Total	9	51	60
	$\chi^2 = 0,131$;	p= 0,718

$p \gg 0,05$, se acepta H_0

2. EPIBIONTES

¿HAY PREFERENCIA DE LOS EPIBIONTES POR LA SUPERFICIE EXTERNA O INTERNA DE LAS VALVAS?

H_0 = Los epibiontes se distribuye al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H_1 = Los epibiontes se establece preferentemente sobre alguna de las superficies de las valvas

Superficie	Incrustada	No Incrustada	Total
Interna	9	21	30
Externa	12	18	30
Total	21	39	60
	$\chi^2 = 0,659$;	p= 0,417

$p > 0,05$, se acepta H_0

POLIKUETOS

Serpulidae indet.

¿HAY PREFERENCIA DE LOS SERPÚLIDOS POR ALGUNA DE LAS SUPERFICIES DE LAS VALVAS?

H_0 = Los serpúlidos se distribuyen al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H_1 = Los serpúlidos se establecen preferentemente sobre alguna de las superficies de las valvas

Superficie	Incrustada	No Incrustada	Total
Interior	5	25	30
Exterior	6	24	30
Total	11	49	60
	$\chi^2 = 0,111$;	p= 0,739

$p \gg 0,05$, se acepta H_0

BRIOZOOS

Cheilostomata indet. + *Cyclostomata* indet. + *Leptichnus* isp.

¿HAY PREFERENCIA DE BRIOZOOS INCRUSTANTES POR ALGUNA DE LAS SUPERFICIES DE LAS VALVAS?

H_0 = Los briozoos incrustantes se distribuyen al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H₁ = Los briozoos incrustantes se establecen preferentemente en alguna de las superficies de las valvas

Superficie	Incrustada	No Incrustada	Total
Interior	6	24	30
Exterior	6	24	30
Total	12	48	60
	$\chi^2 = 0,00$;	p = 1,00

p >> 0,05, se acepta H₀

Cheilostomata indet.

¿HAY PREFERENCIA DE BRIOZOOS QUEILOSTOMADOS POR ALGUNA DE LAS SUPERFICIES DE LAS VALVAS?

H₀ = Los briozoos queilostomados se distribuyen al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H₁ = Los briozoos queilostomados se establecen preferentemente en alguna de las superficies de las valvas

Superficie	Incrustada	No Incrustada	Total
Interior	6	24	30
Exterior	6	24	30
Total	12	48	60
	$\chi^2 = 0,00$;	p = 1,00

p >> 0,05, se acepta H₀

Leptichnus isp.

¿HAY PREFERENCIA DE *Leptichnus* isp. POR ALGUNA DE LAS SUPERFICIES DE LAS VALVAS?

H₀ = *Leptichnus* isp. se distribuye al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H₁ = *Leptichnus* isp. se establece preferentemente en alguna de las superficies de las valvas

Superficie	Incrustada	No Incrustada	Total
Interna	5	25	30
Externa	13	17	30
Total	18	42	60
	$\chi^2 = 5,079$;	p = 0,024

p < 0,05, se rechaza H₀

3. ORGANISMOS VÁGILES

GASTERÓPODOS

***Radulichnus* isp.**

¿HAY PREFERENCIA DE LOS GASTERÓPODOS QUE PASTOREAN SOBRE LAS CONCHILLAS, POR ALGUNA DE LAS SUPERFICIES DE LAS VALVAS?

H₀ = *Radulichnus* isp. se distribuye al azar sin preferencia por la superficie externa o interna de las valvas

H₁ = *Radulichnus* isp. se encuentra preferentemente en alguna de las superficies de las valvas

Superficie	Perforada	No Perforada	Totales
Interior	8	22	30
Exterior	1	29	30
Total	9	51	60
	$\chi^2 = 6,405$;	p= 0,011

$p < 0,05$, se rechaza H_0

TEST DE INDEPENDENCIA SEGÚN EL ÁREA DE LA VALVA
(ÁREAS: D, Dorsal-Auricular; C, Central; P, Posterior; A, Anterior y V, Ventral)
 (RN1 y RN2, N=29)

VALVA DERECHA, SUPERFICIE EXTERNA

1. ENDOBIONTES

¿HAY PREFERENCIA DE LOS ENDOBIONTES POR ALGUNA DE LAS CINCO ÁREAS DE LA SUPERFICIE EXTERNA DE LA VALVA DERECHA?

