



FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PAMPA

TESINA PRESENTADA PARA OBTENER
EL GRADO ACADÉMICO DE
LICENCIADO EN CIENCIAS GEOLÓGICAS

“EVOLUCIÓN DE LAS COMUNIDADES DE ORGANISMOS INCRUSTANTES Y
PERFORANTES ASOCIADAS A ARRECIFES DE OSTRAS GIGANTES DEL
PALEÓGENO Y NEÓGENO DE PATAGONIA, ARGENTINA”.

Claudia Irene Brito

SANTA ROSA (LA PAMPA)

ARGENTINA

2009

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	1
RESUMEN.....	2
1.INTRODUCCIÓN.....	3
1.1. Las ostras gigantes de la Patagonia.....	6
1.2. Marco geológico.....	9
2. OBJETIVOS.....	14
3. HIPÓTESIS.....	14
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	15
4.1 Área de estudio.....	15
4.2. Trabajo de campo.....	16
4.3. Trabajo de laboratorio.....	18
4.4. Paleocorrientes.....	20
4.5. Análisis estadístico.....	20
4.6. Esclerocronología.....	20
5. RESULTADOS.....	21
5.1. Sedimentología de la Formación Puerto Madryn en Puerto Pirámide.....	21
5.2. Comunidad asociada al arrecife de " <i>Ostrea patagonica</i>	35
5.2.1. Estadísticas descriptivas.....	39
5.1.1.1. Diferencias entre las superficies externa e interna.....	39
5.2.1.2. Diferencias entre las valvas derechas e izquierdas.....	57
5.2.1.3. Diferencias entre los sectores de las valvas.....	57
5.2.2. Diferencias entre las generaciones.....	63
5.2.3. Comparación entre las comunidades asociadas a " <i>Ostrea patagonica</i> y <i>Crassostrea hatcheri</i>	63
5.3. Esclerocronología.....	69
5.4. Paleocorrientes.....	69
6. CONCLUSIONES.....	70
7. ANEXOS.....	72
7.1. Anexo 1.....	72
7.2. Anexo 2.....	73
7.3. Anexo 3.....	92
7.4. Anexo 4.....	95
7.5. Anexo 5.....	97
7.6. Anexo 6.....	100
7.7. Anexo 7.....	101
7.8. Anexo 8.....	104
7.9. Anexo 9.....	107
7.10 Anexo 10.....	108
8.BIBLIOGRAFÍA.....	109

AGRADECIMIENTOS

Agradezco el incansable apoyo profesional y afectivo brindado por Silvio Casadío, Ana Parras, Edsel Brussa y mi familia. A Julieta, Martín Umazano, Damián y su familia por toda su ayuda.

RESUMEN

Las ostras gigantes son uno de los fósiles más comunes en las rocas marinas del Neógeno de Patagonia. Estas ostras formaron arrecifes y concentraciones sedimentológicas en ambientes marinos someros y fueron importantes ingenieros físicos de ecosistemas durante el intervalo Oligoceno Tardío-Mioceno Tardío. En este trabajo se estudió un arrecife de "*Ostrea*" *patagonica* presente en la Formación Puerto Madryn (Mioceno Tardío) expuesta en Puerto Pirámide (provincia de Chubut), como así también la comunidad de organismos epibiontes que vivía asociada a las ostras. Asimismo, se comparó la diversidad de dicha comunidad con la registrada en arrecifes y concentraciones sedimentológicas de *Crassostrea? hatcheri* (Oligoceno Tardío-Mioceno Temprano). Las diferencias observadas sugieren una disminución en la biodiversidad de las comunidades asociadas a las ostras con posterioridad al Mioceno Temprano.

1. INTRODUCCIÓN

Los moluscos fósiles resultan excelentes herramientas para identificar las características paleoambientales de las rocas que los contienen. Esto se debe a que la distribución de las especies fósiles, al igual que las recientes, está condicionada por la temperatura, salinidad y profundidad del agua (del Río, 1990). Las ostras, en condiciones favorables, desarrollan una alta tasa de crecimiento y el área del ligamento proporciona un perfil esclerocronológico que registra el período vital de la ostra y convierte a estos moluscos en un archivo temporal de las condiciones ambientales en que se desarrollaron (Higuera-Ruiz y Elorza, 2006).

Las ostras son, por su abundancia y diversidad, uno de los elementos más característicos de las faunas de moluscos presentes en las sucesiones marinas del intervalo Cretácico-Neógeno de la Patagonia. En esta región, tanto sus acumulaciones sedimentológicas como las biogénicas permiten reconocer diferentes características paleoambientales (e.g. paleotemperatura, tasa de sedimentación, paleocorrientes, salinidad) y superficies clave útiles en el análisis estratigráfico secuencial de las sucesiones que las contienen (Parras y Casadío, 2005).

Las ostras son organismos adaptados a diversos ecosistemas y proliferan bajo diferentes regímenes climáticos (no polares) sobre una amplia variedad de sustratos. En la actualidad solo las especies que habitan ambientes de estuarios conforman arrecifes, no obstante en el pasado muchas se caracterizaron por desarrollar arrecifes en ambientes de plataforma somera. Los arrecifes son depósitos sedimentarios complejos debido a que, aunque son estructuras biológicas, hay importantes procesos sedimentológicos y fisicoquímicos involucrados en su crecimiento (Pufahl y James, 2006).

Las evidencias paleontológicas indican que estos arrecifes constituyeron ecosistemas con una alta biodiversidad, donde las conchillas de las ostras jugaron un papel fundamental para el establecimiento de comunidades de organismos incrustantes y perforantes, los cuales utilizaron las valvas de las ostras como sustrato (Parras y Casadío, 2006).

Las ostras pueden vivir en diferentes sustratos debido a que poseen una alta plasticidad fenotípica; pueden adoptar un tipo de vida cementado y constituir arrecifes

sobre sustratos firmes, o pueden habitar fondos blandos en ambientes con alta tasa de sedimentación, en ambos casos las variaciones morfológicas intraespecíficas son muy grandes (Sprechmann *et al.*, 1998).

Las modificaciones físicas, mantenimiento y creación de hábitat son interacciones positivas que ocurren cuando una o más especies se benefician por la presencia de otras y no se causan daño entre sí; estas interacciones se dan siempre donde al menos uno de los participantes se beneficia y no causa daño al otro (Bruno *et al.*, 2003). Las especies que generan las condiciones ambientales que propician el desarrollo de otras fueron denominadas ingenieros físicos de ecosistemas por Jones *et al.* (1994, 1997) y Lawton y Jones (1995). Existen dos tipos de ingenieros físicos de ecosistemas: autogénicos y alogénicos; los primeros modifican el ambiente por medio de su propia estructura física (e.g., ostras y corales); los segundos modifican el ambiente por transformaciones de material inerte o vivo de un estado físico a otro.

Las ostras son ingenieros físicos de ecosistemas, es decir, proveen condiciones físicas favorables para que otros organismos puedan establecerse y desarrollarse. La presencia de arrecifes de ostras es importante en ambientes donde no existen sustratos duros, ya que producen amplias áreas estables, que constituyen el hábitat de una gran diversidad de organismos incrustantes y perforantes (e. g. hongos, algas, esponjas, artrópodos, briozoos, forónidos, poliquetos, braquiópodos y moluscos). En este sentido, Lehman (1974) estimó que la biomasa de organismos asociados a un arrecife de *Crassostrea? virginica* puede superar los 135 g/m² (peso seco), mientras que Wells (1961) contabilizó 303 especies de animales asociados con arrecifes de *Crassostrea? virginica* en Beaufort, Carolina del Norte. Además de su contribución como organismos “facilitadores” para el establecimiento y desarrollo de una comunidad muy diversa, las ostras pueden depositar, a través de sus desechos, una cantidad de sedimento ocho veces mayor que la producida por la gravedad. Lund (1957) calculó que un arrecife en sus etapas iniciales puede depositar sedimento a una tasa de 6x10⁴ g/m²/año. La mayoría de las partículas conforman depósitos que juegan un papel importante en las relaciones tróficas, o bien son exportadas por las corrientes elevando la productividad de áreas contiguas a los arrecifes (Bernard, 1974).

Por otra parte, los arrecifes de ostras tienen un papel importante en la

mineralización del carbono orgánico y la liberación de nitrógeno y fósforo en formas utilizables por los productores primarios.

La importancia de los arrecifes de ostras en el ciclo de la energía se evidencia en el hecho de que los valores metabólicos de la comunidad en su conjunto se encuentran entre los más altos de los registrados en los ecosistemas bentónicos (Bahr y Lanier, 1981; Kennedy, 1996). Esto se debe, en gran medida, a la enorme población de bacterias y a la macrofauna asociada (Bahr y Lanier, 1981). Dame *et al.* (1985) demostraron la importancia de los arrecifes de ostras en el ciclo del nitrógeno en los ambientes marinos someros.

Los miembros de la comunidad asociada a los arrecifes de ostras son principalmente organismos suspensívoros y consumidores de depósitos generados por las ostras. La comunidad en conjunto asimila carbono derivado, fundamentalmente, del fitoplancton. En este sentido, las ostras conectan las redes alimenticias pelágica y bentónica (Newell, 1988).

En el registro fósil, la presencia de organismos asociados a las conchillas de las ostras se reconoce por sus trazas bioerosivas.

La bioerosión es el proceso por el cual animales, plantas y microbios esculpen o penetran superficies de sustrato duro, las estructuras biogénicas resultantes son conocidas como trazas fósiles (Bromley, 1994). Las trazas fósiles bioerosivas son estructuras de origen biogénico producidas de forma mecánica o química dentro o sobre la superficie de un sustrato consolidado (Buatois *et al.*, 2002). El resultado de esta actividad produce delicadas trazas en microrelieve que, en general, poseen poco potencial de preservación. No obstante, algunas de estas estructuras pueden observarse en el registro fósil y son ecológicamente importantes como indicadores paleoambientales. Bromley (1994) clasificó los sustratos duros que soportan bioerosión en dos categorías: sustratos *líticos* (incluyen rocas y material esquelético biogénico) y sustratos *xílicos* (incluyen madera, frutos y hojas).

Los sustratos constituidos por carbonato de calcio son abundantes en ambientes marinos, los organismos erosionan este tipo de sustrato usando medios químicos o mecánicos (Bromley, 1994).

La intensidad o grado de la bioerosión están controlados principalmente por: el

tiempo de permanencia del sustrato en el fondo marino, su profundidad de yacencia y la energía de las olas que condicionan el proceso erosión-sedimentación. De este modo, cuando se hallan perforaciones sobre sustratos duros, en ambientes costeros, la evolución paleoambiental puede inferirse a partir del estudio de la asociación de trazas bioerosivas (Bromley, 1994).

Los organismos involucrados en la microbioerosión son principalmente algas, líquenes, hongos y bacterias. Los procesos de microbioerosión incluyen disolución química y perforación mecánica (Buatois *et al.*, 2002)

Como ocurre con las ostras actuales, los arrecifes del Cenozoico de Patagonia fueron el hábitat de muchas especies incluyendo una comunidad muy diversa de organismos incrustantes y perforantes. Estos organismos se beneficiaron del tamaño y espesor de las valvas, así como también de la superficie irregular de la conchilla que sirvió de refugio para muchos taxones.

1.1. Las ostras gigantes de la Patagonia

La malacofauna presente en los depósitos Miocenos correspondientes a la Formación Puerto Madryn (Haller, 1978), expuestos en la Península Valdés (provincia de Chubut), se caracteriza por su excelente estado de preservación, abundancia y diversidad. Una de las especies de bivalvos más características de estos depósitos es "*Ostrea*" *patagonica* d'Orbigny, 1842, la cual forma arrecifes muy conspicuos que constituyen buenos ejemplos del papel jugado por las ostras como ingenieros físicos de ecosistemas. Esta especie presenta una conchilla de gran tamaño y peso (Figura 1). La valva izquierda es curva, en los ejemplares adultos puede medir 30 cm de alto, 20 cm de longitud, 5 cm de espesor y pesar más de 3 kg; la valva derecha es casi plana, puede superar los 20 cm de alto, 15 cm de longitud, 5 cm de espesor y pesar al menos 2,5 kg. Las valvas muestran líneas de crecimiento comarginales bien marcadas, muchas de las cuales se elevan de la superficie formando crestas que le otorgan a su exterior un aspecto rugoso.

Otra especie que presenta características similares a "*Ostrea*" *patagonica* es *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann, 1897) del Oligoceno Tardío – Mioceno Temprano de

Patagonia (Figura 2).

Los arrecifes y las acumulaciones sedimentológicas constituidas por estas ostras gigantes fueron islas estables de sustrato duro sobre el fondo marino, en ambientes fangoso inestables (Parras y Casadío, 2006). Los organismos colonizadores se beneficiaron del gran tamaño y espesor de las valvas, como así también de la superficie irregular de la conchilla, que sirvió de refugio para muchas especies.



Figura 1. “*Ostrea*” *patagonica* (d’Orbigny, 1842).

Tanto “*Ostrea*” *patagonica* como *Crassostrea? hatcheri* formaron acumulaciones sedimentológicas y arrecifes en ambientes de plataforma somera ampliamente distribuidos en Patagonia. Fuera de la Patagonia, solo se reconocen equivalentes en Nueva Zelanda, donde los más recientes llegaron hasta el Plioceno Tardío (Kamp *et al.*, 1999).

La fauna asociada a los arrecifes, y la composición isotópica de la conchilla de las ostras patagónicas, sugieren que crecieron bajo condiciones marinas normales y temperaturas que variaron entre 15°C y 25°C (Casadío *et al.*, 2000). Esta información coincide con la obtenida por Nelson (1978), Burns y Nelson (1981) y Nelson *et al.*, (1983) para arrecifes del Grupo Te Kuiti (Oligoceno Tardío – Mioceno Temprano) de Nueva Zelanda.

Parras y Casadío (2006) estudiaron la comunidad de organismos incrustantes y perforantes asociada a arrecifes y concentraciones sedimentológicas de *Crassostrea? hatcheri* y resaltaron su gran diversidad.

En el área estudiada, del Río *et al.* (2001) reconocieron que los ejemplares de “*Ostrea*” *patagonica* pueden presentarse agrupados o aislados, ambos tipos se desarrollaron sobre fondos blandos fangosos o arenosos. Los ejemplares que crecían agrupados lo hacían en forma casi vertical y se encontraban cementados unos a otros conformando asociaciones de varios individuos. Al crecer, estos grupos se unían formando arrecifes de centenas de metros de largo y más de un metro de espesor. Por otra parte, los ejemplares que crecían aislados adquirirían una forma “grifeoide”, con la valva izquierda reposando sobre el sustrato y con la comisura ventral elevada sobre la interfase sedimento-agua. Parras y Casadío (2006) también reconocieron ambas formas de vida en *Crassostrea? hatcheri*, presente en las formaciones Centinela y San Julián.



Figura 2. *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann, 1897).

En un estudio preliminar se compararon las comunidades asociadas con *Crassostrea? hatcheri* y “*Ostrea*” *patagonica* reconociendo la existencia, durante el Mioceno, de modificaciones importantes en la biodiversidad de epibiontes (Casadío *et*

al., 2005).

Recientemente, Brito *et al.* (2006) describieron un arrecife de “*Ostrea patagonica*” en la sección superior de la sucesión correspondiente a la Formación Puerto Madryn expuesta en cercanías de Puerto Pirámide (provincia de Chubut), en esta tesis se exponen los resultados del estudio detallado de dicho arrecife.

1.2. Marco geológico

Las sucesiones sedimentarias del intervalo Paleoceno-Mioceno de la Patagonia consisten en depósitos continentales y marinos someros vinculados a la evolución del arco magmático andino y a los cambios relativos del nivel del mar, en especial a los registrados en el litoral atlántico (Legarreta y Uliana, 1994). Estas rocas contienen una rica fauna de vertebrados e invertebrados fósiles cuyas primeras menciones fueron efectuadas a mediados del siglo XIX por d’Ordigny (1842) y Darwin (1846).

Los depósitos marinos acumulados por la transgresión Atlántica durante el Oligoceno Tardío-Mioceno Temprano en el sur de Argentina fueron agrupados bajo el nombre informal de “Patagoniano” (Figura 3).

En la provincia de Santa Cruz pueden reconocerse exposiciones correspondientes a la parte inferior del “Patagoniano” representados por la Formación San Julián expuesta en el Gran Bajo de San Julián y Cabo Curioso. La Formación San Julián es una unidad sedimentaria marino-somera del Oligoceno Tardío que incluye sedimentos marinos siliciclásticos y calcáreos (Parras y Casadío, 2005). Esta unidad muestra, hacia la sección superior, ciclos de formación de bancos de arena desarrollados en un ambiente de plataforma (Manassero *et al.*, 1997). Bertels (1977) dividió a esta unidad en dos miembros: el inferior denominado Miembro Gran Bajo y el superior Miembro Meseta Chica. En las secciones estratigráficas consideradas en el estudio realizado por Parras y Casadío (2005) el Miembro Gran Bajo consiste en más de 34 m de areniscas y fangolitas castaño-amarillentas; el Miembro Meseta Chica está compuesto por más de 28,5 m de calizas y areniscas castaño-amarillentas y verdes.

En base a la fauna de invertebrados que contiene la Formación San Julián Camacho (1974) y Zinsmeister (1981) propusieron para esta Formación una edad Eoceno Medio-Tardío. Bertels (1970) sugirió una edad Oligoceno Tardío en base a los foraminíferos, posteriormente, Bertels (1975, 1977) y Nández (1988) sugirieron, también

sobre la base de los foraminíferos, una edad Eoceno – Oligoceno Temprano. Por su parte Barreda (1997), mediante estudios palinológicos, propuso una edad Oligocena. Casadío *et al.* (2001), Parras y Casadío (2002) y Parras *et al.* (2008) en base a dataciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de valvas de la ostra *Crassostrea? hatcheri* establecieron una edad Oligoceno Tardía - Miocena Temprana.

Los depósitos correspondientes a la parte superior del “Patagoniano” se hallan muy

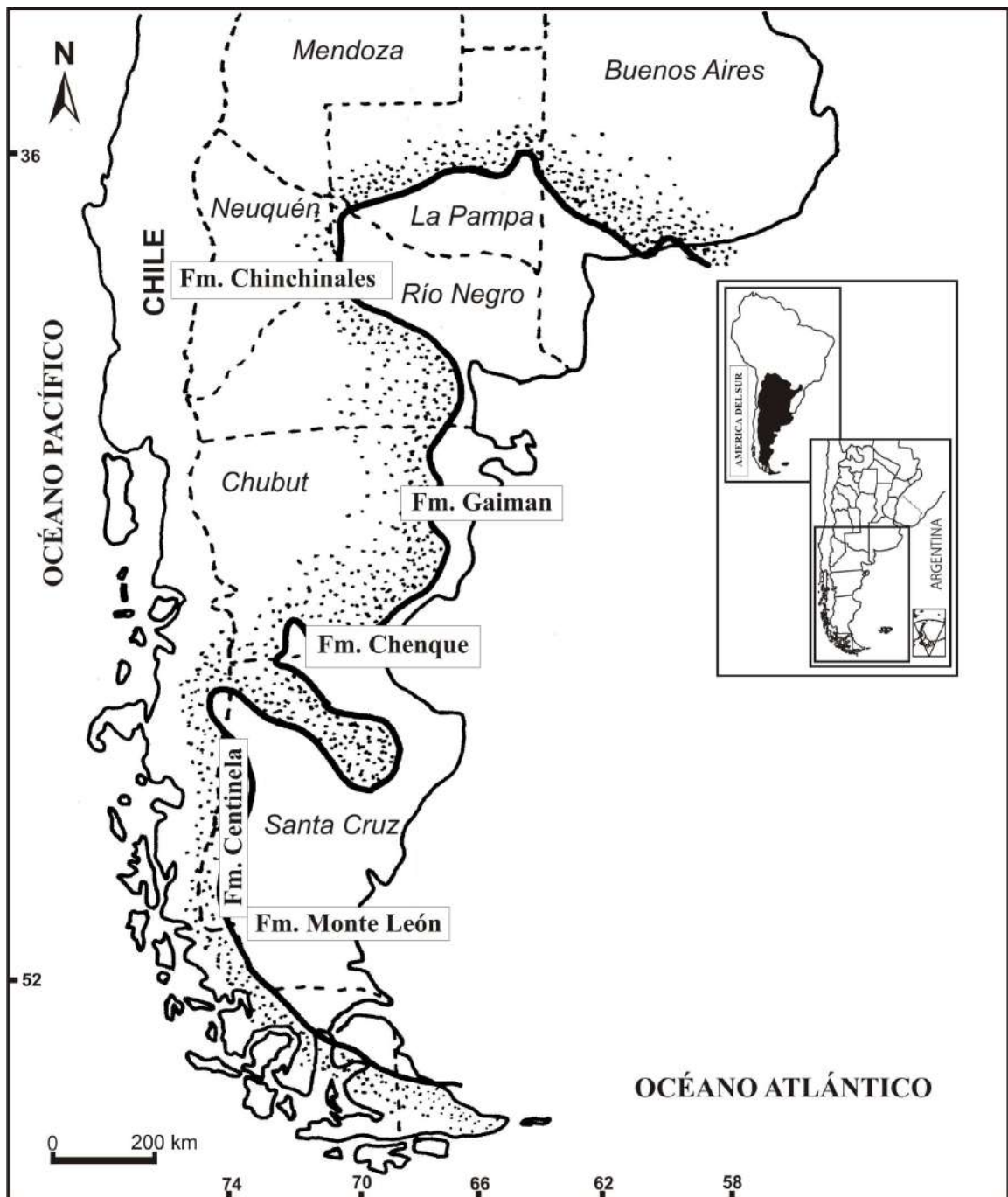


Figura 3. Mapa paleogeográfico que muestra la transgresión del Oligoceno Tardío-Mioceno Temprano registrada en la Patagonia. La línea gruesa indica la paleocosta (modificado de Parras y Casadío, 2006).

extendidos y sus afloramientos se encuentran desde el pie de la cordillera de los Andes

hasta la costa atlántica. Esos depósitos, de acuerdo a Malumián (1999), están representados por las formaciones Monte León, Centinela, Chenque, Gaiman y parte de la Formación Chichinales (Figura 3).

Con posterioridad al retiro del mar “Patagoniano”, durante el Mioceno Medio, se produjo un nuevo avance del océano Atlántico. Una amplia región de nuestro país fue ocupada por el mar, aunque esta vez la superficie inundada fue menor (Figura 4). Este mar somero cubrió la mayor parte del noreste de Argentina y se extendió hacia el sur hasta el área de Puerto Madryn y Península Valdés (norte de Chubut). Los depósitos originados durante este evento, conocidos informalmente como “Entrerriense” o “Paranense”, fueron incluidos en las formaciones Paraná, Barranca Final, Camacho y Puerto Madryn. En el subsuelo de la cuenca Chacoparanense se encuentran los espesores más potentes que representan a este evento transgresivo.

Las primeras menciones sobre los depósitos marinos del Mioceno Medio en Argentina fueron realizadas por d’Orbigny (1842), quien describió la presencia de moluscos marinos en cercanías de la ciudad de Paraná y en la desembocadura del río Negro. En 1846, Darwin reconoció la misma fauna descrita por d’Orbigny cuatro años antes, pero en los acantilados de la península Valdés.

La presencia de depósitos marinos del Mioceno medio, correspondientes al mar “Entrerriense”, en el noroeste (Formaciones San José y Anta) y centro del país fue dada a conocer por Bodenbender (1912), Stappenbeck (1927) y Groeber (1929 y 1949) y confirmada, posteriormente, por hallazgos paleontológicos (microfaunísticos) realizados por Zabert y Herbst (1977), Russo y Serraioto (1978), Zabert (1978), Bertels y Zabert (1980), Zabert y Barbano (1982-1984) y Herbst y Zabert (1987). Visconti *et al.* (2003) describieron depósitos marinos correspondientes al “Entrerriense” en La Pampa.

La edad asignada a estos depósitos se encuentra dentro del rango Mioceno Medio - Mioceno Superior. Malumián y Masiuk (1973) asignaron una edad miocena superior en base al reconocimiento de *Protelphidium tuberculatum* d’Orbigny, foraminífero que se encuentra ampliamente distribuido en los depósitos “Entrerrienses” de Argentina.

Del Río (1988, 1990, 1992) estudió la malacofauna contenida en las formaciones Paraná y Puerto Madryn y estableció una edad miocena media para esas unidades.

Scasso *et al.* (2001) a través de análisis $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en conchillas calcínicas de pectínidos y ostras de la



Figura 4. Mapa paleogeográfico que muestra la transgresión del Mioceno Medio registrada en la Patagonia, (Modificado de Malumián, 1999). La línea gruesa indica la paleocosta.

Formación Puerto Madryn, señalaron que esta unidad fue depositada alrededor de los $10,0 \pm 0,3$ Ma. (Totorniano Medio, Mioceno Tardío basal). Estos valores son cercanos a los hallados por Zinsmeister *et al.* (1981) quien sobre la base de dataciones $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$ asignó una edad de 9,4 Ma para las capas superiores de la misma unidad.

El registro de aguas cálidas en la costa atlántica argentina para el Mioceno Medio

coincide con el pico de altas temperaturas detectado a nivel mundial para ese período de tiempo (del Río, 2000). De acuerdo a Casadío *et al.* (2005), el registro de aguas cálidas en el Atlántico Sur coincide con un cambio en la composición de las asociaciones faunísticas registradas entre la Formación Monte León (Mioceno Temprano) y las Formaciones Puerto Madryn y Paraná (Mioceno Tardío basal).

Durante el Mioceno Medio hubo un cambio en las asociaciones de invertebrados; se observa una renovación faunística casi total con aparición de numerosos taxones desconocidos hasta entonces en el Atlántico Sur (del Río, 2000).