H_0 = Los endobiontes se distribuye al azar sin preferencia por ningún área de la superficie externa de la valva derecha

H_1 = Los endobiontes se establece preferentemente sobre algún área de la superficie externa de la valva derecha

Área	Perforado	No Perforado	Total
D	15	25	40
C	8	12	20
V	5	13	18
A	3	14	19
P	5	14	25
Total	36	78	114
	$\chi^2 = 3,197$;	p= 0,525

$p > 0,05$, se acepta H_0

VALVA IZQUIERDA, SUPERFICIE EXTERNA

1. ENDOBIONTES

¿HAY PREFERENCIA DE LOS ENDOBIONTES POR ALGUNA DE LAS CINCO ÁREAS DE LA SUPERFICIE EXTERNA DE LA VALVA IZQUIERDA?

H_0 = Los endobiontes se distribuye al azar sin preferencia por ningún área de la superficie externa de la valva izquierda

H_1 = Los endobiontes se establece preferentemente sobre algún área de la superficie externa de la valva izquierda

Área	Perforado	No Perforado	Total
D	16	30	46
C	8	13	21
V	5	15	20
A	9	12	21
P	8	10	18
Total	46	80	126
	$\chi^2 = 2,079$;	p = 0,721

$p \gg 0,05$, se acepta H_0

POLIQUETOS

Maeandropolydora isp.+ *Caulostrepsis* isp.

¿HAY PREFERENCIA DE LOS POLIQUETOS PERFORANTES POR ALGUNA DE LAS CINCO ÁREAS DE LA SUPERFICIE EXTERNA DE LA VALVA IZQUIERDA?

H_0 = Los poliquetos perforantes se distribuye al azar sin preferencia por ningún área de la superficie externa de la valva izquierda

H_1 = Los poliquetos perforantes se establece preferentemente sobre algún área de la superficie externa de la valva izquierda

Área	Perforado	No Perforado	Total
D	13	33	46
C	7	14	21
V	3	17	20
A	8	13	21
P	6	12	18
Total	37	89	126
	$\chi^2 = 3,084$;	p = 0,544

$p \gg 0,05$, se acepta H_0

Maeandropolydora isp.

¿HAY PREFERENCIA DE *Maeandropolydora* isp. POR ALGUNA DE LAS CINCO ÁREAS DE LA SUPERFICIE EXTERNA DE LA VALVA IZQUIERDA?

H_0 = Los *Maeandropolydora* isp. se distribuye al azar sin preferencia por ningún área de la superficie externa de la valva izquierda

H_1 = Los *Maeandropolydora* isp. se establece preferentemente sobre algún área de la superficie externa de la valva izquierda

Área	Perforado	No Perforado	Total
D	11	35	46
C	6	15	21
V	3	17	20
A	7	14	21
P	5	13	18
Total	32	94	126
	$\chi^2 = 2,058$;	p = 0,725

$p \gg 0,05$, se acepta H_0

2. EPIBIONTES

¿HAY PREFERENCIA DE LOS EPIBIONTES POR ALGUNA DE LAS CINCO ÁREAS DE LA SUPERFICIE EXTERNA DE LA VALVA IZQUIERDA?

H_0 = Los epibiontes se distribuye al azar sin preferencia por ningún área de la superficie externa de la valva izquierda

H_1 = Los epibiontes se establece preferentemente sobre algún área de la superficie externa de la valva izquierda

Área	Incrustado	No Incrustado	Total
D	5	41	46
C	8	13	21
V	6	14	20
A	7	14	21
P	3	11	18
Total	29	97	126
	$\chi^2 = 8,747$;	$p = 0,068$

$p > 0,05$, se acepta H_0

VALVA IZQUIERDA, SUPERFICIE INTERNA

1. EPIBIONTES

¿HAY PREFERENCIA DE LOS EPIBIONTES POR ALGUNA DE LAS CINCO ÁREAS DE LA SUPERFICIE INTERNA DE LA VALVA IZQUIERDA?

H_0 = Los epibiontes se distribuye al azar sin preferencia por ningún área de la superficie interna de la valva izquierda

H_1 = Los epibiontes se establece preferentemente sobre algún área de la superficie interna de la valva izquierda

Área	Incrustado	No Incrustado	Total
D	10	36	46
C	6	15	21
V	11	9	20
A	5	16	21
P	9	9	18
Total	41	85	126
	$\chi^2 = 10,420$;	$p = 0,034$

$p < 0,05$, se rechaza H_0