Del Río (1990, 1991), Martínez *et al.* (1998) y del Río y Martínez (1998) analizaron la asociación de moluscos contenida en las formaciones Paraná y Puerto Madryn; concluyeron que el 46% de los géneros de moluscos pasó a integrar las malacofaunas recientes del Atlántico Sudoccidental, y 14 de 143 especies registradas en el Mioceno existen en la actualidad. Además hallaron que el 10% de los géneros de la asociación del Mioceno se extinguió y el 44% restante se encuentra, actualmente, restringido a las zonas tropicales del continente americano (20%), a las regiones caribeñas e indo-pacíficas (12,2%), al suroeste africano (9,5%), o restringidos exclusivamente a la región indo-pacífica (2,3%). Entre las formas hoy extinguidas en las aguas patagónicas, se observa también una componente distribuida solo en regiones tropicales (6,5%) y otra cosmopolita (3,2%).

Respecto al origen de la fauna “Entrerriense”, del Río (2000) señaló que el 49% de los taxones son paleoaustrales, endémicos o cosmopolitas, mientras que el 51% se originaron en zonas tropicales (elementos caribeños e indo-pacíficos) del continente americano antes de la formación del istmo de Panamá. La presencia de estos últimos en el Atlántico sudoccidental durante el Mioceno Medio representa la máxima extensión latitudinal alcanzada por esos taxones, que coincide con el óptimo climático. Después del Mioceno Medio-Tardío bajo los taxones retrotrajeron su rango de distribución a las regiones tropicales americanas donde persisten hasta la actualidad (del Río, 2000). Este trabajo se realizó sobre un arrecife de “*Ostrea*” *patagonica* expuesto en la sección de la Formación Puerto Madryn ubicada al sur de Puerto Pirámide (península Valdés, provincia de Chubut).

La base de la Formación Puerto Madryn no se encuentra expuesta en el área de

Puerto Pirámide pero, en Puerto Madryn, se apoya en discordancia sobre depósitos marinos de la Formación Gaiman (Mioceno Temprano).

En Puerto Pirámide la Formación Puerto Madryn esta cubierta por los Rodados Tehuelches (Plioceno Tardío-Pleistoceno Temprano). La Formación Puerto Madryn representa una sucesión regresiva con facies depositadas en la plataforma por debajo de la base del tren de olas en ambientes de baja energía, y facies más someras depositadas en un ambiente con dominio alternante de mareas y tormentas (del Río, 2000).

2. OBJETIVOS

Los objetivos de esta tesina son:

1. Conocer la geometría, estructura interna y relaciones estratigráficas de un arrecife de ostras gigantes presente en la sección superior de la Formación Puerto Madryn.
2. Determinar las características paleoambientales bajo las que se desarrolló el arrecife.
3. Vincular la distribución del arrecife al marco estratigráfico secuencial.
4. Conocer la evolución del arrecife desde los primeros colonizadores hasta su extinción.
5. Reconocer los cambios en el tiempo y en el espacio que experimentaron las comunidades de organismos asociadas a los arrecifes de ostras gigantes de la Patagonia.

3. HIPÓTESIS

Las hipótesis planteadas fueron las siguientes:

- La geometría y estructura interna de los arrecifes de ostras estuvieron controladas por variables ambientales.
- Las ostras crecieron en condiciones marinas normales.
- Los arrecifes se ubicaron en determinadas áreas de la plataforma y estuvieron controlados por los cambios relativos del nivel del mar.
- Se puede conocer la evolución de los arrecifes a partir del estudio esclerocronológico de las valvas de ostras de diferentes generaciones.

Referidas a la distribución espacial y abundancia de los organismos incrustantes y perforantes en las valvas de "*Ostrea*" *patagonica*.

- La frecuencia de organismos no esta distribuida al azar en cada generación:
 - a. En las valvas derecha e izquierda de cada ejemplar.
 - b. En el interior y exterior de cada valva.
 - c. En los distintos sectores de las superficies de cada valva.
- La frecuencia de organismos no está distribuida al azar en todos los ejemplares colectados de "*Ostrea*" *patagonica*:
 - a. En las valvas derecha e izquierda de cada ejemplar.
 - b. En el interior y exterior de cada valva.
 - c. En los distintos sectores de las superficies de cada valva.

Respecto a las comunidades asociadas a los arrecifes

-Se registran cambios en la diversidad, tipo y/o frecuencia de icnotaxones presentes en las comunidades de organismos asociados a los arrecifes de *Crassostrea hatcheri* (Oligoceno Tardío – Mioceno Temprano) y "*Ostrea*" *patagonica* (Mioceno Tardío).

- La frecuencia de organismos no está distribuida al azar en todos los ejemplares colectados de "*Ostrea*" *patagonica*:
 - a. En las valvas derecha e izquierda de cada ejemplar.
 - b. En el interior y exterior de cada valva.
 - c. En los distintos sectores de las superficies de cada valva.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

Todas las muestras estudiadas en este trabajo provienen de la sección de la Formación Puerto Madryn expuesta al sur de la localidad de Puerto Pirámide (península Valdés, provincia de Chubut) (Figura 5).

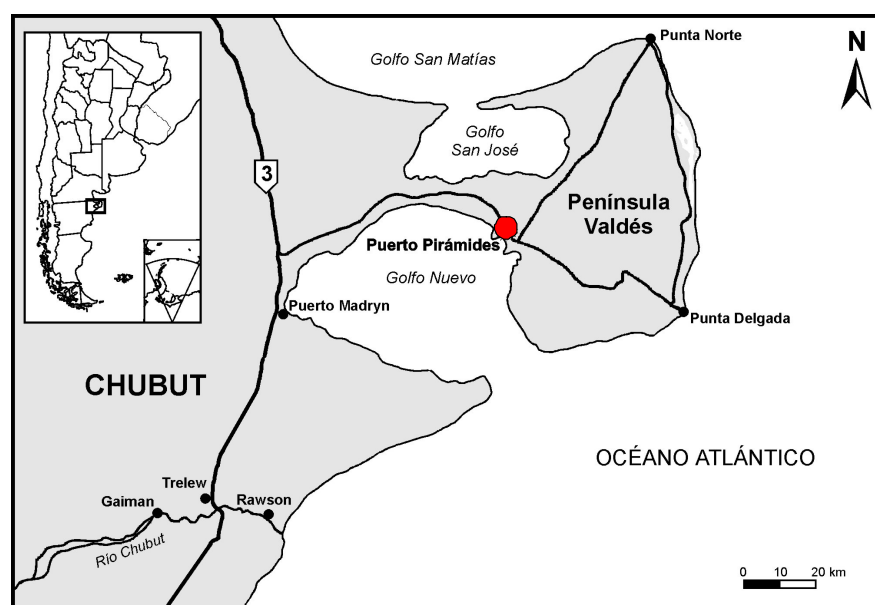


Figura 5. Mapa con la ubicación de la localidad estudiada (señalada con el círculo), península Valdés (Modificado de Casadío *et al.*, 2005).

La sucesión tiene aproximadamente 100 m de espesor y está compuesta por facies de ambientes marinos de plataforma e intermareales con abundante contenido fosilífero.

4.2. Trabajo de campo

Durante las tareas de campo se realizó el relevamiento de perfiles verticales estratigráficos y sedimentológicos de detalle, el estudio se focalizó en el tramo que

comprende al arrecife. Con el fin de caracterizar y reconocer la forma del mismo y, para realizar una reconstrucción en tres dimensiones, se establecieron 26 puntos en el arrecife en los que se determinó la posición con GPS (Figura 6, anexo 1). Se realizaron seis perfiles verticales (Figura 7); en cada uno de ellos se registró: la potencia y geometría de las capas, tipo de contacto, litología, tamaño de grano, estructuras sedimentarias y contenido fósil.

En cada perfil se recolectaron ostras para estudiar los organismos (incrustantes y perforantes) asociados a las valvas, como así también los fósiles que se hallaban incluidos en la matriz.



Figura 6. Imagen donde pueden observarse los 26 puntos de observación del arrecife.

Previo a la toma de las muestras paleontológicas se registraron rasgos sedimentológicos (tipo de matriz, estructuras físicas y biogénicas asociadas, tipo de concentración, empaquetamiento y selección por tamaño de los bioclastos), rasgos paleoecológicos (posición de cada uno de los fósiles dentro del estrato y la fauna

asociada a ellos, hábito de vida y espectro de edades, composición taxonómica, número de especies y abundancia relativa) y rasgos tafonómicos (disolución, abrasión, fragmentación, encostramiento, desarticulación, bioerosión, abrasión, reorientación y grado de remoción).

El grado de empaquetamiento fue estimado siguiendo las categorías establecidas por Kidwell y Holland (1991). En algunos casos se realizaron cuadrículas donde se ubicó cada ejemplar con la finalidad de calcular la dirección de las paleocorrientes usando la orientación del margen ventral de los ejemplares. Se tomaron fotografías de diferentes aspectos de los perfiles relevados.

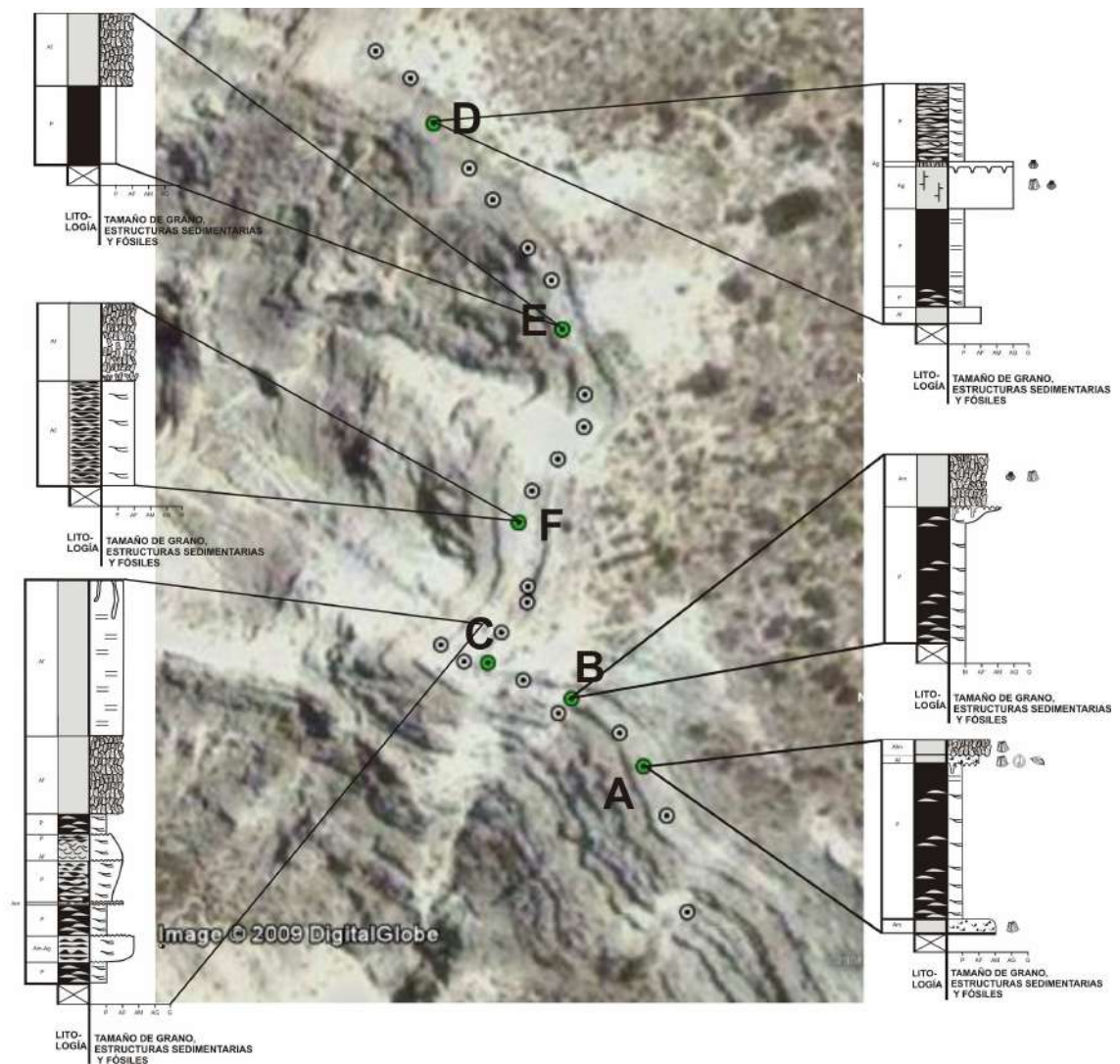


Figura 7. Imagen donde puede observarse la ubicación y el detalle de los perfiles

relevados.

4.3. Trabajo de laboratorio

Una vez coleccionadas las muestras y previo a su estudio, se efectuó la limpieza, numeración y preparación de los fósiles en el laboratorio. La numeración de cada muestra consiste en un número más una letra que indica el perfil al que pertenece la muestra. Se tomaron fotografías de los ejemplares y se registraron en la colección de la Facultad Ciencias Exactas y Naturales (GHUNLPam 24867 al 24999 y GHUNLPam 25075 al 25123).

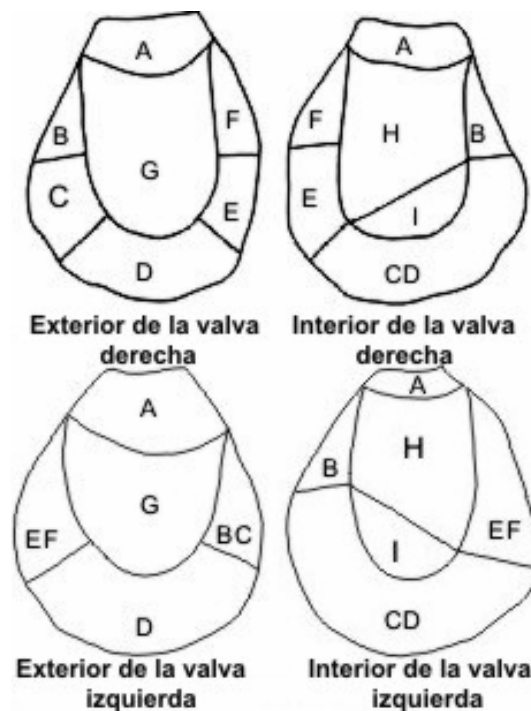


Figura 8. Sectores de los mapas de "*Ostrea patagonica*". Abreviaturas: A: ápice, B: margen postero-dorsal, D: margen ventral, E: margen antero-ventral, F: margen antero-dorsal, G: centro, H: centro, I: músculo aductor, BC: margen posterior (dorsal+ventral), CD: margen ventral: EF: margen anterior (ventral+dorsal) (Modificado de Parras y Casadío, 2006).

Se examinó la superficie externa e interna de los ejemplares coleccionados (n=182) bajo la lupa para registrar la presencia o ausencia de organismos incrustantes y perforantes. La información obtenida se volcó en mapas de cada valva (Figura 8). Estos mapas constan de distintas áreas determinadas por diferencias morfológicas que pudieron haber influido en el asentamiento y/o supervivencia de los organismos.

El esquema de zonificación de las valvas divide a la superficie exterior de la valva izquierda en cinco áreas y la superficie interior en seis áreas; la superficie interior y exterior de la valva derecha fueron divididas en siete áreas. Para cada área se determinó la presencia/ausencia de diferentes icnotaxones de organismos incrustantes y perforantes y con los datos se confeccionaron tablas de presencia ausencia y abundancia relativa por ejemplar, por superficie y por área (Anexo 2, 3, 4 y 5).

Para todos los ejemplares colectados de cada generación se contó el número de icnotaxones presentes en cada ejemplar y en las superficie externa e interna de las ostras y se calculó el porcentaje en cada caso; con esos datos se confeccionaron tablas que pueden consultarse en los Anexos 6, 7 y 8.

4.4. Paleocorrientes

Con el fin de determinar las paleocorrientes los datos de orientación de las valvas en posición de vida (Anexo 9) fueron ilustrados y analizados usando el programa Stereonet versión 1.2.0 para Windows.

4.5. Análisis estadístico

Para el análisis estadístico y la realización de los gráficos de agrupamiento fue empleada la versión 99 del programa STATISTICA.

Se utilizaron test de independencia Chi-cuadrado (X^2) para la comprobación de las hipótesis. Estos test se realizaron para cada generación en cada perfil. Para probar si hubo cambios en los distintos estadios del desarrollo vertical del arrecife se trabajó con los datos por generación. Los mismos test se realizaron para todos los ejemplares

colectados, sin diferenciar por generación.

Con el fin de evaluar si se registraron cambios en la diversidad, tipo y/o frecuencia de icnotaxones presentes en las comunidades de organismos asociados a arrecifes de ostras del Mioceno Temprano y Tardío se realizaron análisis de agrupamiento (cluster) usando los datos de abundancia relativa y de presencia/ausencia de las trazas presentes en ejemplares de "*Ostrea*" *patagonica* provenientes la Formación Puerto Madryn (Mioceno Tardío basal) y los datos obtenidos por Parras y Casadío (2006) para arrecifes de *Crassostrea? hatcheri* de las formaciones San Julián (Oligoceno Tardío) y Centinela (Oligoceno Tardío-Mioceno Temprano).

4.6. Esclerocronología

Con el fin de determinar la edad de vida promedio de los ejemplares que formaron el arrecife, se contaron las líneas de crecimiento en el área del ligamento (Figura 9, Anexo 10). Se contabilizó un año cada dos líneas.



Figura 9. Área del ligamento de "*Ostrea*" *patagonica*.

5. RESULTADOS

5.1. Sedimentología de la Formación Puerto Madryn en Puerto Pirámide

La sucesión expuesta al suroeste de la localidad de Puerto Pirámide corresponde, de acuerdo a del Río *et al.* (2001) y Casadío *et al.* (2005) a la parte superior de una secuencia depositacional, la cual incluye al cortejo transgresivo (TST) y al de nivel alto (HST) (Figura 10).

En la sección estudiada, el intervalo correspondiente al TST está representado por sedimentos depositados por debajo de la base del tren de olas en ambientes de baja energía, mientras que las asociadas al HST constituyen depósitos más someros de planicie y canales de marea (Casadío *et al.*, 2005).

Casadío *et al.* (2005) reconocieron tres asociaciones de facies (Figura 11), la primera corresponde a ambientes de plataforma interna, la segunda a planicies de marea y la tercera a canales de marea.



Figura 10: Sección estudiada en cercanías de Puerto Pirámide donde se indica el cortejo

transgresivo (TST) y el de nivel alto (HST). La flecha indica la ubicación del arrecife.

La asociación de facies 1 comprende un grupo de litofacies que representa una secuencia granodecreciente. Incluye facies de areniscas finas y fangolitas bioturbadas. La asociación contiene *Rossella*, *Helicodromites*, *Curvolithus* y *Rhizocorallium*, trazas fósiles que pertenecen a la icnofacies de *Cruziana*. Los invertebrados en posición de vida son frecuentes. Los ejemplares de "*Ostrea*" *patagonica* se encuentran formando grupos de más de 30 especímenes. Otros taxones presentes en esta asociación de facies son especímenes aislados de "*Ostrea*" *alvarezii*, *Amusium paris*, *Aequipecten paranensis*, *Pachymagas piramidesia* y *Mytilus* sp. en posición de vida o con valvas apenas dislocadas así como varias especies de cangrejos. La asociación de facies gradada hacia arriba a facies de fangolitas laminadas con abundantes trazas fósiles. Hacia el techo hay delgadas capas de concreciones calcáreas que contienen bivalvos perforantes. El tamaño de grano, las icnofacies presentes y el grado de preservación de los fósiles sugieren una baja tasa de sedimentación en una plataforma media, un ambiente de baja energía por debajo del nivel de olas. Sin embargo, de acuerdo a la información tafonómica, un súbito incremento en la tasa de sedimentación, posiblemente relacionado a tormentas, puede observarse en la base de esta asociación.

La asociación de facies 2 predomina en la parte media y superior de la sucesión e incluye facies de areniscas con intercalaciones de fangolitas. La estratificación es mayormente horizontal y es común la laminación flaser, ondulosa y lenticular. Las facies contienen escasos restos de invertebrados, pero hay capas con abundantes trazas asignadas a *Skolithos* y *Ophiomorpha*. El pequeño tamaño de grano y las estructuras sedimentarias sugieren condiciones de energía relativamente bajas. Esta asociación de facies fue depositada en un ambiente de planicie de marea arenosa a fangosa-arenosa y se encuentra relacionada con la asociación de facies 3.

La asociación de facies 3 comprende un grupo de litofacies que forman una sucesión granodecreciente. La geometría de las capas es lenticular con base erosiva.

Hacia la base de los depósitos de esta asociación de facies hay concentraciones de ostras de uno a cinco metros de espesor cuya matriz es arenosa. En estas capas es muy común la presencia de "*Ostrea*" *alvarezii*. Las capas son masivas o con

estratificación entrecruzada de media a gran escala. Estos depósitos gradan hacia arriba a una arenisca fina a media y luego a una fangolita con estratificación heterolítica. La geometría de las capas, la base erosiva, el tamaño de grano y las estructuras sedimentarias sugieren que estos depósitos son el resultado del relleno de canales de marea. La gran extensión lateral de los conjuntos de capas amalgamadas y la geometría de las capas individuales indican que los canales migraban lateralmente, es posible que formaran un complejo sistema de canales. La presencia de intraclastos de fangolitas sugiere que los canales estaban flanqueados por sedimentos finos de la planicie de marea (asociación de facies 2).

El arrecife estudiado se halla en la asociación de Facies 2 a 80 m de la base de la sección (Figura 11) y se ubica dentro del HST; esta intercalado entre facies heterolíticas de tipo lenticular continua y presenta forma elipsoidal con un eje máximo de 150 m y un espesor de 1,5 m en su parte más potente. Las ostras se disponen verticales y se encuentran

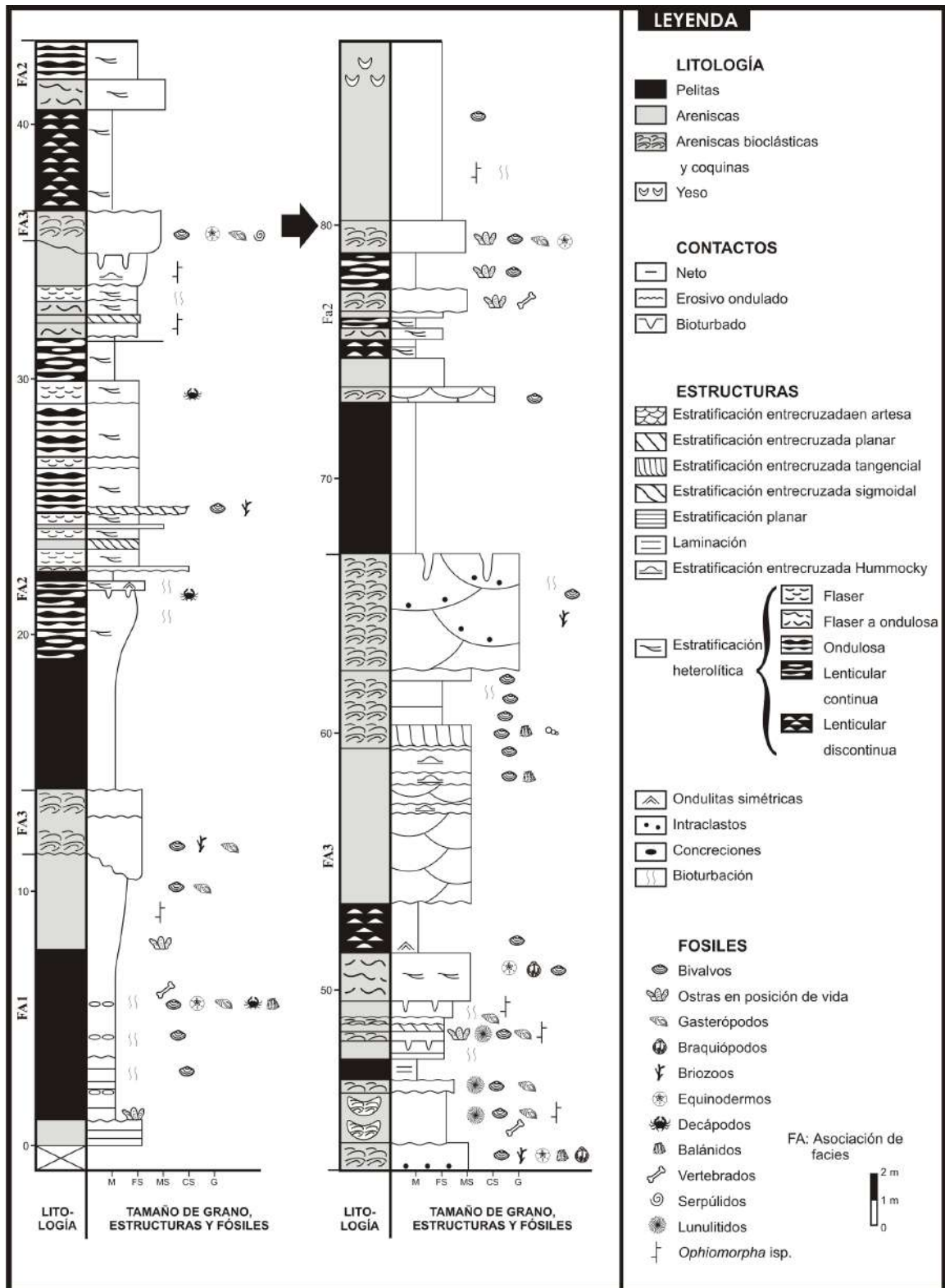


Figura 11. Perfil estratigráfico de detalle de la Formación Puerto Madryn (Modificado de Casadío *et al.*, 2005). La flecha indica la ubicación del arrecife

estudiado.

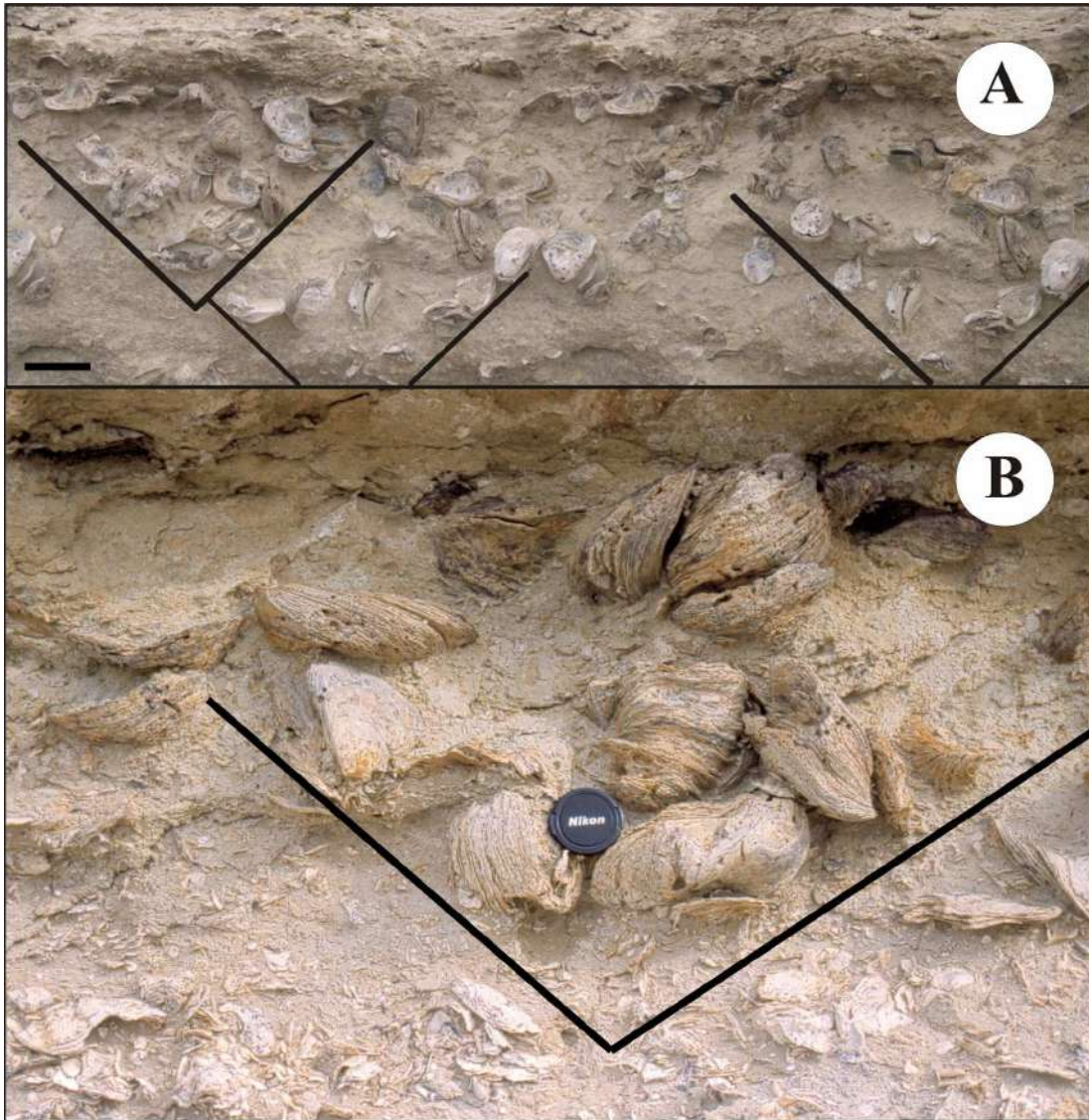


Figura 12. A) Disposición de las ostras en conos invertidos. B) Detalle de los conos (la barra del extremo inferior izquierdo de la foto superior mide 20 cm).

adheridas unas a otras formando conos invertidos que se unen hacia el techo (Figura 12). La matriz es de arenisca fina a fangolita. Se reconocieron 18 generaciones de ostras en la parte central del arrecife (Figura 13).



Figura 13. Fotos del arrecife de “*Ostrea*” patagonica donde pueden observarse las ostras en posición de vida y la disposición de las diferentes generaciones.

Perfil A (Figura 14)

□ 0 - 0,30 m. Arenisca media a gruesa con intraclastos pelíticos y abundantes fragmentos de conchillas de ostras y balánidos. El contacto superior es neto y plano, la geometría es tabular. El grado de empaquetamiento es bajo (aprox. 25%), la selección por tamaño de las conchillas es pobre; en general se encuentran horizontales, concordantes con la estratificación y con la concavidad hacia abajo. Las conchillas están

totalmente desarticuladas, fragmentadas y presentan un grado elevado de abrasión. Los niveles de encostramiento y disolución son muy bajos y la bioerosión sobre estos fragmentos es de media a alta. El tipo de concentración es sedimentológica, entre acumulada y resedimentada. Además de balánidos indeterminados hay valvas de “*Ostrea patagonica*” y “*Ostrea alvarezii*”, todas las especies registradas eran bentónicas suspensívoras. Respecto al espectro de edades hay tanto ejemplares juveniles como adultos.

□ 0,30 - 3,00 m. Capa de pelitas con lentes de arenisca fina (lentiforme discontinua), geometría tabular, el carácter heterolítico de esta facies disminuye hacia arriba haciéndose más pelítico. No se observaron microfósiles. El contacto superior es bioturbado. En el tramo superior del nivel se observaron tubos rellenos por sedimentos de la capa suprayacente asignados a *Thalassinoides* isp.

□ 3,30 - 3,45 m Arenisca fina, el contacto superior es erosivo. Se observaron braquiópodos, balánidos, gasterópodos y valvas desarticuladas de ostras; estas últimas son más abundantes que el resto de los microfósiles. Las valvas correspondientes a ostras adultas se encuentran concordantes con el plano mientras que las más pequeñas no muestran una orientación preferente; la mayoría de las valvas se encuentran con la convexidad hacia abajo

La geometría del estrato es tabular, el empaquetamiento bajo (25%) y la selección por tamaño de las valvas es moderada. La desarticulación y fragmentación de los fósiles es muy elevada, el nivel de encostramiento y bioerosión son bajos, la abrasión media y no presentan disolución. El tipo de concentración es sedimentológica acumulada.

□ 3,45 - 3,75 m. Concentración biogénica de ostras y escasos balánidos, geometría tabular, la matriz del arrecife es arena fina a media. El contacto inferior es erosivo. La mayoría de las ostras se encuentran articuladas y en posición de vida, hay una alta selección por tamaño (ejemplares adultos) el empaquetamiento es denso (55%). La desarticulación, fragmentación, encostramiento, disolución, abrasión y remoción son bajas a nulas y la bioerosión baja a moderada. Se reconocieron cuatro generaciones de ostras.



Figura 14. Perfil A (S42° 35' 37.4", W64° 15' 13.7")

Perfil B (Figura 15)

□ 0 - 2,6 m. Pelitas con intercalaciones de areniscas finas, la laminación es del tipo lentiforme discontinua. En la parte superior se observan túneles de 3 cm de diámetro rellenos por areniscas gruesas que se asignaron a *Thalassinoides isp.*, el contacto con la capa superior es irregular.

□ 2,6 - 3,6 m. Concentración biogénica de "*Ostrea patagonica*", la matriz es arena fina, localmente la geometría es tabular; predominan los ejemplares de "*Ostrea alvarezii*", *Aequipecten paranensis* y balánidos indeterminados. La mayor parte de los ejemplares de "*Ostrea patagonica*" son adultos y se encuentran en posición de vida, se reconocieron 13 generaciones.

En un área de 1m² en un corte vertical se contaron 56 ejemplares de "*Ostrea alvarezii*" y 124 de "*Ostrea patagonica*". Del lugar donde se realizó el conteo se tomaron 12 muestras, una de cada generación excepto de la 5°. La muestra 13 corresponde a ejemplares que no estaban *in situ*, se la tomó para observar las trazas porque los ejemplares en posición de vida se encontraban mal preservados.

Se realizaron tres cuadrículas de 50×50cm en las que se registró la orientación del margen ventral de 55 ejemplares de "*Ostrea patagonica*" en posición de vida (Anexo 9).



Figura 15. Perfil B (S42°35'37'', W64°15'14.3'')

Perfil C (Figura 18)

□ 0 - 0,40 m. Pelitas con lentes de arenisca fina, estratificación heterolítica lenticular discontinua.

□ 0,40 - 0,90 m. Estratificación heterolítica ondulosa de areniscas finas a medias y pelitas (predominan las areniscas), en el techo hay ondulitas simétricas. En este nivel hay ejemplares adultos desarticulados de “*Ostrea*” *patagonica*. Ambos contactos son ondulosos.

□ 0,90 - 1,50 m. Pelitas con areniscas subordinadas, estratificación heterolítica lentiforme continua (Figura 16). Los contactos superior e inferior son ondulosos.

□ 1,50 - 1,55 m. Areniscas finas con ondulitas simétricas en el techo.

□ 1,55 - 1,35 m. Pelitas con intercalaciones de areniscas hacia el techo, la estratificación es lentiforme continua y se hace ondulosa hacia el techo (Figura 17).



Figura 16 Estratificación lentiforme continua.



Figura 17. En esta foto puede observarse la disminución del carácter heterolítico hacia el techo del nivel (la barra de referencia tiene 5 cm).

□ 1,35 - 2,85 m. Areniscas con laminación flaser y ondulosa, en el techo se reconocen ondulitas simétricas.

□ 2,85 - 3,25. Pelitas con lentes de areniscas, se reconoce laminación lentiforme discontinua.

□ 3,25 - 4,75 m. Concentración biogénica de ostras. Predominan los ejemplares de "*Ostrea patagonica*", la matriz es arena fina, localmente la geometría es tabular. Se identificaron entre 17 y 18 generaciones de ostras, se tomaron muestras de cada

generación. En un área de 1m² se contaron 134 ejemplares de “*Ostrea*” *patagonica* y 5 de “*Ostrea*” *alvarezii*.

□ 4,75 - 7,75. Areniscas finas con laminación, se observa bioturbación abundante consistente en tubos verticales a subverticales.

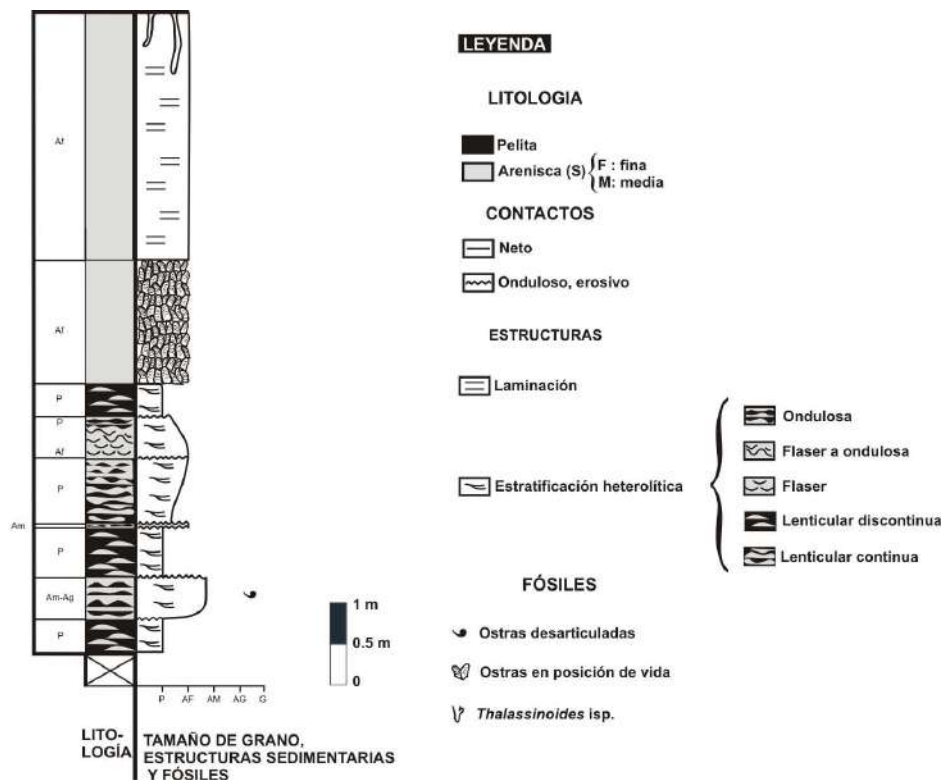


Figura 18. Perfil C (S42°35'36.8", W64°15'15").

Perfil F (Figura 19).

□ 0 - 2,00 m. Arenisca fina con intercalaciones continuas de pelitas, laminación ondulosa.

□ 2,00 - 3,50 m. Concentración biogénica de ostras. Los ejemplares de “*Ostrea*” *patagonica* presentan mayor tamaño que en los perfiles anteriores, están en posición de vida o con las valvas apenas dislocadas y son mayormente adultos.

Se registra la presencia de escasos ejemplares de “*Ostrea*” *alvarezii*. Hay niveles más arenosos donde las ostras están más dispersas. En la base de la capa se

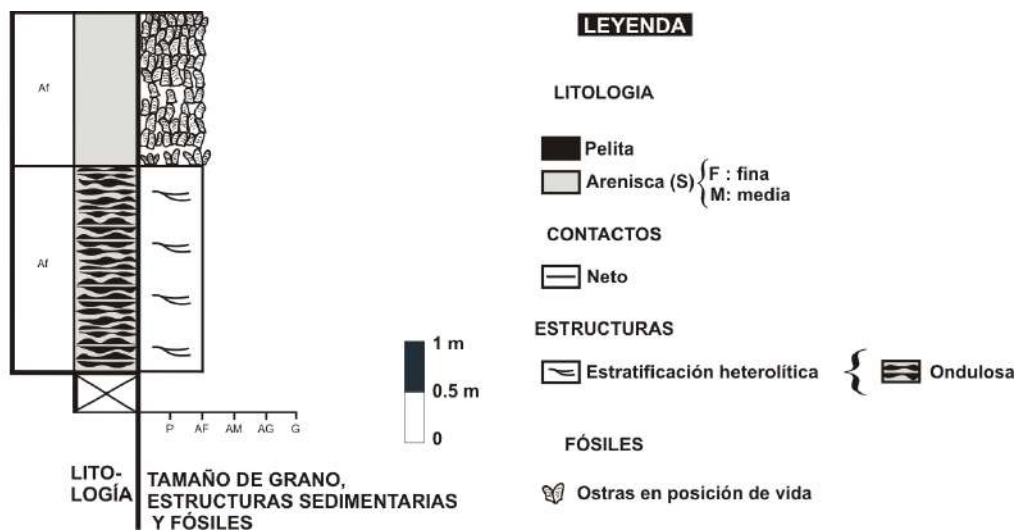


Figura 19. Perfil F (S42°35'35.9", W64°15'14.8").

observan grupos aislados de ostras articuladas, la distancia entre ellos es de 40 y 50 cm; hacia el techo, estos grupos se unen incrementando el empaquetamiento. En este nivel se reconocieron 16-17 generaciones de ostras y se tomaron muestras de cada generación.

Perfil E (Figura 20).

□ 0 -1,50 m. Pelitas macizas.

. □ 1,50 - 1,90 m. Arrecife de "*Ostrea patagonica*", se reconocen cuatro generaciones, los ejemplares son, en su mayoría, adultos, todos articulados. También hay ejemplares juveniles articulados de "*Ostrea alvarezii*".

En un área de 1,6 m², en planta, se registraron 13 ejemplares adultos y 4 juveniles de "*Ostrea patagonica*" en posición de vida, asimismo se reconocieron 3 ejemplares adultos de "*Ostrea alvarezii*" también en posición de vida. Se midió la orientación del margen ventral de 34 ejemplares adultos de "*Ostrea patagonica*" en posición de vida (Anexo 9).

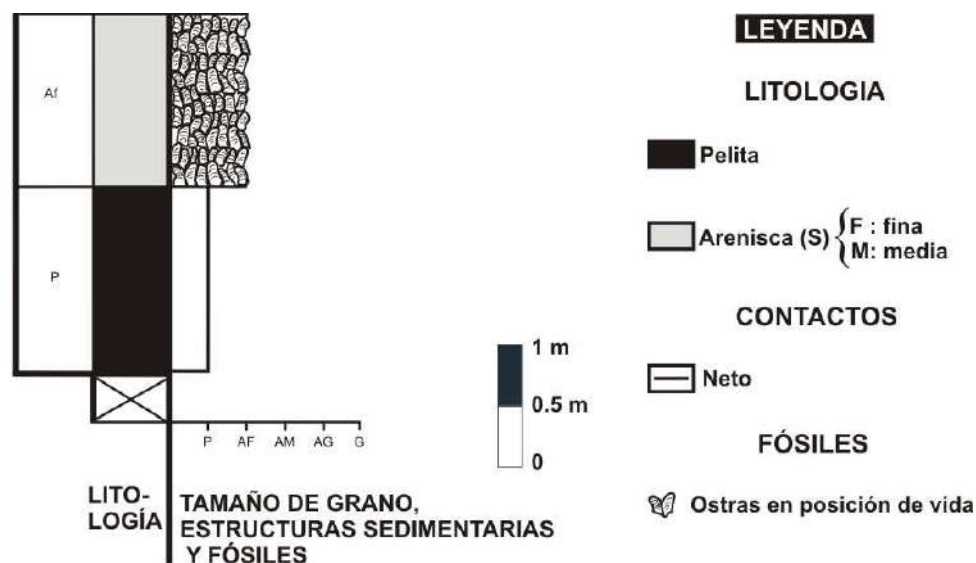


Figura 20. Perfil E (S42°35'34.7", W64°15'14.5")

Perfil D (Figura 22).

- 0 – 0,30 m. Arenisca fina maciza
- 0,30 – 0,70 m. Pelitas con lentes de arenisca media con estratificación lentiforme discontinua.
- 0,70 - 2,20 m. Pelitas laminadas
- 2,20 - 3,00 m. Arenisca media a gruesa, con restos de moluscos (“*Ostrea patagonica*”, pectínidos, balánidos y braquiópodos, estos últimos están, mayormente, articulados, pero no en posición de vida), los contactos son netos, la geometría de la capa es tabular, el empaquetamiento es del 25%. Los bioclastos se presentan en forma de concentración sedimentológica (acumulado), no está seleccionado por tamaño, las valvas son concordantes con la estratificación, se encuentran mayormente, con la convexidad hacia arriba, las ostras están desarticuladas, presentan un grado de encostramiento medio a moderado, la abrasión y bioerosión es moderada, bajo grado de disolución. Se reconocieron tubos asignados a *Thalassinoides* isp. (Figura 21). En abundancia relativa dominan los braquiópodos y en general hay un amplio espectro de edades.



Figura 21. *Thalassinoides* isp.

□ 3,00 – 3,10 m. Arrecife de “*Ostrea*” *patagonica*. Los contactos son netos y la matriz es arenisca media. Las ostras están en posición de vida, hay algunos ejemplares de “*Ostrea*” *alvarezii* desarticulados, pectínidos articulados y muy escasos braquiópodos desarticulados. Solo se reconoció una generación de ostras.

□ 3,10 – 4,60 m. Pelitas con arenisca fina, estratificación lentiforme continua.

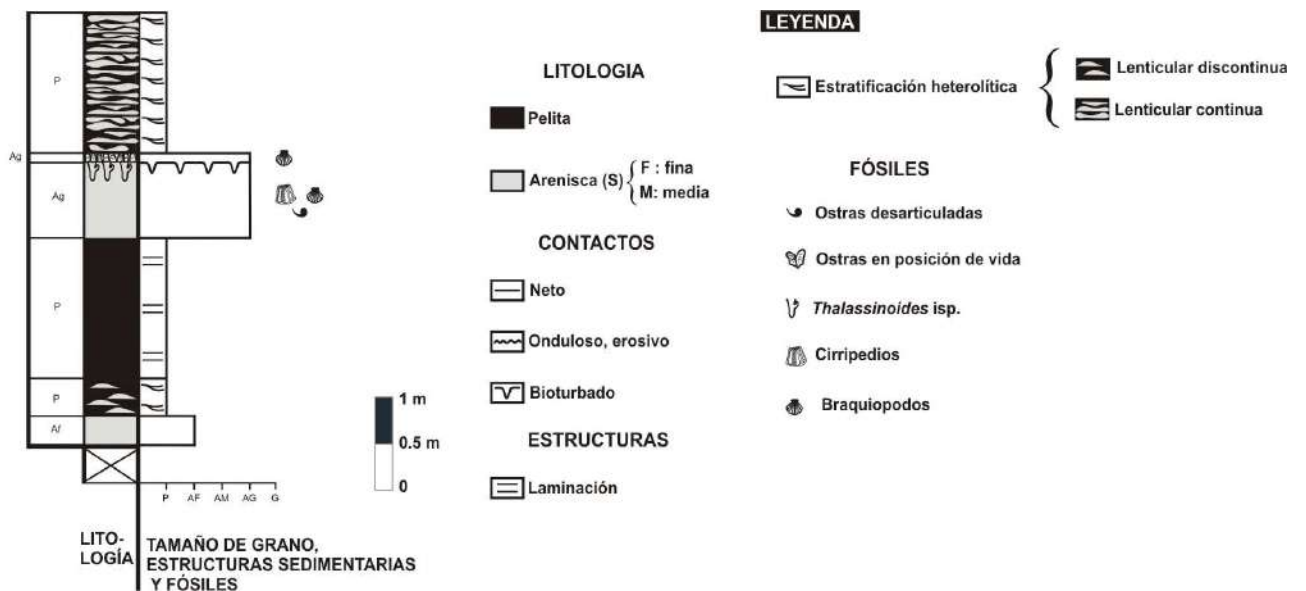


Figura 22. Perfil D (S42°35'33.4", W64°18'15.8").

5.2. Comunidad asociada al arrecife de “*Ostrea*” *patagonica*.

Entre los organismos perforantes que se reconocieron en los ejemplares de “*Ostrea*” *patagonica* coleccionados en el arrecife de Puerto Pirámide se encuentran:

Hongos: estos organismos producen perforaciones sobre sustratos carbonáticos (Mao Che *et al.*, 1996). Los hongos endolíticos muestran un amplio rango batimétrico que va desde la zona intermareal a batial, sin embargo son más frecuentes en los ambientes supramareales e intermareales.

En las valvas de “*Ostrea*” *patagonica* se reconoció una traza atribuida a hongos perforantes que consiste en sistemas de perforaciones irregulares (Figura 23).

Al analizar todas las muestras del arrecife de la Formación Puerto Madryn los hongos perforantes se encuentran presentes en el 24% de las valvas izquierdas y en el 16% de las derechas.

Algas: las microperforaciones producidas por las algas son, en algunos casos, buenos indicadores paleobatimétricos debido a que el límite de profundidad para la existencia de algas depende de la penetración de la luz (Gatrall y Golubic, 1970; Bernard-Dumanois y Delance, 1983; Akpan y Farrow, 1984; Tudhope y Risk, 1985; Mayoral, 1988; Kiene *et al.*, 1995; Radtke *et al.*, 1996, 1997; Vogel *et al.*, 1996; Gektidis, 1997). Las perforaciones algales están restringidas a la zona fótica, la cual está definida biológicamente por la máxima profundidad de crecimiento de *Ostreobium* (Akpan y Farrow, 1985)

La estructura bioerosiva atribuida a algas registrada en los ejemplares de “*Ostrea*” *patagonica* es *Clionolithes?* isp. (Figura 23). Esta traza consiste en surcos radiales e irregulares que comienzan en una cavidad central poco profunda con bordes poco definidos. Los surcos se van haciendo menos profundos hacia la parte distal y se bifurcan en forma de Y. La mayoría de las perforaciones atribuidas a algas muestran un alto grado de meteorización, lo que dificulta su identificación taxonómica y su reconocimiento en la secuencia de colonización.

En el arrecife de la Formación Puerto Madryn *Clionolithes?* isp. se encuentra presente solo en el 1% de las valvas izquierdas.

Poliquetos: la existencia de poliquetos en las valvas de “*Ostrea*” *patagonica* se encuentra evidenciada por la presencia de *Maeandropolydora* isp. (Figura 23). Esta traza consiste en redes de túneles complejos con más de una entrada y paralelos a las capas que constituyen la conchilla. *Maeandropolydora* isp. es producida por poliquetos anélidos de varias familias (Bromley, 1994). Las especies de *Polydora* viven en cavidades con forma de U cuya longitud máxima es de 80 mm y cuyo diámetro varia entre 1,0 mm a 1,5 mm, los dos extremos de la perforación se extienden por debajo del sustrato. Las paredes de la perforación están compuestas por mucus y partículas de arena finas. El mecanismo por el cual perforan los poliquetos se conoce en forma parcial Van Der Pers, (1978), Blake y Evans (1973) propusieron tres mecanismos en *Polydora*: (1) químico: mediante el cual glándulas especiales secretan soluciones ácidas que disuelven el sustrato; (2) mecánico: mediante el raspado del sustrato y (3) combinación de ambos mecanismos.

De todas las muestras provenientes de la Formación Puerto Madryn *Maeandropolydora* isp. se encuentra presente en el 54% de las valvas izquierdas y en el 70% de las valvas derechas; esta traza muestra preferencia por la superficie externa de las valvas. En el 52% de las valvas derechas y en el 33% de las valvas izquierdas se registró la presencia de *Maeandropolydora* isp. en el sector G de la superficie externa de las valvas.

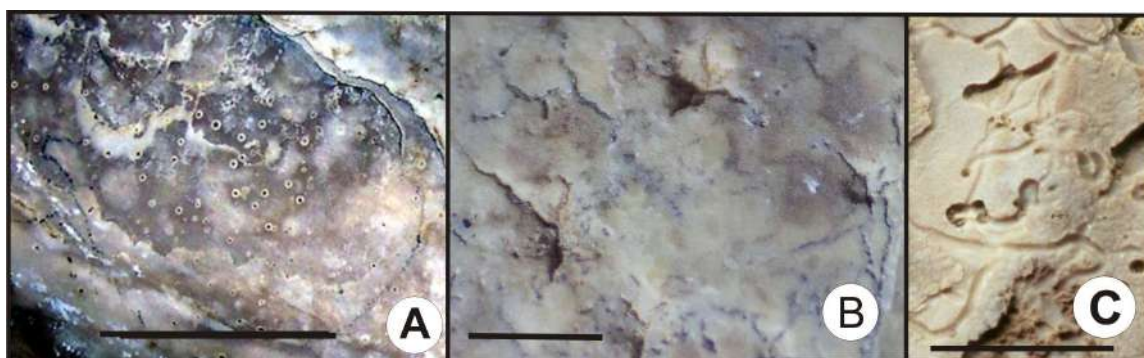


Figura 23. Trazas sobre la superficie de las ostras. (A) trazas atribuidas a hongos perforantes. (B) Trazas atribuidas a algas (*Clionolithes?* isp.). (C) Trazas de poliquetos asignadas a *Maeandropolydora* isp. Barras de escala: 1cm.

Bivalvos: la evidencia de bivalvos perforantes generalmente se encuentra restringida a las estructuras bioerosivas. *Gastrochaenolithes* isp. es interpretada como una traza de morada o vivienda producida por bivalvos perforantes. Detalles de la forma de la apertura, presencia o ausencia de un “cuello” entre la apertura y la cámara principal y la forma en sección transversal permiten diferenciar varias icnoespecies de *Gastrochaenolithes*. En algunos casos estas trazas contienen preservado el cuerpo fósil de su productor (Figura 24). En la mayoría de las valvas de “*Ostrea*” *patagonica* se reconocieron perforaciones alargadas de apertura estrecha, esta traza es asignada a *Gastrochaenolithes torpedo*, Kelly y Bromley, 1984.

Considerando todas las valvas provenientes de la Formación Puerto Madryn *Gastrochaenolithes torpedo* se encuentra presente en el 41% de las valvas izquierdas y 52% de las derechas. Esta traza muestra preferencia por la superficie externa. El bivalvo productor de *Gastrochaenolithes torpedo* en esta Formación es *Lithophaga* sp. (Figura 24).

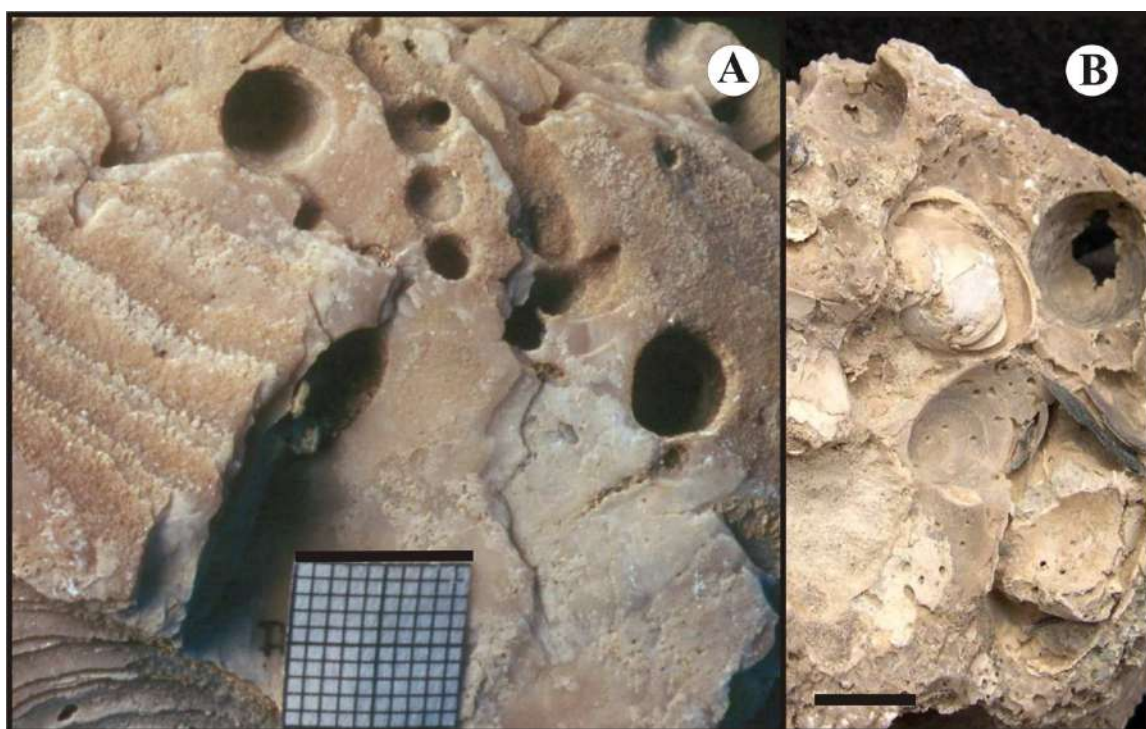


Figura 24. (A) Perforaciones de bivalvos asignadas a *Gastrochaenolithes torpedo*, (B) *Lithophaga* sp. Barra de referencia: 1 cm.

Eponjas: las trazas realizadas por esponjas reconocidas en "*Ostrea*" *patagonica* son asignadas a *Entobia* isp. (Figura 25). La traza constituye una red de túneles con cámaras y aperturas circulares de tamaño variable y se encuentran espaciadas a intervalos regulares.

En todas las muestras tomadas del arrecife de la Formación Puerto Madryn, *Entobia* isp. se encuentra presente en el 77% de las valvas izquierdas y en el 86% de las derechas; *Entobia* isp. muestra preferencia por la superficie externa de las valvas.

El 78% de las valvas derechas y el 75% de las izquierdas presentan trazas de esponjas en el sector G de la superficie externa de las valvas.

Gasterópodos: los organismos vágiles son importantes componentes de los arrecifes de ostras. Estos incluyen residentes permanentes que se adhieren o se mueven por la superficie de las ostras, por ejemplo quitones y gasterópodos, y visitantes temporales como peces. Estos organismos producen, durante su alimentación, una molienda o raspado superficial del sustrato. El resultado de esa actividad genera trazas fósiles delicadas que tienen, en general, poco potencial de preservación; debido a eso, la evidencia de la presencia de estos organismos en las comunidades fósiles es reducida comparada con la de los organismos incrustantes y perforantes.

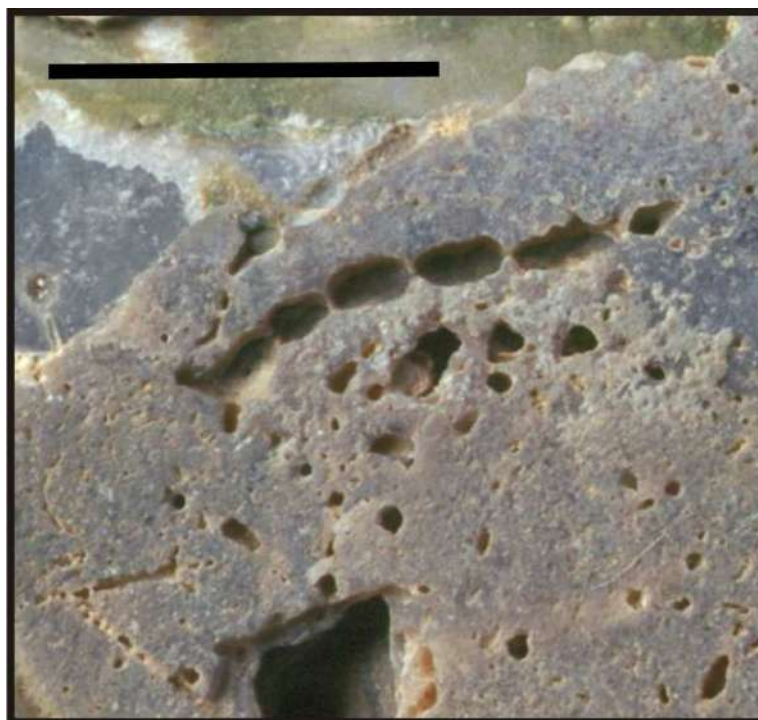


Figura 25. *Entobia* isp. Barra de escala: 1cm

La actividad de pastoreo de quitones y gasterópodos remueve la superficie de rocas y material esquelético carbonático. Los microbios contenidos dentro de ese material constituyen la principal fuente de alimento de esos moluscos. *Radulichnus* isp. es una traza producida por la rádula de los gasterópodos (Figura 26).



Figura 26. *Radulichnus* isp. Barra de escala: 0,5 cm.

Al considerar todas las muestras provenientes de la Formación Puerto Madryn *Radulichnus* isp. se encuentra en 4% de las valvas izquierdas y en el 5% de las derechas.

5.2.1. Estadísticas Descriptivas

5.2.1.1. Diferencias entre las superficies externa e interna (anexos 6, 7 y 8).

Generación 1

Todas las valvas estudiadas que provienen de la generación 1 (n= 10) exhiben entre dos y tres icnotaxones sobre la superficie externa (tanto de las valvas derechas como izquierdas), el 80% de las valvas presentan 2 icnotaxones en la superficie externa y el 20% tres icnotaxones (Figura 27a y Figura 28a). En el caso de las superficies externas de las valvas izquierdas el 50% de los ejemplares presentaron 2 icnotaxones y

el otro 50% tres, mientras que en el caso de la superficie externa de las valvas derechas es más común la presencia de dos icnotaxones (83% de las valvas). Si consideramos las superficies internas el 40% de las valvas no presentan trazas, el resto de las valvas presentan, en igual porcentaje, uno, dos y tres icnotaxones. Sobre la superficie interna de las valvas derechas el número de icnotaxones varía entre cero y tres, siendo los números más comunes dos y tres, presentes en el 33% de las valvas en cada caso (Figura 28a). Respecto a las valvas izquierdas en el 75% de las muestras no se observó la presencia de trazas en la superficie interna.

Generación 2

En el caso de las ostras provenientes de la generación 2 todos los ejemplares (n=12) presentan más de un taxón sobre su superficie externa, mientras que el 67% de las mismas no presentan trazas sobre su superficie interna (Figura 27a). En esta generación el número de icnotaxones sobre la superficie externa de las valvas derechas varía, en igual proporción, entre dos y tres (Figura 28a). En la superficie externa de las valvas izquierdas el número de icnotaxones presentes varía, al igual que en las derechas, entre dos y tres, siendo tres el número más habitual (83% de las valvas). La mayor parte de las muestras provenientes de esta generación no presentaron trazas sobre la superficie interna (67% de las valvas). Sobre la superficie interna de las valvas derechas en la mayoría de los casos no se observaron trazas (83% de las valvas). El número de icnotaxones presentes en la superficie interna de las valvas izquierdas varió entre cero y dos, siendo cero el número más frecuente (50% de las valvas).

Generación 3

Sobre la superficie externa de los ejemplares provenientes de la generación 3 (n=11) se observó la presencia de entre dos y cuatro icnotaxones, siendo tres el número más común (55% de las valvas, Figura 28a). Sobre la superficie externa de las valvas derechas se observaron entre dos y cuatro icnotaxones, siendo dos el número que predomina (50% de las valvas). En la mayor parte de las valvas izquierdas se reconoció la presencia de dos icnotaxones sobre su superficie externa (80% de las valvas). La mayor parte de las valvas provenientes de esta generación mostraron ausencia de trazas

sobre su superficie interna (64% de las valvas), en las muestras que portaban trazas sobre esa superficie el número de icnotaxones más común es uno (27% de las valvas). Respecto a las valvas derechas el 50% no presenta trazas en su superficie interna, mientras que en las valvas izquierdas el 80% no presenta trazas sobre su superficie interna (Figura 28a).

Generación 4

En el caso de las valvas correspondientes a la generación 4 (n=8) todas presentan al menos un taxón sobre su superficie externa; el número total de icnotaxones sobre esta superficie varía entre uno y tres, siendo tres el más frecuente (50% de las valvas, Figura 28a). En la superficie externa de las valvas derechas se observaron entre dos y tres icnotaxones, el número más común fue tres (67% de las valvas); mientras en la superficie externa de las valvas izquierdas el número de icnotaxones varía entre uno y tres, siendo dos y tres los números más comunes con igual porcentaje de ocurrencia (40% de las valvas, Figura 28a). Considerando la superficie interna de las ostras provenientes de esta generación, el 63% de las valvas no presentan epibiontes en tanto que el resto de las valvas presenta tres icnotaxones sobre la superficie interna.

Generación 5

El 83% de las valvas estudiadas de la generación 5 (n=6) presentan dos icnotaxones sobre su superficie externa, el resto de las valvas tres icnotaxones sobre esa superficie (Figura 27a). En el caso de las valvas derechas, el 75% presentó dos icnotaxones sobre la superficie externa; la totalidad de las valvas izquierdas presentaron dos icnotaxones sobre la superficie externa (Figura 28a). Considerando la superficie interna de las valvas provenientes de esta generación, se observó sobre ella entre cero y dos icnotaxones, el 50% de las valvas no presentaron trazas sobre la superficie interna. El número de icnotaxones sobre la superficie interna de las valvas derechas varió, en igual proporción, entre cero y uno (figura 27a). El 50% de las valvas izquierdas presentaron dos icnotaxones sobre su superficie interna, el otro 50% no presentó trazas (Figura 28a).

Generación 6

Como ocurre en la generación 4, todas las valvas provenientes de la generación 6 (n=9) presentaron al menos un taxón sobre su superficie externa (Figura 27a); el número de icnotaxones sobre esa superficie varió entre uno y cuatro siendo tres el número más reiterado (56% de las valvas). El 75% de las valvas derechas mostraron tres icnotaxones sobre su superficie externa, el resto de las valvas presentaron dos. El número de icnotaxones predominante en la superficie externa de las valvas izquierdas fue tres (40% de las valvas), luego se observaron, en igual proporción, uno, dos y cuatro icnotaxones (Figura 28a). Sobre la superficie interna de las valvas de esta generación el número de icnotaxones varió entre cero y tres, en el 44% de las valvas no se registró la presencia de epibiontes sobre esa superficie (Figura 27a). En el 50% de las valvas derechas se observaron dos icnotaxones sobre la superficie interna, el resto no presentó trazas sobre esa superficie. El 40% de las valvas izquierdas no presentaron epibiontes sobre su superficie interna, el resto de las valvas presentó, en igual proporción, uno, dos y tres icnotaxones sobre esa superficie (Figura 28a).

Generación 7

Al igual que en las generaciones 4 y 6, en todas las ostras provenientes de la generación 7 (n=9) se registró al menos un taxón sobre la superficie externa de las mismas. El número de icnotaxones registrados sobre el exterior de las valvas provenientes de esta generación varió entre uno y tres, siendo uno y dos los números más frecuentes en igual porcentaje (44% de las valvas, Figura 28a). Todas las valvas derechas presentaron dos icnotaxones sobre su superficie externa; el 67% de las valvas izquierdas presentaron solo un taxón sobre su superficie externa. En la superficie interior de las valvas de esta generación se observaron entre cero y dos icnotaxones, siendo cero y uno los números más comunes con el 44% de las valvas en cada caso. El 67% de las valvas derechas mostró un taxón sobre su superficie interna y en el resto de las valvas no se observó la presencia de epibiontes sobre esa superficie (Figura 28a). El número más común de icnotaxones sobre la superficie interna de las valvas izquierdas es cero (50% de las valvas).

Generación 8

De manera análoga a las generaciones 4, 6 y 7, todas las valvas provenientes de la generación 8 (n=12) mostraron al menos un taxón sobre su superficie externa (Figura 27a); el número de icnotaxones varió entre uno y cuatro siendo dos el número más frecuente (58% de las valvas). El 43% de las valvas derechas presentan dos icnotaxones sobre su superficie externa, el 80% de las valvas izquierdas presenta el mismo número de icnotaxones sobre la superficie externa y el resto de las valvas izquierdas, tres (Figura 28a). En la superficie interna de los ejemplares provenientes de esta generación se registraron entre dos y ningún taxón, en el 42% de las valvas no se registro la presencia de trazas (Figura 27a). El número de icnotaxones sobre la superficie interna de las valvas derechas varió entre cero y dos, el número predominante fue uno (43% de las valvas); en el 60% de las valvas izquierdas se registraron dos icnotaxones sobre su superficie interna, en el resto de las valvas no se observaron trazas sobre esa superficie (Figura 28a).

Generación 9

En las valvas provenientes de la generación 9 (n=9) el número de icnotaxones establecidos sobre la superficie externa varía entre uno (56%) y dos (44%) (Figura 27b). El 75% de las valvas derechas presentaron dos icnotaxones sobre su superficie externa, mientras en el 80% de las valvas izquierdas se registró la presencia de solo un taxón en su superficie externa (Figura 28b). En esta generación el número de icnotaxones registrados sobre la superficie interna de las valvas varía entre cero y tres, siendo cero el número más frecuente (56%, Figura 27b). En la superficie interna de las valvas derechas se observaron, en igual proporción, cero y dos icnotaxones. En las valvas izquierdas se registraron cero, uno y tres icnotaxones sobre la superficie interna, en la mayor parte de las valvas no se registró ningún taxón (60%, Figura 28b).

Generación 10

El número de icnotaxones registrados en la superficie exterior de las valvas provenientes de la generación 10 (n=12) varía entre uno y tres, siendo dos el número más común (58%) (Figura 27b). Todas las valvas derechas presentaron dos icnotaxones

sobre su superficie externa. La mayor parte de las valvas izquierdas presentaron tres icnotaxones sobre su superficie externa (57%) (Figura 28b). En el 50% de las valvas de esta generación se registró la presencia de un taxón sobre su superficie interna, en el otro 50% no se observó la presencia de epibiontes (Figura 28b). El 80% de las valvas derechas presentó solo un taxón sobre su superficie interna mientras que el 71% de las valvas izquierdas no presentaron epibiontes sobre esa superficie (Figura 29).

Generación 11

En la superficie externa de todas las valvas provenientes de la generación 11 (n=10) se registró al menos un taxón, el número de epibiontes varía entre uno y cuatro, siendo dos y tres los números más frecuentes (40% de las valvas cada número, Figura 28b). En el 60% de las valvas derechas se registraron tres icnotaxones sobre su superficie exterior, en el resto de las valvas se registraron uno y dos icnotaxones en igual proporción (20%). El número más frecuente registrado en la superficie externa de las valvas izquierdas fue dos (60% de las valvas, Figura 29). El número de icnotaxones sobre la superficie interna varió entre cero y tres, siendo dos el número más frecuente (50% de las valvas); el 20% de las valvas no presentaron epibiontes (Figura 28b).

Generación 12

Las ostras de la generación 12 (n=8) presentaron, en su superficie externa, entre uno y cuatro icnotaxones; el número dos es el más frecuente (50%). Sobre la superficie externa de las valvas derechas el número de icnotaxones varió entre uno y tres, siendo dos el más frecuente (50% de las valvas). Sobre la superficie externa de las valvas izquierdas se registraron uno, dos y cuatro icnotaxones, el número de icnotaxones más frecuente fue dos (50% de las valvas) (Figura 29). Respecto a la superficie interna de las valvas de esta generación, el número de icnotaxones registrado varió entre cero y tres, el número que se registró con más frecuencia es el cero, en el 38% de las valvas no se registró la presencia de epibiontes (Figura 28). En la superficie interna de las valvas derechas se registraron entre cero y dos icnotaxones, en el 50% de las valvas derechas no se registraron trazas sobre su superficie interna. En la superficie interna de las valvas izquierdas se registraron cero, uno y tres icnotaxones, el número más común fue el tres

(50% de las valvas) (Figura 29).

Generación 13

En la superficie externa de todas las valvas de la generación 13 (n=14) se reconocieron más de un taxón, el número de icnotaxones registrados varía de dos a cuatro y tres es el número más habitual (50% de las valvas) (Figura 28b). Sobre la superficie externa de las valvas derechas se observó la presencia de dos y tres icnotaxones, el número más reiterado fue el dos (67% de las valvas). Las valvas izquierdas presentaron entre dos y cuatro icnotaxones sobre su superficie externa, siendo tres el número más frecuente (63% de las valvas) (Figura 29). En la superficie interna de las valvas de esta generación se registraron entre cero y dos icnotaxones, siendo dos el número más común (43% de las valvas) (Figura 28b). Sobre la superficie interna de las valvas derechas se registraron, en igual proporción, cero, uno y dos icnotaxones (33% de las valvas en cada caso). En la superficie interna de las valvas izquierdas se registraron cero, uno y dos icnotaxones, el número más común fue dos (50% de las valvas) (Figura 29).

Generación 14

En todas las valvas procedentes de la generación 14 (n=6) se registraron al menos un taxón sobre su superficie externa, se registraron entre uno y tres icnotaxones con igual frecuencia (33% de las valvas) (Figura 28b). En la superficie externa de las valvas derechas se registraron entre dos y tres icnotaxones, siendo dos el número más frecuente (67% de las valvas). En el caso de las valvas izquierdas se registraron uno y tres icnotaxones sobre su superficie externa, uno es el número más común (37% de las valvas) (Figura 29). Sobre la superficie interna de las valvas de esta generación se registraron cero y dos icnotaxones, el 67% de las valvas no presentaron epibiontes sobre esa superficie, este porcentaje se repite tanto en las valvas derechas como en las izquierdas (Figuras 28b y 29).

Generación 15

Sobre la superficie externa de todas las valvas que representan la generación 15

(n=6) se registró al menos un taxón, el número de icnotaxones registrados en la superficie externa de las valvas varía entre uno y tres, dos es el número más común (50% de las valvas) (Figura 28b). En la superficie externa de las valvas derechas se registraron, en igual medida, dos y tres icnotaxones. Las superficies externas de las valvas izquierdas presentan uno y dos icnotaxones en igual proporción (Figura 29). El 83% de las valvas de esta generación no presentan epibiontes sobre su superficie interna, el resto de las valvas presentan un taxón sobre esa superficie. Mientras la mitad de las valvas derechas no presentan trazas sobre su superficie interna ninguna valva izquierda presenta trazas sobre esa superficie (Figuras 28b y 29).

Generación 16

El número de icnotaxones presentes en la superficie externa de las valvas que representan la generación 16 (n=5) varía entre uno y tres, siendo dos el número más frecuente (60% de las valvas) (Figura 28b). En la superficie externa de las valvas derechas se registraron, en igual medida, entre uno y tres icnotaxones. En la superficie externa de todas las valvas izquierdas se registraron dos icnotaxones (Figura 29). El 60% de las valvas de esta generación no presentaron epibiontes en su superficie interna, en el resto de las valvas se registró un taxón en esa superficie (Figura 28b).

Generación 17

Todas las valvas estudiadas de la generación 17 (n=3) presentaron más de dos icnotaxones sobre su superficie externa, se registraron entre dos y cuatro icnotaxones en igual proporción (Figura 28b). Sobre la superficie externa de las valvas derechas se registraron, en igual medida, dos y tres icnotaxones; en la superficie externa de todas las valvas izquierdas de esta generación se registraron cuatro icnotaxones (Figura 29). En el 67% de las valvas de esta generación se registraron dos icnotaxones sobre la superficie interna, en el resto de las valvas no se encontraron epibiontes sobre esa superficie. En el 50% de las valvas derechas no se hallaron trazas sobre su superficie interna, en el 50% restante se registró la presencia de dos icnotaxones. En todas las valvas izquierdas se registraron dos icnotaxones sobre su superficie interna (Figura 29).

Generación 18

En el 60% de las valvas pertenecientes a la generación 18 (n=5) se registraron dos icnotaxones sobre su superficie externa, en el 40% restante se registraron tres (Figura 28b). En el 67% de las valvas derechas se registraron dos icnotaxones sobre la superficie externa, en las valvas izquierdas se registraron, en igual proporción, dos y tres icnotaxones sobre esa superficie. Los números de icnotaxones registrados sobre la superficie interna de las valvas de esta generación fueron cero, dos y tres; los dos últimos números se registraron en igual proporción (20% de las valvas) (Figura 29). En el 60% de las valvas no se registró la presencia de epibiontes sobre la superficie interna de las mismas.

Sobre la superficie externa de todas las valvas de las generaciones 1, 2, 3, 5, 13, 17 y 18 se registraron más de un taxón; en el resto de las generaciones se registró al menos uno (Figura 28).

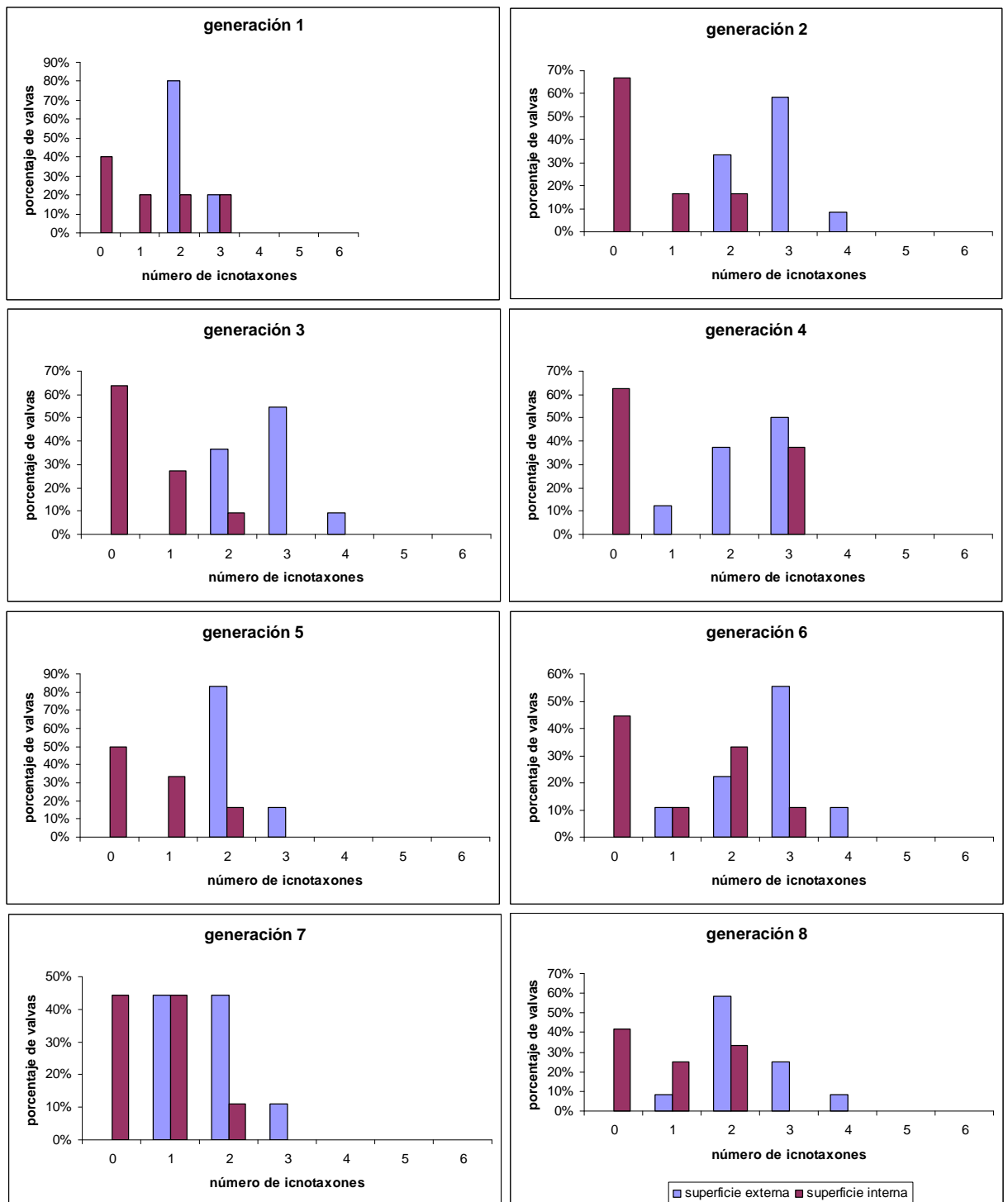


Figura 27a. Porcentaje de valvas de “*Ostrea*” patagonica que presentan entre 0 y 4 icnotaxones sobre la superficie interna y externa de las valvas de las generaciones 1 a 8.

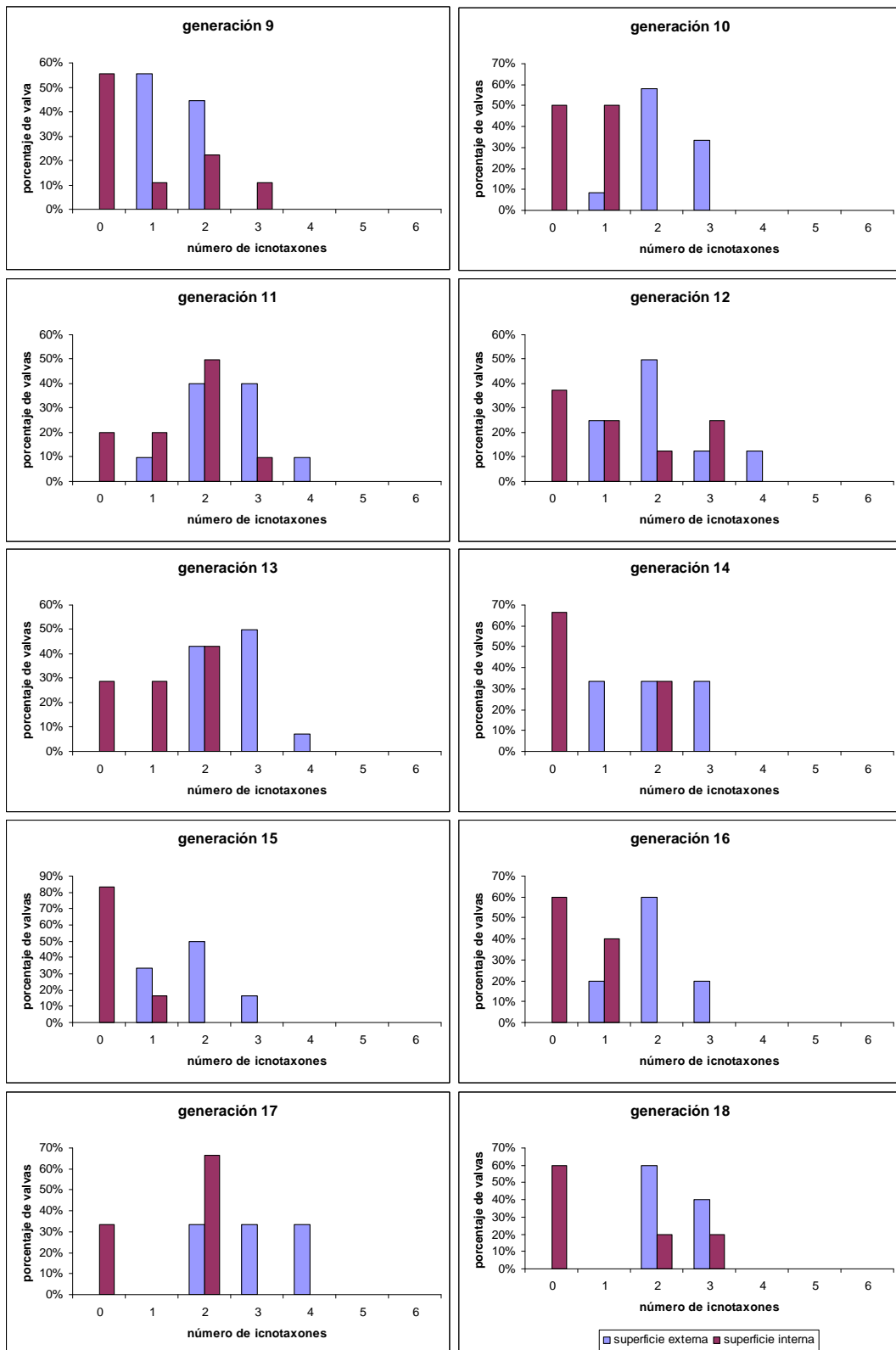


Figura 27b. Porcentaje de valvas de “*Ostrea*” patagonica que presentan entre 0 y 4

icnotaxones sobre la superficie interna y externa de las valvas de las generaciones 9 a

18.

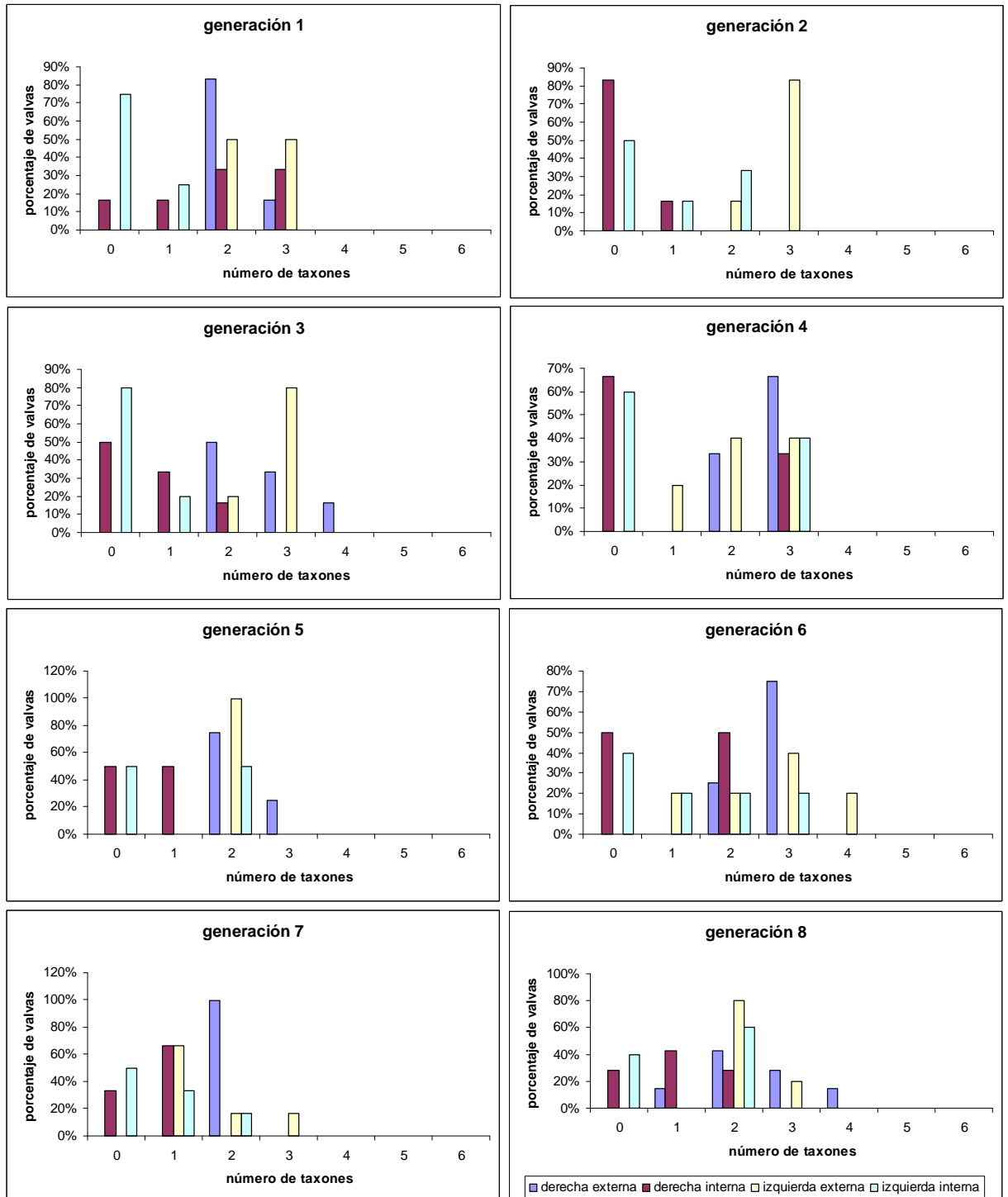


Figura 28a. Porcentaje de valvas de “*Ostrea*” patagonica que presentan entre 0 y 4 icnotaxones sobre la superficie interna y externa de las valvas derechas e izquierdas de

las generaciones 1 a 8.

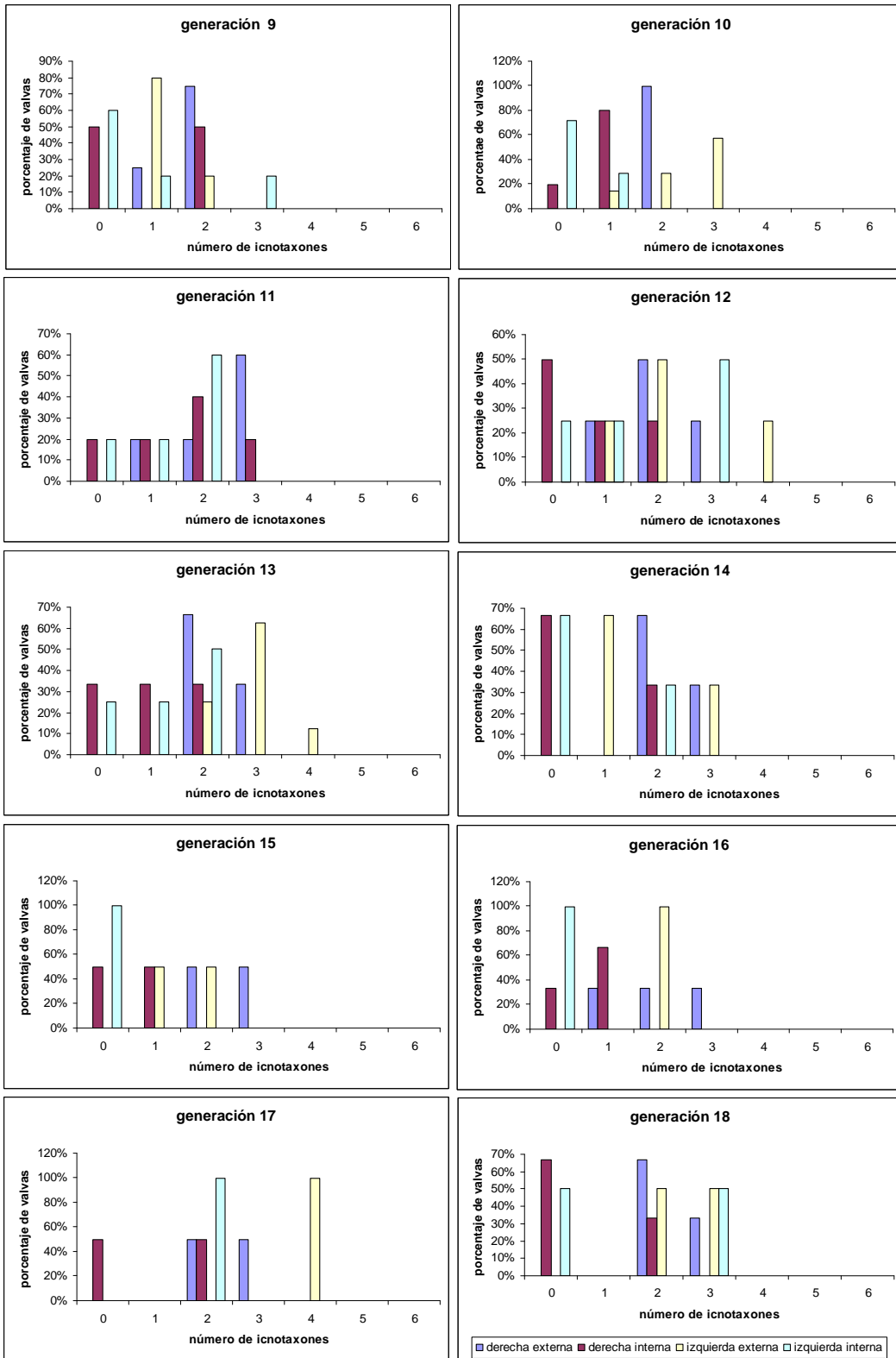


Figura 28a. Porcentaje de valvas de “*Ostrea*” patagonica que presentan entre 0 y 4 sobre la superficie interna y externa de las valvas derechas e izquierdas de las generaciones 9 a 18.

Generaciones	Superficie	<i>Maeandropolydora</i> isp.	<i>Gastrochaenolithes</i> isp.	<i>Entobia</i> isp.	Trazas asignadas a hongos	<i>Radulichnus</i> isp.	<i>Clionolithes</i> isp.
1	Der.	0,3428 0,5582	0,3428 0,5582	1,0909 0,2963	1,0909 0,2963		
	Izq.	0,5353 0,4652	4,7999 0,0284 superficie de preferencia exterior	8,0000 0,0047 superficie de preferencia exterior	1,1428 0,2850		
2	Der.	5,9999 0,143 superficie de preferencia exterior	8,5714 0,0034 superficie de preferencia exterior	8,5714 0,0034 superficie de preferencia exterior	1,0909 0,2963		1,0053 0,3160
	Izq.	3,0857 0,0789	11,9999 0,0005 superficie de preferencia exterior	3,9999 0,04565 superficie de preferencia exterior	1,1428 0,2850		
3	Der.	8,5714 0,0034 superficie de preferencia exterior	3,0857 0,0790	6,0000 0,0143 superficie de preferencia exterior	$1,5708 \cdot 10^{-18}$ 1		
	Izq.	6,6667 0,0098 superficie de preferencia exterior	6,6667 0,0098 superficie de preferencia exterior		10,0000 0,0016		
4	Der.	6,0000 0,0143	1,2000 0,2733	3,0000 0,0834	$1,2708 \cdot 10^{-18}$ 1	1,2000 0,2733	

superficie de preferencia

		exterior					
	Izq.	3,6000 0,0578	1,1111 0,2918	4,2857 0,0384 superficie de preferencia exterior	2,5000 0,1138	1,1111 0,2918	
5	Der.	4,8000 0,0284 superficie de preferencia exterior	6,0000 0,0143 superficie de preferencia exterior	0,5333 0,4652			
	Izq.	4,0000 0,0455 superficie de preferencia exterior		1,3333 0,2482	1,3333 0,2482		
6	Der.	4,8000 0,0284 superficie de preferencia exterior	4,8000 0,0284 superficie de preferencia exterior	2,6666 0,1025	1,1428 0,2850		
	Izq.	1,6667 0,1967	1,9428 0,1633	1,0000 0,3173	1,1111 0,2918		
7	Der.		4,0000 0,0455 superficie de preferencia exterior	1,2000 0,2733			
	Izq.	$1,2708 \cdot 10^{-18}$ 1		4,0000 0,0455			
8	Der.	2,5714 0,1088	7,7778 0,0053 superficie de preferencia exterior	1,4000 0,2367	$1,2708 \cdot 10^{-18}$ 1		
	Izq.	0,4000 0,5271	1,6667 0,1967	4,2857 0,0384	1,1111 0,2918		
9	Der.	$1,2708 \cdot 10^{-18}$ 1	0,5333 0,4652	4,8000 0,0284 superficie de preferencia exterior	1,1428 0,2850		
	Izq.		1,1111 0,2918	4,2857 0,0384 superficie de preferencia			

				exterior			
10	Der.	1,6667 0,1967	2,5000 0,1138	4,6667 0,0307 superficie de preferencia exterior	1,1111 0,2918		
	Izq.	5,6000 0,0180	7,7778 0,0053 superficie de preferencia exterior	7,7778 0,0053 superficie de preferencia exterior			
11	Der.	0,4762 0,4901	4,2857 0,0384 superficie de preferencia exterior	4,2857 0,0384 superficie de preferencia exterior	1,1111 0,2918	1,1111 0,2918	1,1111 0,2918
	Izq.	1,6667 0,1967	1,6667 0,1967	4,2857 0,0384 superficie de preferencia exterior	$1,2708 \cdot 10^{-18}$ 1	1,1111 0,2918	
12	Der.	2,6667 0,1025	0,5333 0,4652	4,8000 0,0284 superficie de preferencia exterior		1,1111 0,2918	
	Izq.	0,5333 0,4652	1,1428 0,2850	2,6667 0,1025	$1,2708 \cdot 10^{-18}$ 1	2,6667 0,1025	
13	Der.	1,5000 0,22067	4,0000 0,0455 superficie de preferencia exterior	6,0000 0,0143 superficie de preferencia exterior	1,0909 0,2963		
	Izq.	1,0909 0,2963	1,3333 0,2482	5,3333 0,0209 superficie de preferencia exterior	5,3333 0,0209 superficie de preferencia exterior		
14	Der.	6,0000 0,0143 superficie de preferencia exterior		3,0000 0,0833	1,2000 0,2733	4,2000 0,2733	
	Izq.	$1,2708 \cdot 10^{-18}$ 1	1,2000 0,2733	3,0000 0,0833			
15	Der.	4,0000	1,3333	$1,2708 \cdot 10^{-18}$			

		0,0455 superficie de preferencia exterior	0,2482	1			
	Izq.	2,6667 0,1025	1,1428 0,2850	4,8000 0,0284			
16	Der.	3,0000 0,0833	1,2000 0,2733	6,0000 0,0143 superficie de preferencia exterior	3,0000 0,0833		
	Izq.	1,3333 0,2482		4,0000 0,0455 superficie de preferencia exterior	1,3333 0,2482		
17	Der.	1,3333 0,2482	1,3333 0,2482	1,3333 0,2482			
	Izq.	2,0000 0,1573	2,0000 0,1573				
18	Der.	0,6667 0,4142	3,0000 0,0833	6,0000 0,0143 superficie de preferencia exterior	1,2000 0,2733		
	Izq.	1,3333 0,2482	1,3333 0,2482	1,3333 0,2482	1,3333 0,2482		
TODAS LAS MUEST RAS	Der.				7,0844 0,0078 Superficie de preferencia interior	2,6367 0,1044	1,0053 0,3160
	Izq.				0,0413 0,8390	2,0930 0,1480	

Tabla 1. Prueba Chi Cuadrado para establecer diferencias en la distribución de organismos incrustantes y perforantes en el interior y exterior de las valvas izquierda y derecha de cada ostra para cada generación. El número superior en cada celda indica el valor de Chi cuadrado y el inferior el valor de p. Los números en negrita son valores estadísticamente significantes ($p < 0,05$) e indican que la frecuencia de organismos no está distribuida al azar.

En todas las generaciones se registró la presencia de valvas que no portaban epibiontes en su superficie interna (Figura 28).

La mayoría de las valvas de casi todas las generaciones presentan dos icnotaxones sobre su superficie externa (Figura 30).

Al probar estadísticamente, con un test de independencia Chi cuadrado, la hipótesis de que la frecuencia de organismos no está distribuida al azar en las superficies externa e interna de cada valva en cada generación se concluye que *Maeandropolydora* isp., *Entobia* isp., *Gastrochaenolithes* isp. y los hongos perforantes muestran preferencia por la superficie

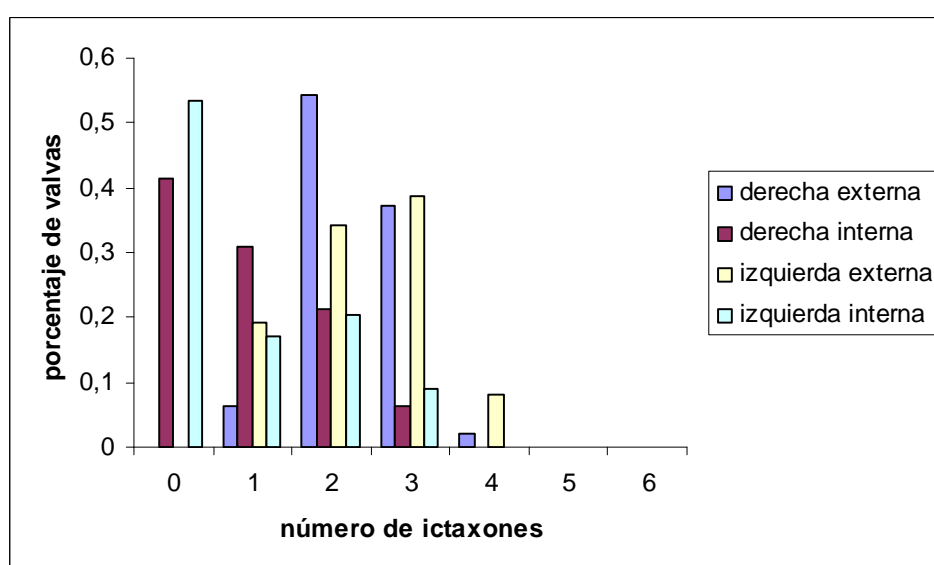


Figura 29. Porcentaje de valvas de “*Ostrea*” patagonica que presentan entre 0 y 4 icnotaxones sobre la superficie interna y externa de las valvas derechas e izquierdas.

externa de las valvas (Tabla 1). En ninguna de las generaciones algún taxón muestra preferencia por la superficie interna. Como es de esperar, al analizar las valvas izquierdas y derechas de cada generación, sin distinguir el o los icnotaxones presentes, se puede observar que en la mayoría de las generaciones los organismos colonizan con preferencia la superficie externa tanto en valvas izquierdas como derechas.

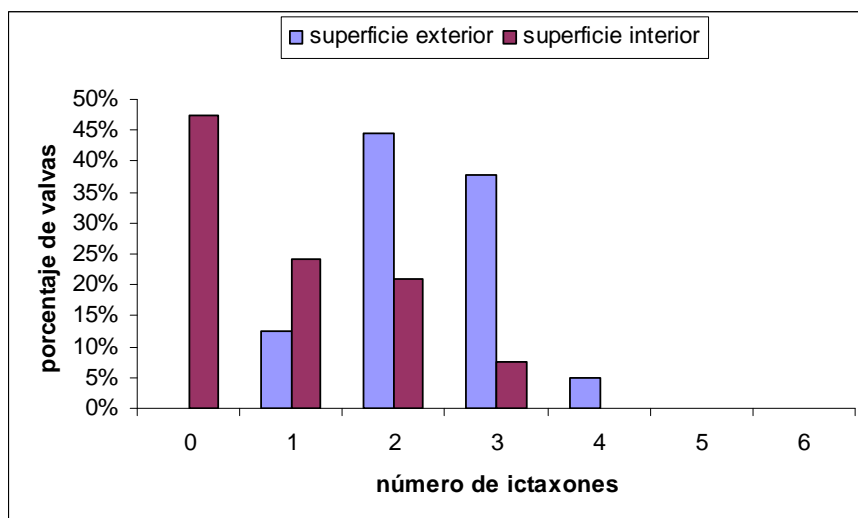


Figura 30. Porcentaje de valvas de “*Ostrea*” patagonica que presentan entre 0 y 4 ictotaxones sobre la superficie interna y externa de las valvas.

Generaciones	<i>Maeandropolydora</i> isp.	<i>Gastrochaenolithes</i> isp.	<i>Entobia</i> isp.	Trazas asignadas a hongos	<i>Radulichnus</i> isp.	<i>Clionolithes</i> isp.
1 n=10	1,2698 0,2598	0,6249 0,4292	0,1042 0,7469			
2 n=12	4,3368.1 0 ⁻¹⁴ 1,0000	1,0909 0,2963		2,4000 0,1213		
3 n=11	0,9167 0,3383	0,0204 0,8865		0,9107 0,3383		
4 n=8	0,6857 0,4076	0,6857 0,4076		0,6857 0,4076	0,1778 0,6733	
5 N=6	2,0999 0,1473	2,9999 0,0833	0,6000 0,4386	2,4000 0,1213		

6 N=9	0,8999 0,3428	0,0321 0,8577	0,8999 0,3428	0,0321 0,8577		
7 N=9	0,5625 0,4532	3,5999 0,0578				
8 n=12	0,1714 0,6755	0,1714 0,6755	0,7792 0,3774	0,0971 0,7553		
9 N=9	0,0899 0,7642	0,8999 0,3428		1,4062 0,2357		
10 n=12	0,1143 0,7353	1,1853 0,276		1,5273 0,2165		1,5273 0,2165
11 n=10	0,4762 0,4901	4,33.10 ⁻¹⁴ 1,0000		3,5999 0,0578	4,33.10-14 1,0000	
12 N=8	0,53333 0,4652	0,53333 0,4652		2,6667 0,1025	0,5333 0,4652	
13 N=14	1,4359 0,2308	0,2187 0,6399		4,6667 0,0307 valva de preferencia izquierda		
14 N=6	2,9999 0,832	1,1999 0,2733		1,1999 0,2733	1,2000 0,2733	
15 N=5	1,4999 0,2207	0,3749 0,5403	2,4000 0,1213			
16 N=5	0,1388 0,7094	0,8333 0,3613		0,1389 0,7094		
17 N=3		0,7500 0,3865	2,9999 0,0833			

18 N=5	0,8333 0,3613	0,1389 0,7094	0,1389 0,7097			
Todas las muestras n=182	2,0989 0,1447	0,4802 0,4883	0,2755 0,5997	3,9342 0,0473 Valva de preferencia izquierda	0,0579 0,8098	0,9413 0,3319

Tabla 2. Prueba Chi Cuadrado para establecer diferencias en la distribución de organismos incrustantes y perforantes en las valvas izquierda y derecha de cada ostra para cada generación. El número superior en cada celda indica el valor de Chi cuadrado y el inferior el valor de p. Los números en negrita son valores estadísticamente significantes ($p < 0,05$) e indican que la frecuencia de organismos no está distribuida al azar. n=número de valvas estudiadas.

Al emplear el mismo test en todas las muestras tomadas en el arrecife (es decir, sin diferenciar por generaciones, pero si por traza) no se observó que las trazas más frecuentes (*Maeandropolydora* isp., *Gastrochaenolithes* isp. y *Entobia* isp.) muestren preferencia por alguna de las superficies de las valvas (Tabla 1). En el caso de los hongos perforantes se observó preferencia por la superficie interna de las valvas.

Del total de las valvas izquierdas el 77% presentan trazas en la superficie externa, y el 35% en la interna, el 88% de las valvas derechas presentan trazas sobre la superficie externa y el 51% en la superficie interna.

5.2.1.2. Diferencias entre las valvas derechas e izquierdas.

Se empleó el test de independencia Chi cuadrado para evaluar la hipótesis de que la frecuencia de organismos no esta distribuida al azar en las valvas derechas e izquierdas en cada generación. Al realizar el test diferenciando, en cada generación, la traza u organismo productor se encontró que, solo en la generación 13, p es menor que el valor de significancia (0,05) lo que indica que los hongos prefieren la valva izquierda en esta generación (Tabla 2).

Cuando se trabaja con todas las muestras colectadas y se diferencian las trazas, en el caso de los hongos se observa una preferencia por la valva izquierda, el resto de las trazas no muestran preferencia por alguna de las valvas.

5.2.1.3. Diferencias entre los sectores de las valvas.

Se realizaron test de independencia Chi cuadrado para probar la hipótesis de que organismos no están distribuidos al azar en los diferentes sectores de las superficies de cada valva.

Solo en las muestras correspondientes a la generaciones 3, 7, 10, 11 y 13 se observaron preferencias de un icnotaxón en particular por algún sector de la valva.

En la generación 3 se encontró que *Maeandropolydora* isp. y *Entobia* isp. muestran preferencia por el sector G de la superficie externa de las valvas derechas (Tabla 3).

En la generación 7 *Gastrochaenolithes* isp. se encuentra preferentemente en el sector G de la superficie externa de las valvas derechas (Tabla 3) mientras que en la generación 10 lo hacen en el sector G de la superficie externa de las valvas izquierdas (Tabla 3).

En la generación 11 *Maeandropolydora* isp. muestra una preferencia por el sector CD de la superficie interna de la valva derecha (Tabla 3).

En la generación 13 *Maeandropolydora* isp. y *Entobia* isp. muestran una preferencia por el sector CD de la superficie interna de la valva izquierda (Tabla 3).

En la superficie externa de la valva derecha *Maeandropolydora* isp. y *Entobia* isp. ocupan principalmente el área G, en la superficie interna de la valva izquierda estos icnotaxones muestran predilección por el área CD. *Maeandropolydora* isp. ocupa con preferencia el sector CD de la superficie interna de la valva derecha.

Gastrochaenolithes isp. muestra preferencia por el sector G de la superficie externa de la valva izquierda.

Al analizar los datos de las muestras de cada generación sin diferenciar por traza se observó en la generación 1 y 11 una preferencia por el sector CD de la superficie interior de la valva derecha y, en la generación 13, una preferencia por el mismo sector de la superficie interna de las valvas izquierdas.

Al considerar todas las muestras tomadas en el arrecife, sin diferenciar las generaciones, pudo observarse que *Maeandropolydora* isp., en la superficie externa de

las

Generaciones	valva y superficie	<i>Maeandropolydora</i> isp.	<i>Gastrochaenolithes</i> isp.	<i>Entobia</i> isp.	Trazas asignadas a hongos	<i>Radulichnus</i> isp.	<i>Clionolithes</i> isp.
1	Valva derecha externa	5,2500 0,5122	3,8889 0,6917	5,2500 0,5121			
	Valva derecha interna	3,8888 0,6917	4,3077 0,6351	11,5862 0,0719	6,1463 0,4070		
	Valva izquierda externa	3,3333 0,5037	4,3750 0,3576	4,2105 0,3783			
	Valva izquierda interna				3,4286 0,6342		
2	Valva derecha externa	4,8000 0,5697	12,0555 0,0607	5,2500 0,5122			
	Valva derecha interna			6,1463 0,470			
	Valva izquierda externa	4,4318 0,3507	6,1364 0,1891	4,1379 0,3877	4,1379 0,3877		
	Valva izquierda interna	5,1428 0,3987		3,9484 0,5569	5,1428 0,3987		
3	Valva derecha externa	12,6000 0,0498 sector de preferencia G	11,7353 0,0681	12,6000 0,0498 sector de preferencia G	4,3077 0,6351		
	Valva derecha interna		6,1463 0,4070	11,0,26 0,0868	6,1463 0,470		
	Valva izquierda	3,6593 0,4540	5,0000 0,2873	3,2609 0,5151			

	externa						
	Valva izquierda interna	5,1724 0,3952					
4	Valva derecha externa	3,4545 0,7500	6,3000 0,3904	4,6667 0,5872	3,7059 0,7164		
	Valva derecha interna			6,300 0,3904	6,000 0,3904	5,5263 0,4783	
	Valva izquierda externa	5,7692 0,2170	5,0000 0,2873	6,0606 0,1947			
	Valva izquierda interna	5,1724 0,3952		3,3333 0,6487	2,3077 0,8051	5,1724 0,3952	
5	Valva derecha externa	5,9893 0,4244	3,0000 0,8089	1,7968 0,9374			
	Valva derecha interna			4,0000 0,6767			
	Valva izquierda externa	8,9444.10 ⁻⁵ 1,000					
	Valva izquierda interna			4,7999 0,4407	4,9999 0,4159		
6	Valva derecha externa	2,6667 0,8493	6,2222 0,3987	3,8930 0,6911			
	Valva derecha interna	6,2222 0,3988		5,3846 0,4955	6,2222 0,3988		
	Valva izquierda externa	1,1905 0,8797	9,000 0,06110	1,1905 0,8797	4,1667 0,3839		
	Valva izquierda interna	4,2858 0,5090	5,1724 0,3952	5,4545 0,3629			
7	Valva derecha externa		14,4670 0,0248 sector de preferencia G	4,6667 0,5872			
	Valva			8,0294			

	derecha interna			0,2359			
	Valva izquierda externa	3,2143 0,5226	2,2222 0,6949	6,9231 0,1400			
	Valva izquierda interna	3,2727 0,6580		2,2499 0,8136			
8	Valva derecha externa	7,9713 0,2402	6,4915 0,3704	0,9280 0,9882	6,125 0,4093		
	Valva derecha interna	5,3454 0,50003		5,1722 0,5219	5,2128 0,5168		
	Valva izquierda externa	5,2631 0,2613	8,4559 0,0762	3,2609 0,5151			
	Valva izquierda interna	4,2727 0,5108	5,1724 0,3952	2,3077 0,8051	5,1724 0,3952		
9	Valva derecha externa	3,5000 0,7440	4,4800 0,6120	3,9298 0,6862			
	Valva derecha interna	6,2222 0,3988	6,2222 0,3988	2,4347 0,8757	5,3846 0,4955		
	Valva izquierda externa	4,1667 0,3839		3,2609 0,5151			
	Valva izquierda interna	4,2857 0,5090	5,1724 0,3952	7,7778 0,1689			
10	Valva derecha externa	1,4957 0,9598	7,3387 0,2906	3,3871 0,7589			
	Valva derecha interna	6,1764 0,4037		6,1764 0,4037	6,1764 0,4037		5,3030 0,50558
	Valva izquierda externa	4,8276 0,30054	11,068 0,0258 sector de preferencia G	3,9516 0,4126			
	Valva izquierda interna			10,1219 0,0718			

11	Valva derecha externa	5,3030 0,5056	10,0000 0,1246	4,375 0,6261			
	Valva derecha interna	15,2419 0,0184 sector de preferencia CD	6,1765 0,4037	5,6000 0,4694	6,1765 0,4037	4,3750 0,3231	5,303 0,5056
	Valva izquierda externa	6,0661 0,1947	5,1587 0,2714	3,2609 0,5151	4,1667 0,3839		
	Valva izquierda interna	5,1724 0,3952	4,2857 0,5090	5,7692 0,3293	4,2857 0,5090	4,2857 0,5090	
12	Valva derecha externa	7,5833 0,2702	7,5833 0,2702	5,9893 0,4244			
	Valva derecha interna		6,2222 0,3988	4,4800 0,6120		5,3846 0,4955	
	Valva izquierda externa	8,0000 0,0916	4,2105 0,3783	3,3333 0,5037	3,3333 0,5037		
	Valva izquierda interna	4,3636 0,4983		6,0000 0,3062	4,3636 0,4983	5,2857 0,3820	
13	Valva derecha externa	3,9529 0,6830	5,4486 0,4877	5,3333 0,5018	5,2500 0,5122		
	Valva derecha interna	5,4486 0,4877		7,1842 0,3041			
	Valva izquierda externa	8,0251 0,0907	8,0000 0,0916	7,7419 0,1015	2,7706 0,5969		
	Valva izquierda interna	12,0000 0,0348 sector de preferencia CD	6,6667 0,2466	17,1907 0,0041 sector de preferencia CD	4,1739 0,5246		
14	Valva derecha externa	12,0000 0,0620		7,9333 0,2430	6,3000 0,3904		
	Valva derecha interna			6,3000 0,3904		3,7059 0,7164	

	Valva izquierda externa	4,2857 0,3687	4,2857 0,3687	3,4615 0,4837			
	Valva izquierda interna	5,2941 0,3810		5,2941 0,3810			
15	valva derecha externa	11,0303 0,0874	5,0909 0,5322	4,2000 0,6496			
	valva derecha interna			6,4615 0,3735			
	valva izquierda externa	2,3529 0,6711	4,2105 0,3783	3,3333 0,5037			
	Valva izquierda interna						
16	Valva derecha externa	4,6667 0,5872	6,3000 0,3904	9,6923 0,1382			
	Valva derecha interna				4,6667 0,5872		
	Valva izquierda externa	4,4444 0,3492		5,8333 0,2119	4,4444 0,3492		
	Valva izquierda interna						
17	Valva derecha externa	4,0000 0,6767	6,4615 0,3735	4,2000 0,6496			
	Valva derecha interna	5,8333 0,4421					
	Valva izquierda externa	5,0000 0,2873	5,0000 0,2873		5,0000 0,2873		
	Valva izquierda interna			6,000 0,3062	6,000 0,3062		
18	Valva derecha externa	6,0000 0,4232	4,6667 0,5872	3,7059 0,7164			
	Valva	6,3000			5,5263		

	derecha interna	0,3904			0,4783		
	Valva izquierda externa	4,0000 0,4060		2,8571 0,5820	2,8571 0,5820		
	Valva izquierda interna	5,4545 0,3629	5,4545 0,3629	4,8000 0,4408			
TODAS LAS MUESTRAS	Valva derecha externa		37,8241 $1,21 \cdot 10^{-6}$	20,55512 0,0022 sector de preferencia G	2,7885 0,8421		
	Valva derecha interna	39,0228 $7,08 \cdot 10^{-7}$	5,4833 0,4835	33,9979 $6,76 \cdot 10^{-6}$	19,0774 0,0040 sector de preferencia CD	3,2255 0,7800	5,0152 0,5418
	Valva izquierda externa	18,6771 0,0009 sector de preferencia G		11,4389 0,0220 sector de preferencia G	3,1579 0,5317		
	Valva izquierda interna	29,9356 $1,52 \cdot 10^{-5}$	14,1618 0,0146 sector de preferencia H	12,5004 $1,97 \cdot 10^{-5}$	13,9296 0,0161 sectores de preferencia EF y B	7,6731 0,1452	

Tabla 3. Prueba Chi Cuadrado para establecer diferencias en la distribución de organismos incrustantes y perforantes en cada sector del interior y exterior de las valvas derechas e izquierdas. El número superior en cada celda indica el valor de Chi cuadrado y el inferior el valor de p. Los números en negrita son valores estadísticamente significantes ($p < 0,05$) e indican que la frecuencia de organismos no está distribuida al azar en los diferentes sectores. n=número de valvas estudiadas.

valvas izquierdas muestra preferencia por el sector G. *Gastrochaenolithes* isp. mostró preferencia por el sector H de la superficie interna de las valvas izquierdas. En el caso de las esponjas se observó preferencia por el sector G de la superficie externa de las valvas derechas e izquierdas. Los hongos exhibieron preferencia por el sector CD de la superficie interna de la valva derecha y por los sectores EF y B de la superficie interna de las valvas izquierdas (Tabla 3).

5.2.2. Diferencias entre las generaciones

Al estudiar los datos provenientes de las diferentes generaciones puede observarse que las diferencias de diversidad y abundancia entre las generaciones son muy sutiles y poco claras (Figuras 31a y 31b).

5.2.3. Comparación de las comunidades asociadas a “*Ostrea*” *patagonica* y *Crassostrea? hatcheri*.

Los datos obtenidos del estudio del arrecife de “*Ostrea*” *patagonica* fueron comparados con los obtenidos por Parras y Casadío (2006) para arrecifes y acumulaciones sedimentarias de *Crassostrea? hatcheri* presentes en las formaciones Centinela (Oligoceno Tardío-Mioceno Temprano) y San Julián (Oligoceno Tardío).

En la figura 32 puede observarse la presencia y abundancia relativa de cada traza en los arrecifes de las tres formaciones. Se registra una mayor diversidad en los arrecifes del Oligoceno Tardío – Mioceno Temprano. Las diferencias en la biodiversidad de las comunidades provenientes de las tres formaciones radican en que en la de la Formación Puerto Madryn se registró la presencia de seis icnotaxones mientras que, en las de las Formaciones Centinela y San Julián, Parras y Casadío (2006) registraron la presencia de 14 icnotaxones. En el arrecife de la Formación Puerto Madryn se registró la presencia de hongos perforantes, algas perforantes, esponjas, poliquetos, bivalvos perforantes y gasterópodos, mientras que en las valvas provenientes de las formaciones Centinela y San Julián, Parras y Casadío (2006) observaron, además de las ya nombradas, trazas asignadas a briozoos perforantes e incrustantes, algas coralinas, serpúlidos, ostras, braquiópodos, forónidos y balánidos. Con respecto a *Gastrochaenolithes* isp., si bien se encuentra en las tres formaciones la diferencia esta marcada por los bivalvos productores de la traza que corresponden a diferentes taxones. En los arrecifes del Oligoceno Superior-Mioceno Inferior son dominantes los bivalvos perforantes *Hiatella* sp. y *Pholadidea patagonica*, mientras que en el arrecife del Mioceno Superior es *Lithophaga* sp.

Con la abundancia relativa se realizó un análisis de cluster para determinar las diferencias que muestran las comunidades de las tres formaciones.

En la figura 33 podemos observar que el análisis revela diferencias entre los tres arrecifes en función de la abundancia relativa de los icnotaxones. Pueden observarse con claridad dos grupos distintivos, por un lado el correspondiente a la Formación Centinela y por otro los de las formaciones Puerto Madryn y San Julián. El 56% de las valvas del arrecife de la Formación Puerto Madryn presentan *Gastrochaenolithes* isp., esta traza también se encuentra presente en el 14% de las valvas provenientes de la Formación San Julián y en el 70% de las valvas de la Formación Centinela. *Entobia* isp. se encuentra presente en el 98% de las valvas de la Formación Puerto Madryn, el 93% de las de la Formación San Julián y en el 49% de las de la Formación Centinela. Respecto a la abundancia relativa de *Maeandropolydora* isp. el 74% de las valvas de la Formación Puerto Madryn presentan esa traza, al igual que el 83% de las valvas de la Formación San Julián y el 95% de las correspondientes a la Formación Centinela. El 24% de las valvas procedentes de la Formación Puerto Madryn presentan trazas de hongos perforantes, las trazas producidas por estos organismos se registran en el 41% de las valvas de la Formación San Julián y en el 30% de las valvas de la Formación Centinela. El porcentaje de abundancia relativa de tres de las cuatro trazas más frecuentes en las tres formaciones (*Gastrochaenolithes* isp., *Entobia* isp., *Maeandropolydora* isp.) establece las

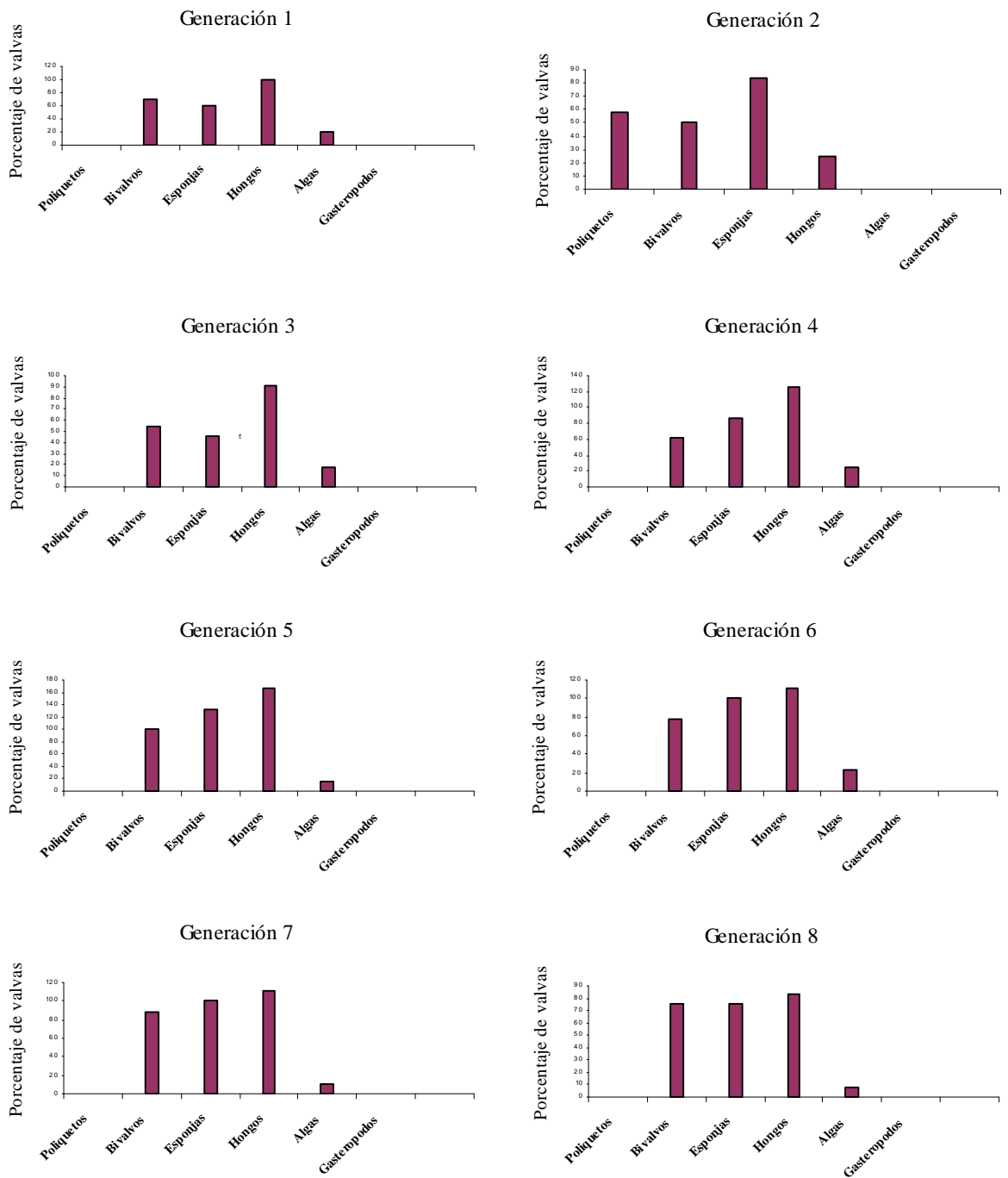


Figura 31a. Porcentaje de valvas de “*Ostrea patagonica*” que contienen trazas diferenciadas por generación la referencia corresponde al organismo productor de las diferentes trazas.

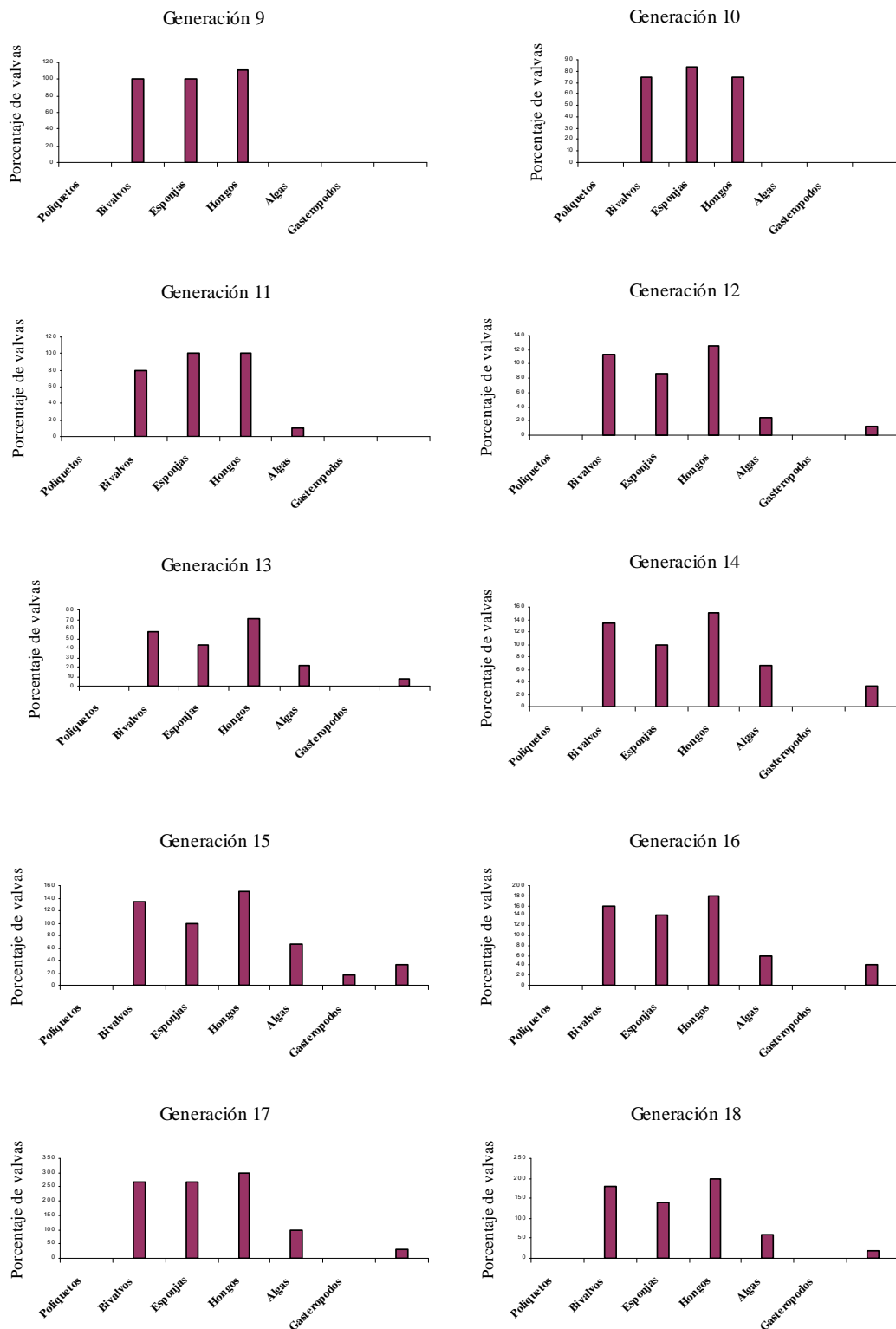


Figura 31b. Porcentaje de valvas de “*Ostrea patagonica*” que contienen trazas en cada

generación, la referencia corresponde al organismo productor de las trazas.

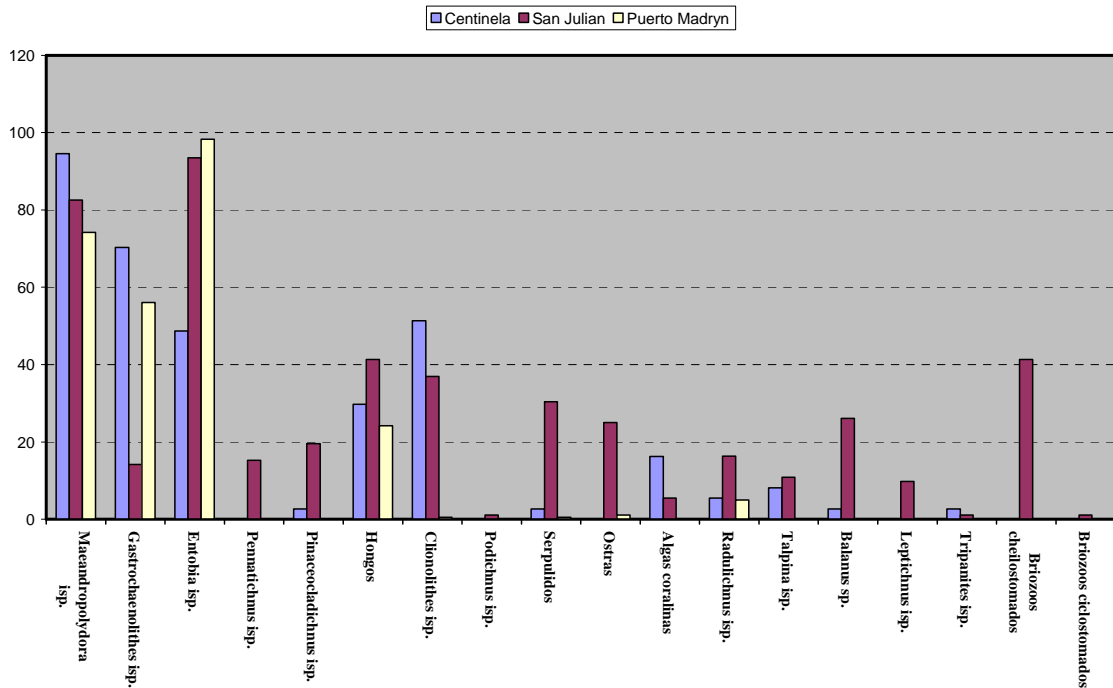


Figura 32. Porcentaje relativo de valvas que presentan trazas de organismos incrustantes y perforantes en las formaciones Puerto Madryn (“*Ostrea*” patagonica), San Julián (*Crassostrea? hatcheri*) y Centinela (*Crassostrea? hatcheri*).

diferencias que conllevan al agrupamiento de la Formación Puerto Madryn y San Julián separadas de la Formación Centinela.

Con los datos de presencia/ausencia de los icnotaxones en las tres formaciones también se realizó un análisis de cluster (Figura 34) donde las formaciones San Julián y Centinela se encuentran agrupadas, y separadas de la Formación Puerto Madryn. Las formaciones San Julián y Centinela se agrupan debido a que los icnotaxones presentes en las valvas de esas formaciones son similares. Los icnotaxones que marcan la diferencia y producen el agrupamiento de las formaciones del Oligoceno superior-Mioceno inferior son: briozoos perforantes e incrustantes, algas coralinas, serpulidos, ostras, braquiópodos y balánidos.

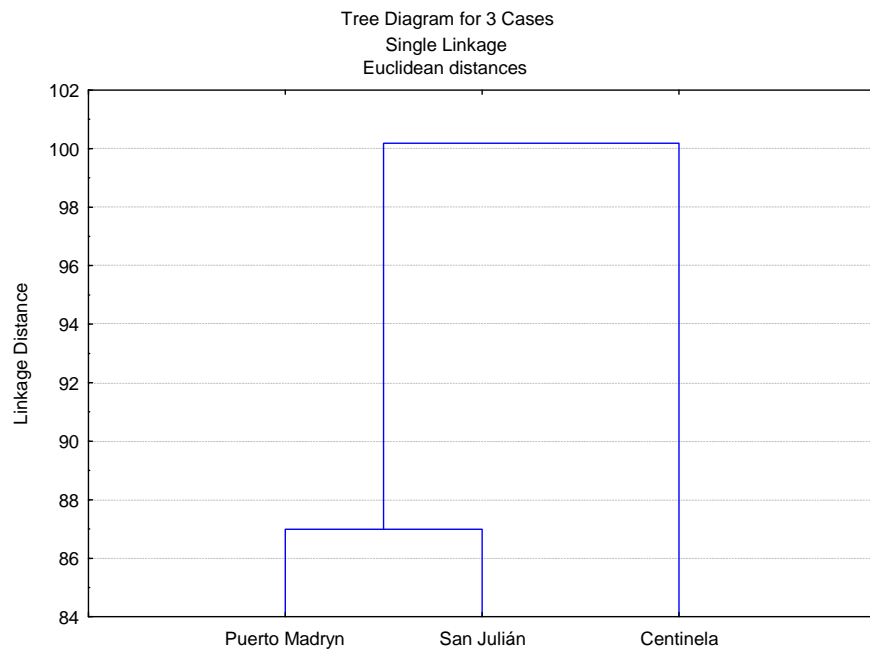


Figura 33. Diagrama de árbol que muestra la asociación de las comunidades de cada formación como resultado de un análisis de agrupamiento con datos de abundancia relativa de los icnotaxones.

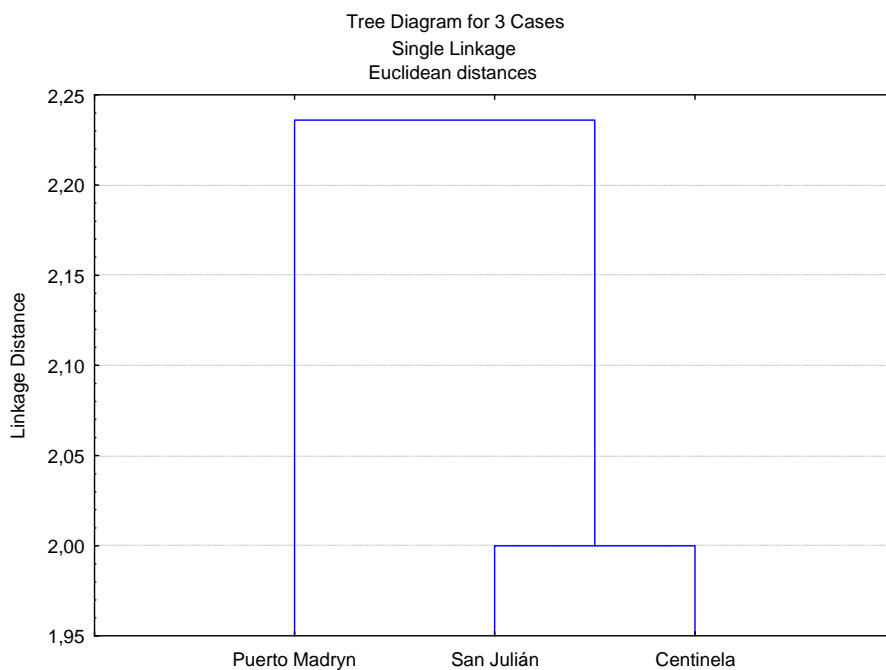


Figura 34. Diagrama de árbol que muestra la asociación de las comunidades de las

formaciones como resultado de un análisis de agrupamiento con datos de presencia/ausencia de los icnotaxones.

5.3. Esclerocronología

Brito *et al.* (2006) propusieron, mediante el estudio esclerocronológico de una muestra de 65 ejemplares, que el promedio de años que vivieron las ostras que conformaron el arrecife en estudio fue de 12 años. En el presente trabajo, a través del estudio de una muestra de 176 ejemplares se estableció, para las ostras que conforman el arrecife, una edad promedio de 16,4 años. El intervalo de tiempo estimado con este nuevo valor, desde los primeros colonizadores hasta el techo del arrecife es de aproximadamente 300 años. Esta nueva información sugiere una tasa de sedimentación de 0,5 cm/año.

5.4. Paleocorrientes.

Los ejemplares de "*Ostrea patagonica*" que se encuentran en el afloramiento, en posición de vida presentan sus márgenes ventrales aproximadamente paralelos entre sí. Con las

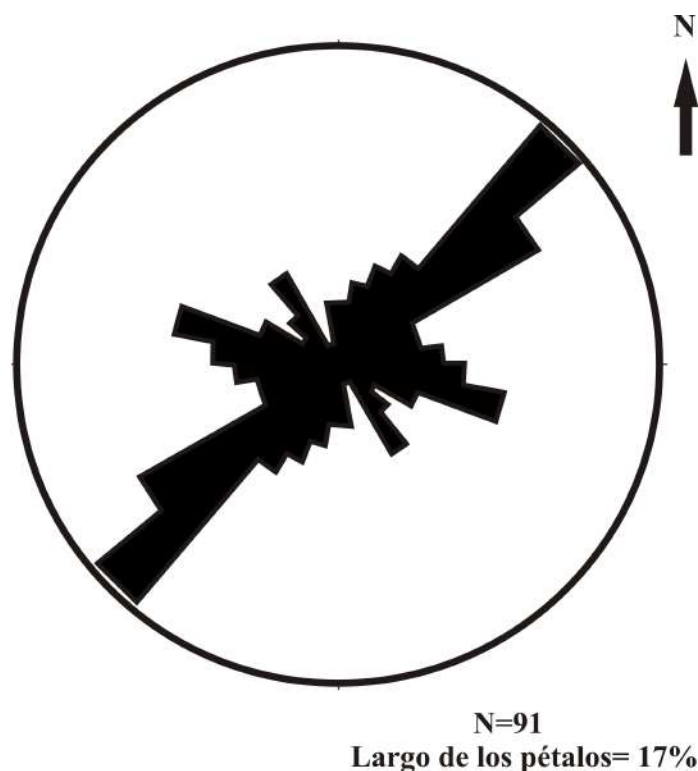


Figura 35. Diagrama de rosa generado a partir de las orientaciones de valvas en posición de vida de *Ostrea patagonica*.

medidas de orientación de 91 ostras se realizó un diagrama de rosa (Figura 35). Ese diagrama sugiere que aproximadamente el 27% de las ostras muestran una orientación preferente (N 62,4°) que coincidiría con la dirección predominante de las paleocorrientes.

El rumbo del eje mayor del arrecife es N 310°, siendo casi perpendicular a la dirección de las paleocorrientes.

6. CONCLUSIONES

El arrecife estudiado se desarrolló en un ambiente de plataforma sobre depósitos de planicie de marea arenosa a fangoso–arenosa. La baja tasa de sedimentación indicaría que la base del arrecife representa un ascenso relativo del nivel del mar que podría coincidir con un límite de parasecuencia.

El arrecife tendría forma elipsoidal, su eje mayor presenta un rumbo N 310°, la

orientación de las ostras es transversal al eje mayor del arrecife e indica que la dirección predominante de las paleocorrientes sería N 62,4°.

Como puede observarse en la Figura 27, en la mayoría de las generaciones (10 de las 18) el mayor porcentaje de valvas no presenta epibiontes sobre su superficie interna; cuando se registran icnotaxones sobre esta superficie en las valvas derechas el número más frecuente es el uno (31%) mientras que en las izquierdas es dos (20%). En ninguna de las generaciones se observa la ausencia de epibiontes sobre la superficie externa de las valvas. Teniendo en cuenta que las muestras fueron tomadas de una concentración de origen biogénico y que los ejemplares se encontraban en posición de vida, los resultados señalan que la superficie externa de las valvas soportaba una comunidad de organismos perforantes más diversa que la superficie interna (en las valvas derechas el 54% presentan dos icnotaxones y en las izquierdas el 39% presentan tres icnotaxones) y que, la mayor parte de los organismos, colonizaron las valvas de las ostras mientras las mismas estaban vivas.

La falta de diferencias importantes observadas entre las generaciones permite plantear que la comunidad asociada al arrecife de la Formación Puerto Madryn fue estable durante aproximadamente 300 años.

Las diferencias observadas en el análisis de agrupamiento basado en la diversidad de la comunidad asociada a "*Ostrea patagonica*" y la de la comunidad asociada a *Crassostrea? hatcheri* sugieren que hubo una disminución en la diversidad de las comunidades asociadas a los arrecifes de ostras con posterioridad al Mioceno Temprano.

Cuando se analizan los datos de abundancia relativa, el arrecife de la Formación Puerto Madryn se asemeja al de la Formación San Julián. Los icnotaxones que marcan la diferencia son: *Gastrochaenolithes* isp., *Entobia* isp. y *Maeandropolydora* isp. Estos son menos abundantes en las ostras de la Formación Centinela, lo cual podría deberse a variaciones estacionales de la salinidad. En este sentido, es importante destacar que la sucesión que contiene los arrecifes de ostras en el sur de Calafate incluye facies fluviales (Casadío *et al.*, 2000; Guerstein *et al.*, 2005).

7. ANEXOS

7.1. ANEXO 1.

Punto	Coordenadas	Espesor del arrecife (cm)	Ubicación perfiles
1	S 42 35 38,0	10	
	W 64 15 13,3		
2	S 42 35 37,7	20	
	W 64 15 13,5		
3	S 42 35 37,4	30	Perfil A
	W 64 15 13,7		
4	S 42 35 37,2	25	
	W 64 15 13,9		
5	S 42 35 37,1	70	
	W 64 15 14,4		
6	S 42 35 37,0	100	Perfil B
	W 64 15 14,3		
7	S 42 35 36,9	130	
	W 64 15 14,7		
8	S 42 35 36,8	150	Perfil C
	W 64 15 15,0		
9	S 42 35 36,8	170	
	W 64 15 15,2		
10	S 42 35 36,7	200	
	W 64 15 15,4		
11	S 42 35 36,6	280	
	W 64 15 14,9		
12	S 42 35 36,3	150	
	W 64 15 14,7		
13	S 42 35 36,4	145	
	W 64 15 14,7		
14	S 42 35 35,9	80	Perfil F
	W 64 15 14,8		
15	S 42 35 35,7	70	
	W 64 15 14,7		
16	S 42 35 35,5	110	
	W 64 15 14,5		
17	S 42 35 35,3	150	
	W 64 15 14,3		
18	S 42 35 35,1	140	
	W 64 15 14,3		
19	S 42 35 34,7	140	Perfil E
	W 64 15 14,5		
20	S 42 35 34,4	120	
	W 64 15 14,6		
21	S 42 35 34,2	100	
	W 64 15 14,8		
22	S 42 35 33,9	50	
	W 64 15 15,1		
23	S 42 35 33,7	40	
	W 64 15 15,3		
24	S 42 35 33,4	20	Perfil D
	W 64 15 15,6		
25	S 42 35 33,1	20	
	W 64 15 15,8		
26	S 42 35 32,9	10	
	W 64 15 16,1		

Anexo 1. Tabla con las coordenadas de cada punto de observación y muestreo.
7.2 ANEXO 2.

24870b													24869b													24868b													24867b													Ejemplar
DERECHA													DERECHA													DERECHA													IZQUIERDA													Valva
INTERIOR						EXTERIOR						INTERIOR						EXTERIOR						INTERIOR						EXTERIOR						Superficie																
H	I	F	H	E	I	F	H	E	I	F	H	E	I	F	H	E	I	F	H	E	I	F	H	E	I	F	H	E	I	Sector																						
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Maeandropolydora isp.																						
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Gastrochaenolithes isp.																						
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Entobia isp.																						
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Hongos perforantes																						
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Cilonolithes isp.																						
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Radulichnus isp.																						

24874b													24873b													24872b													24871b													Ejemplar
IZQUIERDA													DERECHA													DERECHA													IZQUIERDA													Valva
INTERIOR						EXTERIOR						INTERIOR						EXTERIOR						INTERIOR						EXTERIOR						Superficie																
H	I	F	H	E	I	F	H	E	I	F	H	E	I	F	H	E	I	F	H	E	I	F	H	E	I	F	H	E	I	Sector																						
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Maeandropolydora isp.																					
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Gastrochaenolithes isp.																					
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Entobia isp.																					
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Hongos perforantes																					
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Cilonolithes isp.																					
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Radulichnus isp.																					

25120f		25121f	
IZQUIERDA		DERECHA	
EXTERIOR	INTERIOR	EXTERIOR	INTERIOR
BC	0	B	0
D	0	C	0
EF	0	D	1
G	0	E	0
A	0	F	0
B	0	G	1
CD	0	A	0
EF	0	B	0
H	0	CD	0
I	0	E	0
A	0	F	0
B	0	H	0
CD	0	I	0
EF	0		
G	0		
A	1		
B	0		
CD	0		
EF	0		
H	0		
I	0		

25122f		25123f	
IZQUIERDA		DERECHA	
EXTERIOR	INTERIOR	EXTERIOR	INTERIOR
BC	1	B	0
D	0	C	1
EF	0	D	0
G	1	E	1
A	0	F	0
B	0	G	0
CD	0	A	0
EF	0	B	0
H	0	CD	0
I	0	E	0
A	0	F	0
B	0	H	0
CD	0	I	0
EF	0		
G	1		
A	0		
B	0		
CD	0		
EF	0		
H	0		
I	0		

Anexo 2. Tabla con el registro de presencia (1) / ausencia (0) de cada traza en cada sector de las superficies de las valvas.

7.3. ANEXO 3.

Ejemplar	Valva	Superficie	Maeandropolydora isp.	Gastrochaenolithes isp.	Entobia isp.	Hongos perforantes	Climonolithes isp.	Radiulichnus isp.
24867b-g1	Izquierda	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24868b-g1	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	1	1	1	0	0	0
24869b-g1	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	0
24870b-g1	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24871b-g1	Izquierda	Exterior	1	0	1	1	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24872b-g2	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24873b-g2	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24874b-g2	Izquierda	Exterior	0	1	1	1	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24875b-g2	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
24876b-g2	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24877b-g2	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24878b-g3	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24879b-g3	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24880b-g3	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24881b-g3	Derecha	Exterior	1	1	1	1	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	0
24882b-g4	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	1
24883b-g4	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24884b-g4	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	1
24895b-g6	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	0
24886b-g6	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
24887b-g6	Izquierda	Exterior	1	1	1	1	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24888b-g6	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24889b-g7	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24890b-g7	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	1	1	0	0	0
24891b-g7	Derecha	Exterior	0	0	0	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24892b-g7	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24893b-g7	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24894b-g8	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	0	0	0	0
24895b-g8	Derecha	Exterior	1	0	0	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24896b-g8	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	1	0	0	0	0
24897b-g8	Derecha	Exterior	1	1	1	1	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24898b-g8	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	0

Ejemplar	Valva	Superficie	Maeandropolydora isp.	Gastrochaenolithes isp.	Entobia isp.	Hongos perforantes	Climonolithes isp.	Radiulichnus isp.
24899b-g8	Izquierda	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	0
24900b-g9	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	1	1	1	0	0	0
24901b-g9	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	1	1	0	0	0
24902b-g9	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24903b-g9	Derecha	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	0	1	0	0
24904b-g10	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	1	0	0
24905b-g10	Izquierda	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24906b-g10	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	0	0	0	0
24907b-g10	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24908b-g10	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24909b-g11	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
24910b-g11	Izquierda	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	1	0	0
24911b-g11	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	1	0	0	0	1
24912b-g11	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	1	0	1
24913b-g12	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	1
24914b-g12	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	1
24915b-g12	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	1	1	0	0	0
24916b-g13	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24917b-g13	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24918b-g13	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	0	0	0	0
24919b-g13	Izquierda	Exterior	1	0	1	1	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
24920b-g13	Izquierda	Exterior	1	1	1	1	0	0
		Interior	0	1	1	0	0	0
24921b-g13	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	1	0	0
24922b-M13b	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
24923b-M13b	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24924b-M13b	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	1	0	0
24925b-M13b	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	1	1	0	0	0
24926b-M13b	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	0	0	0	0
24927b-M13b	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	1	1	0	0	0
24928b-M13b	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24929b-M13b	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24930b-M13b	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	1	1	0	0	0

24931c-g1	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	1	1	0	0	0
24932c-g1	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24933c-g1	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
24934c-g1	Izquierda	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24935c-g2	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24936c-g2	Izquierda	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24937c-g2	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24938c-g2	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24939c-g3	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	0	0	0	0
24940c-g3	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	1	0	0	0	0
24941c-g3	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24942c-g3	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24943c-g3	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24944c-g4	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24945c-g4	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24946c-g4	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	1	0	0
24947c-g5	Derecha	Exterior	1	1	0	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24948c-g5	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24949c-g5	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24950c-g5	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	0
24951c-g6	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
24952c-g6	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	1	1	0	0	0
24953c-g6	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24954c-g6	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24955c-g7	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
24956c-g7	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24957c-g7	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24958c-g8	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24959c-g8	Izquierda	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24960c-g8	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24961c-g8	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24962c-g9	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24963c-g9	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24964c-g9	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24965c-g9	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24966c-g10	Izquierda	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24967c-g10	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0

24968c-g10	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24969c-g10	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24970c-g10	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24971c-g11	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
24972c-g11	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	0	0	0	0
24973c-g11	Izquierda	Exterior	0	0	1	1	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24974c-g11	Derecha	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	0
24975c-g11	Izquierda	Exterior	1	1	1	1	0	0
		Interior	0	1	1	0	0	0
24976c-g12	Derecha	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24977c-g12	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	1
24978c-g12	Izquierda	Exterior	1	1	1	1	0	0
		Interior	1	0	0	0	0	0
24979c-g13	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	0	0	0	0
24980c-g13	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	0	0	0	0
24981c-g13	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
24982c-g13	Izquierda	Exterior	1	0	1	1	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24983c-g13	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	0
24984c-g13	Izquierda	Exterior	0	0	1	1	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
24985c-g14	Derecha	Exterior	1	0	1	1	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24986c-g14	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
24987c-g14	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24988c-g14	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24989c-g14	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	1
24990c-g15	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24991c-g15	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24992c-g15	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24993c-g15	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
24994c-g16	Izquierda	Exterior	0	0	1	1	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24995-g16	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24996c-g16	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
24997c-g16	Derecha	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	1	0	0
24998c-g17	Izquierda	Exterior	1	1	1	1	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	0
24999c-g17	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
25075c-g17	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25076c-g18	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25077c-g18	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	1	1	0	0	0
25078c-g18	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	0	1	0	0
25079c-g18	Izquierda	Exterior	1	0	1	1	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0

25080c-g18	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25081e-M1e	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25082e-M1e	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25083e-M1e	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25084e-M1e	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25085e-M1e	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25086e-M2e	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	1	0	0
25087e-M2e	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
25088e-M2e	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
25089e-M2e	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25090e-M2e	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	0
25091e-M2e	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	1	0	0
25092e-M3e	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
25093e-M3e	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	1	0	0
25094e-M3e	Derecha	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25095e-M3e	Izquierda	Exterior	1	1	1	1	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25096e-M3e	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25097e-M3e	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	1
25098e-M3e	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
25099f-g1	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25100f-g2	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	1	0	0
25101f-g2	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25102f-g3	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0

25103f-g3	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25104f-g4	Derecha	Exterior	1	0	1	1	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25105f-g4	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25106f-g5	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25107f-g5	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25108f-g6	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25109f-g7	Izquierda	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25110f-g8	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
25111f-g8	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	0	0	0	0
25112f-g9	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25113f-g10	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	1	0
25114f-g10	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	1	0	0	0
25115f-g11	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25116f-g12	Derecha	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25117f-g12	Izquierda	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25118f-g13	Derecha	Exterior	1	0	1	0	0	0
		Interior	1	0	1	0	0	0
25119f-g13	Derecha	Exterior	0	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25120f-g14	Izquierda	Exterior	0	0	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25121f-g15	Derecha	Exterior	1	1	0	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25122f-g15	Izquierda	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	0	0	0
25123f-g16	Derecha	Exterior	1	1	1	0	0	0
		Interior	0	0	0	1	0	0
SUMA	Izquierda	Exterior	59	44	88	15	0	0
		Interior	20	6	30	14	0	4
	Derecha	Exterior	70	55	91	4	0	0
		Interior	20	9	36	15	1	5

Anexo 3. Tabla con el registro de presencia (1) / ausencia (0) de cada traza en las superficies internas y externas de cada valva. Al lado del número de cada ejemplar se indica la generación a la que pertenece el mismo.

7.4. ANEXO 4.

Ejemplar	<i>Maeandropolydora</i> isp.	<i>Gastrochaenolithes</i> isp.	<i>Entobia</i> isp.	Hongos perforantes	<i>Cilonolithes</i> isp.	<i>Radulichnus</i> isp.
24867b	0	1	1	0	0	0
24868b	1	1	1	0	0	0
24869b	1	0	1	1	0	0
24870b	1	0	1	0	0	0
24871b	1	0	1	0	0	0
24872b	1	1	1	0	0	0
24873b	0	1	1	0	0	0
24874b	0	1	1	1	0	0
24875b	1	1	1	0	0	0
24876b	1	1	1	0	0	0
24877b	1	1	1	0	0	0
24878b	1	1	1	0	0	0
24879b	0	1	1	0	0	0
24880b	1	1	1	0	0	0
24881b	1	1	1	1	0	0
24882b	1	0	1	1	0	1
24883b	0	0	1	0	0	0
24884b	1	1	1	1	0	1
24885b	1	1	1	0	0	0
24886b	1	1	1	0	0	0
24887b	1	1	1	1	0	0
24888b	1	1	1	0	0	0
24889b	0	0	1	0	0	0
24890b	0	1	1	0	0	0
24891b	0	1	1	0	0	0
24892b	0	0	1	0	0	0
24893b	0	0	1	0	0	0
24894b	1	1	1	0	0	0
24895b	1	0	0	0	0	0
24986b	1	1	1	0	0	0
24987b	1	1	1	1	0	0
24988b	0	1	1	1	0	0
24989b	0	1	1	1	0	0
24900b	1	1	1	0	0	0
24901b	0	1	1	0	0	0
24902b	0	0	1	0	0	0
24903b	1	0	1	1	0	0
24904b	0	1	1	1	0	0
24905b	0	1	1	0	0	0
24906b	1	1	1	0	0	0
24907b	1	1	1	0	0	0
24908b	1	1	1	0	0	0
24909b	1	0	1	0	0	0
24910b	0	1	1	1	0	0
24911b	1	1	1	0	0	1
24912b	1	1	1	1	0	1
24913b	1	1	1	0	0	1

Ejemplar	<i>Maeandropolydora</i> isp.	<i>Gastrochaenolithes</i> isp.	<i>Entobia</i> isp.	Hongos perforantes	<i>Cilonolithes</i> isp.	<i>Radulichnus</i> isp.
24914b	0	0	1	1	0	1
24915b	0	1	1	0	0	0
24916b	1	1	1	0	0	0
24917b	1	1	1	0	0	0
24918b	1	1	1	0	0	0
24919b	1	1	1	1	0	0
24920b	1	1	1	1	0	0
24921b	1	0	1	1	0	0
24922b	1	1	1	0	0	0
24923b	1	1	1	0	0	0
24924b	1	1	1	1	0	0
24925b	1	1	1	0	0	0
24926b	1	1	1	0	0	0
24927b	1	1	1	0	0	0
24928b	1	1	1	0	0	0
24929b	1	0	1	0	0	0
24930b	1	1	1	0	0	0
24931c	1	1	1	0	0	0
24932c	0	1	1	0	0	0
24933c	1	0	1	0	0	0
24934c	0	1	1	1	0	0
24935c	0	1	1	0	0	0
24936c	0	1	1	0	0	0
24937c	1	1	1	0	0	0
24938c	1	1	1	0	0	0
24939c	1	1	1	0	0	0
24940c	1	1	1	0	0	0
24941c	1	1	1	0	0	0
24942c	1	1	1	0	0	0
24943c	1	1	1	0	0	0
24944c	1	1	1	0	0	0
24945c	1	0	1	0	0	0
24946c	1	1	1	1	0	0
24947c	1	1	0	0	0	0
24948c	0	1	1	0	0	0
24949c	1	1	1	0	0	0
24950c	1	0	1	1	0	0
24951c	1	0	1	0	0	0
24952c	1	1	1	0	0	0
24953c	0	0	1	0	0	0
24954c	1	1	1	0	0	0
24955c	1	1	1	0	0	0
24956c	0	1	1	0	0	0
24957c	0	0	1	0	0	0
24958c	0	1	1	0	0	0
24959c	0	1	1	0	0	0
24960c	1	1	1	0	0	0

24961c	1	0	1	0	0	0
24962c	1	0	1	0	0	0
24963c	1	0	1	0	0	0
44964c	0	0	1	0	0	0
24965c	0	1	1	0	0	0
24966c	0	0	1	0	0	0
24967c	1	0	1	0	0	0
24968c	1	1	1	0	0	0
24969c	1	1	1	0	0	0
24970c	1	0	1	0	0	0
24971c	1	0	1	0	0	0
24972c	1	1	1	0	0	0
24973c	0	0	1	1	0	0
24974c	0	0	1	1	0	0
24975c	1	1	1	1	0	0
24976c	0	0	1	0	0	0
24977c	1	0	1	0	0	1
24978c	1	1	1	1	0	0
24979c	1	1	1	0	0	0
24980c	1	0	1	0	0	0
24981c	1	0	1	1	0	0
24982c	1	0	1	1	0	0
24983c	1	0	1	1	0	0
24984c	1	0	1	1	0	0
24985c	1	0	1	1	0	0
24986c	1	1	1	0	0	0
24987c	1	0	1	0	0	0
24988c	0	0	1	0	0	0
24989c	1	0	1	0	0	1
24990c	0	0	1	0	0	0
24991c	1	0	1	0	0	0
24992c	0	0	1	0	0	0
24993c	1	0	1	0	0	0
24994c	0	0	1	1	0	0
24995c	1	0	1	0	0	0
24996c	1	0	1	0	0	0
24997c	0	0	1	1	0	0
24998c	1	1	1	1	0	0
24999c	1	0	1	0	0	0
25075c	1	1	1	0	0	0
25076c	1	1	1	0	0	0
25077c	1	1	1	0	0	0
25078c	1	0	1	1	0	0
25079c	1	0	1	1	0	0
25080c	0	1	1	0	0	0
25081e	1	0	1	0	0	0
25082e	1	1	1	0	0	0
25083e	1	1	1	0	0	0
25084e	1	1	1	0	0	0
25085e	1	1	1	0	0	0
25086e	1	0	1	1	0	0
25087e	1	0	1	0	0	0
25088e	0	0	1	1	0	0
25089e	1	1	1	0	0	0
25090e	1	0	1	1	0	0
25091e	1	1	1	1	0	0
25092e	1	1	1	0	0	0
25093e	1	0	1	1	0	0
25094e	0	0	1	0	0	0
25095e	1	1	1	1	0	0
25096e	1	0	1	0	0	0
25097e	1	0	1	0	0	1
25098e	1	0	1	0	0	0
25099f	1	1	1	0	0	0
25100f	1	1	1	1	0	0
25101f	1	0	1	0	0	0
25102f	1	0	1	0	0	0
25103f	1	0	1	0	0	0
25104f	1	0	1	1	0	0
25105f	1	0	1	0	0	0
25106f	1	0	1	0	0	0
25107f	1	0	1	0	0	0
25108f	1	1	0	0	0	0
25109f	0	1	1	0	0	0
25110f	1	0	1	0	0	0
25111f	1	0	1	0	0	0
25112f	0	0	1	0	0	0
25113f	1	0	1	0	1	0
25114f	1	0	1	0	0	0
25115f	1	1	1	0	0	0
25116f	1	0	1	0	0	0
25117f	1	0	1	0	0	0
25118f	1	0	1	0	0	0
25119f	0	1	1	0	0	0
25120f	0	0	1	0	0	0
25121f	1	0	1	0	0	0
25122f	1	1	1	0	0	0
25123f	1	1	1	1	0	0
SUMA	63	48	91	27	0	7

Anexo 4. Tabla con el registro de presencia (1) / ausencia (0) de cada traza en cada ejemplar.

7.5. ANEXO 5.

Ejemplar	Valva	<i>Maeandropolydora</i> isp.	<i>Gastrochaenolithes</i> isp.	<i>Entobia</i> isp.	Hongos perforantes	<i>Clionolithes</i> isp.	<i>Radulichnus</i> isp.
24867b-g1	Izq.	0	1	1	0	0	0
24868b-g1	Der.	1	1	1	0	0	0
24869b-g1	Der.	1	0	1	1	0	0
24870b-g1	Der.	1	0	1	0	0	0
24871b-g1	Izq.	1	0	1	0	0	0
24872b-g2	Der.	1	1	1	0	0	0
24873b-g2	Der.	0	1	1	0	0	0
24874b-g2	Izq.	0	1	1	1	0	0
24875b-g2	Izq.	1	1	1	0	0	0
24876b-g2	Izq.	1	1	1	0	0	0
24877b-g2	Der.	1	1	1	0	0	0
24878b-g3	Izq.	1	1	1	0	0	0
24879b-g3	Der.	0	1	1	0	0	0
24880b-g3	Der.	1	1	1	0	0	0
24881b-g3	Der.	1	1	1	1	0	0
24882b-g4	Izq.	1	0	1	1	0	1
24883b-g4	Izq.	0	0	1	0	0	0
24884b-g4	Der.	1	1	1	1	0	1
24995b-g6	Der.	1	1	1	0	0	0
24886b-g6	Izq.	1	1	1	0	0	0
24887b-g6	Izq.	1	1	1	1	0	0
24888b-g6	Der.	1	1	1	0	0	0
24889b-g7	Izq.	0	0	1	0	0	0
24890b-g7	Der.	0	1	1	0	0	0
24915b-g12	Der.	0	1	1	0	0	0
24916b-g13	Izq.	1	1	1	0	0	0
24917b-g13	Der.	1	1	1	0	0	0
24918b-g13	Der.	1	1	1	0	0	0

Ejemplar	Valva	<i>Maeandropolydora</i> isp.	<i>Gastrochaenolithes</i> isp.	<i>Entobia</i> isp.	Hongos perforantes	<i>Clionolithes</i> isp.	<i>Radulichnus</i> isp.
24891b-g7	Der.	0	1	1	0	0	0
24892b-g7	Izq.	0	0	1	0	0	0
24893b-g7	Izq.	0	0	1	0	0	0
24894b-g8	Der.	1	1	1	0	0	0
24895b-g8	Der.	1	0	0	0	0	0
24896b-g8	Izq.	1	1	1	0	0	0
24897b-g8	Der.	1	1	1	1	0	0
24898b-g8	Der.	0	1	1	1	0	0
24899b-g8	Izq.	0	1	1	1	0	0
24900b-g9	Izq.	1	1	1	0	0	0
24901b-g9	Der.	0	1	1	0	0	0
24902b-g9	Izq.	0	0	1	0	0	0
24903b-g9	Der.	1	0	1	1	0	0
24904b-g10	Der.	0	1	1	1	0	0
24905b-g10	Izq.	0	1	1	0	0	0
24906b-g10	Der.	1	1	1	0	0	0
24907b-g10	Izq.	1	1	1	0	0	0
24908b-g10	Izq.	1	1	1	0	0	0
24909b-g11	Der.	1	0	1	0	0	0
24910b-g11	Izq.	0	1	1	1	0	0
24911b-g11	Der.	1	1	1	0	0	1
24912b-g11	Izq.	1	1	1	1	0	1
24913b-g12	Der.	1	1	1	0	0	1
24914b-g12	Izq.	0	0	1	1	0	1
24943c-g3	Izq.	1	1	1	0	0	0
24944c-g4	Izq.	1	1	1	0	0	0
24945c-g4	Der.	1	0	1	0	0	0
24946c-g4	Izq.	1	1	1	1	0	0

24919b-g13	Izq.	1	1	1	1	0	0
24920b-g13	Izq.	1	1	1	1	0	0
24921b-g13	Izq.	1	0	1	1	0	0
24922b-M13b	Der.	1	1	1	0	0	0
24923b-M13b	Izq.	1	1	1	0	0	0
24924b-M13b	Der.	1	1	1	1	0	0
24925b-M13b	Der.	1	1	1	0	0	0
24926b-M13b	Izq.	1	1	1	0	0	0
24927b-M13b	Der.	1	1	1	0	0	0
24928b-M13b	Der.	1	1	1	0	0	0
24929b-M13b	Der.	1	0	1	0	0	0
24930b-M13b	Der.	1	1	1	0	0	0
24931c-g1	Der.	1	1	1	0	0	0
24932c-g1	Der.	0	1	1	0	0	0
24933c-g1	Der.	1	0	1	0	0	0
24934c-g1	Izq.	0	1	1	1	0	0
24935c-g2	Der.	0	1	1	0	0	0
24936c-g2	Izq.	0	1	1	0	0	0
24937c-g2	Der.	1	1	1	0	0	0
24938c-g2	Izq.	1	1	1	0	0	0
24939c-g3	Izq.	1	1	1	0	0	0
24940c-g3	Der.	1	1	1	0	0	0
24941c-g3	Der.	1	1	1	0	0	0
24942c-g3	Izq.	1	1	1	0	0	0
24971c-g11	Izq.	1	0	1	0	0	0
24972c-g11	Der.	1	1	1	0	0	0
24973c-g11	Izq.	0	0	1	1	0	0
24974c-g11	Der.	0	0	1	1	0	0
24975c-g11	Izq.	1	1	1	1	0	0
24976c-g12	Der.	0	0	1	0	0	0
24977c-g12	Izq.	1	0	1	0	0	1
24978c-g12	Izq.	1	1	1	1	0	0
24979c-g13	Izq.	1	1	1	0	0	0
24980c-g13	Der.	1	0	1	0	0	0
24981c-g13	Izq.	1	0	1	1	0	0
24982c-g13	Izq.	1	0	1	1	0	0

24947c-g5	Der.	1	1	0	0	0	
24948c-g5	Der.	0	1	1	0	0	0
24949c-g5	Der.	1	1	1	0	0	0
24950c-g5	Izq.	1	0	1	1	0	0
24951c-g6	Der.	1	0	1	0	0	0
24952c-g6	Izq.	1	1	1	0	0	0
24953c-g6	Izq.	0	0	1	0	0	0
24954c-g6	Der.	1	1	1	0	0	0
24955c-g7	Izq.	1	1	1	0	0	0
24956c-g7	Der.	0	1	1	0	0	0
24957c-g7	Izq.	0	0	1	0	0	0
24958c-g8	Der.	0	1	1	0	0	0
24959c-g8	Izq.	0	1	1	0	0	0
24960c-g8	Der.	1	1	1	0	0	0
24961c-g8	Izq.	1	0	1	0	0	0
24962c-g9	Izq.	1	0	1	0	0	0
24963c-g9	Der.	1	0	1	0	0	0
24964c-g9	Izq.	0	0	1	0	0	0
24965c-g9	Der.	0	1	1	0	0	0
24966c-g10	Izq.	0	0	1	0	0	0
24967c-g10	Der.	1	0	1	0	0	0
24968c-g10	Izq.	1	1	1	0	0	0
24969c-g10	Izq.	1	1	1	0	0	0
24970c-g10	Der.	1	0	1	0	0	0
24999c-g17	Der.	1	0	1	0	0	0
25075c-g17	Der.	1	1	1	0	0	0
25076c-g18	Der.	1	1	1	0	0	0
25077c-g18	Izq.	1	1	1	0	0	0
25078c-g18	Der.	1	0	1	1	0	0
25079c-g18	Izq.	1	0	1	1	0	0
25080c-g18	Der.	0	1	1	0	0	0
25081e-M1e	Izq.	1	0	1	0	0	0
25082e-M1e	Izq.	1	1	1	0	0	0
25083e-M1e	Der.	1	1	1	0	0	0
25084e-M1e	Der.	1	1	1	0	0	0
25085e-M1e	Izq.	1	1	1	0	0	0

24983c-g13	Der.	1	0	1	1	0	0
24984c-g13	Izq.	1	0	1	1	0	0
24985c-g14	Der.	1	0	1	1	0	0
24986c-g14	Izq.	1	1	1	0	0	0
24987c-g14	Der.	1	0	1	0	0	0
24988c-g14	Izq.	0	0	1	0	0	0
24989c-g14	Der.	1	0	1	0	0	1
24990c-g15	Izq.	0	0	1	0	0	0
24991c-g15	Izq.	1	0	1	0	0	0
24992c-g15	Izq.	0	0	1	0	0	0
24993c-g15	Der.	1	0	1	0	0	0
24994c-g16	Izq.	0	0	1	1	0	0
24995-g16	Der.	1	0	1	0	0	0
24996c-g16	Izq.	1	0	1	0	0	0
24997c-g16	Der.	0	0	1	1	0	0
24998c-g17	Izq.	1	1	1	1	0	0
25102f-g3	Izq.	1	0	1	0	0	0
25103f-g3	Der.	1	0	1	0	0	0
25104f-g4	Der.	1	0	1	1	0	0
25105f-g4	Izq.	1	0	1	0	0	0
25106f-g5	Der.	1	0	1	0	0	0
25107f-g5	Izq.	1	0	1	0	0	0
25108f-g6	Izq.	1	1	0	0	0	0
25109f-g7	Izq.	0	1	1	0	0	0
25110f-g8	Der.	1	0	1	0	0	0
25111f-g8	Izq.	1	0	1	0	0	0
25112f-g9	Izq.	0	0	1	0	0	0
25113f-g10	Der.	1	0	1	0	1	0

25086e-M2e	Der.	1	0	1	1	0	0
25087e-M2e	Der.	1	0	1	0	0	0
25088e-M2e	Izq.	0	0	1	1	0	0
25089e-M2e	Der.	1	1	1	0	0	0
25090e-M2e	Izq.	1	0	1	1	0	0
25091e-M2e	Der.	1	1	1	1	0	0
25092e-M3e	Der.	1	1	1	0	0	0
25093e-M3e	Izq.	1	0	1	1	0	0
25094e-M3e	Der.	0	0	1	0	0	0
25095e-M3e	Izq.	1	1	1	1	0	0
25096e-M3e	Der.	1	0	1	0	0	0
25097e-M3e	Der.	1	0	1	0	0	1
25098e-M3e	Der.	1	0	1	0	0	0
25099f-g1	Izq.	1	1	1	0	0	0
25100f-g2	Izq.	1	1	1	1	0	0
25101f-g2	Der.	1	0	1	0	0	0
25114f-g10	Izq.	1	0	1	0	0	0
25115f-g11	Der.	1	1	1	0	0	0
25116f-g12	Der.	1	0	1	0	0	0
25117f-g12	Izq.	1	0	1	0	0	0
25118f-g13	Der.	1	0	1	0	0	0
25119f-g13	Der.	0	1	1	0	0	0
25120f-g14	Izq.	0	0	1	0	0	0
25121f-g15	Der.	1	0	1	0	0	0
25122f-g15	Izq.	1	1	1	0	0	0
25123f-g16	Der.	1	1	1	1	0	0
SUMA	Izq.	61	47	87	27	0	4
	Der.	74	55	92	17	1	5

Anexo 5. Tabla con el registro de presencia (1) / ausencia (0) de cada traza en cada valva. Al lado del número de cada ejemplar se indica la generación a la que pertenece el mismo.

7.6. ANEXO 6.

n	Generación	0	1	2	3	4	5	6
6	gen 1	0	0	5	1	0	0	0
6	gen 2	0	0	3	3	0	0	0
6	gen 3	0	0	3	2	1	0	0
3	gen 4	0	0	1	2	0	0	0
4	gen 5	0	0	3	1	0	0	0
4	gen 6	0	0	1	3	0	0	0
3	gen 7	0	0	3	0	0	0	0
7	gen 8	0	1	3	2	1	0	0
4	gen 9	0	1	3	0	0	0	0
5	gen 10	0	0	5	0	0	0	0
5	gen 11	0	1	1	3	0	0	0
4	gen 12	0	1	2	1	0	0	0
6	gen 13	0	0	4	2	0	0	0
3	gen 14	0	0	2	1	0	0	0
2	gen 15	0	0	1	1	0	0	0
3	gen 16	0	1	1	1	0	0	0
2	gen 17	0	0	1	1	0	0	0
3	gen 18	0	0	2	1	0	0	0

Generación	0	1	2	3	4	5	6
gen 1	0%	0%	83%	17%	0%	0%	0%
gen 2	0%	0%	50%	50%	0%	0%	0%
gen 3	0%	0%	50%	33%	17%	0%	0%
gen 4	0%	0%	33%	67%	0%	0%	0%
gen 5	0%	0%	60%	20%	0%	0%	0%
gen 6	0%	0%	17%	50%	0%	0%	0%
gen 7	0%	0%	43%	0%	0%	0%	0%
gen 8	0%	13%	38%	25%	13%	0%	0%
gen 9	0%	11%	33%	0%	0%	0%	0%
gen 10	0%	0%	50%	0%	0%	0%	0%
gen 11	0%	9%	9%	27%	0%	0%	0%
gen 12	0%	8%	17%	8%	0%	0%	0%
gen 13	0%	0%	31%	15%	0%	0%	0%
gen 14	0%	0%	14%	7%	0%	0%	0%
gen 15	0%	0%	7%	7%	0%	0%	0%
gen 16	0%	6%	6%	6%	0%	0%	0%
gen 17	0%	0%	6%	6%	0%	0%	0%
gen 18	0%	0%	11%	6%	0%	0%	0%

Anexo 6. Tabla con el registro del número y porcentaje de icnotaxones presentes en cada ejemplar colectado de cada generación.

7.7. ANEXO 7.

Generación 1									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=6	derecha	externa	0	0	5	1	0	0	0
		interna	1	1	2	2	0	0	0
n=4	izquierda	externa	0	0	2	2	0	0	0
		interna	3	1	0	0	0	0	0

Generación 1									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=6	derecha	externa	0%	0%	83%	17%	0%	0%	0%
		interna	17%	17%	33%	33%	0%	0%	0%
n=4	izquierda	externa	0%	0%	50%	50%	0%	0%	0%
		interna	75%	25%	0%	0%	0%	0%	0%

Generación 2									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=6	derecha	externa	0	0	3	3	0	0	0
		interna	5	1	0	0	0	0	0
n=6	izquierda	externa	0	0	1	5	0	0	0
		interna	3	1	2	0	0	0	0

Generación 2									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=6	derecha	externa	0%	0%	50%	50%	0%	0%	0%
		interna	83%	17%	0%	0%	0%	0%	0%
n=6	izquierda	externa	0%	0%	17%	83%	0%	0%	0%
		interna	50%	17%	33%	0%	0%	0%	0%

Generación 3									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=6	derecha	externa	0	0	3	2	1	0	0
		interna	3	2	1	0	0	0	0
n=5	izquierda	externa	0	0	1	4	0	0	0
		interna	4	1	0	0	0	0	0

Generación 3									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=6	derecha	externa	0%	0%	50%	33%	17%	0%	0%
		interna	50%	33%	17%	0%	0%	0%	0%
n=5	izquierda	externa	0%	0%	20%	80%	0%	0%	0%
		interna	80%	20%	0%	0%	0%	0%	0%

Generación 4									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=3	derecha	externa	0	0	1	2	0	0	0
		interna	2	0	0	1	0	0	0
n=5	izquierda	externa	0	1	2	2	0	0	0
		interna	3	0	0	2	0	0	0

Generación 4									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=3	derecha	externa	0%	0%	33%	67%	0%	0%	0%
		interna	67%	0%	0%	33%	0%	0%	0%
n=5	izquierda	externa	0%	20%	40%	40%	0%	0%	0%
		interna	60%	0%	0%	40%	0%	0%	0%

Generación 5									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=4	derecha	externa	0	0	3	1	0	0	0
		interna	2	2	0	0	0	0	0
n=2	izquierda	externa	0	0	2	0	0	0	0
		interna	1	0	1	0	0	0	0

Generación 5									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=4	derecha	externa	0%	0%	75%	25%	0%	0%	0%
		interna	50%	50%	0%	0%	0%	0%	0%
n=2	izquierda	externa	0%	0%	100%	0%	0%	0%	0%
		interna	50%	0%	50%	0%	0%	0%	0%

Generación 6									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=4	derecha	externa	0	0	1	3	0	0	0
		interna	2	0	2	0	0	0	0
n=5	izquierda	externa	0	1	1	2	1	0	0
		interna	2	1	1	1	0	0	0

Generación 6									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=4	derecha	externa	0%	0%	25%	75%	0%	0%	0%
		interna	50%	0%	50%	0%	0%	0%	0%
n=5	izquierda	externa	0%	20%	20%	40%	20%	0%	0%
		interna	40%	20%	20%	20%	0%	0%	0%

Generación 7				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=3	derecha	externa		0	0	3	0	0	0	0
		interna		1	2	0	0	0	0	0
n=6	izquierda	externa		0	4	1	1	0	0	0
		interna		3	2	1	0	0	0	0

Generación 7				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=3	derecha	externa		0%	0%	100%	0%	0%	0%	0%
		interna		33%	67%	0%	0%	0%	0%	0%
n=6	izquierda	externa		0%	67%	17%	17%	0%	0%	0%
		interna		50%	33%	17%	0%	0%	0%	0%

Generación 8				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=7	derecha	externa		0	1	3	2	1	0	0
		interna		2	3	2	0	0	0	0
n=5	izquierda	externa		0	0	4	1	0	0	0
		interna		2	0	3	0	0	0	0

Generación 8				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=7	derecha	externa		0%	14%	43%	29%	14%	0%	0%
		interna		29%	43%	29%	0%	0%	0%	0%
n=5	izquierda	externa		0%	0%	80%	20%	0%	0%	0%
		interna		40%	0%	60%	0%	0%	0%	0%

Generación 9				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=4	derecha	externa		0	1	3	0	0	0	0
		interna		2	0	2	0	0	0	0
n=5	izquierda	externa		0	4	1	0	0	0	0
		interna		3	1	0	1	0	0	0

Generación 9				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=4	derecha	externa		0%	25%	75%	0%	0%	0%	0%
		interna		50%	0%	50%	0%	0%	0%	0%
n=5	izquierda	externa		0%	80%	20%	0%	0%	0%	0%
		interna		60%	20%	0%	20%	0%	0%	0%

Generación 10				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=5	derecha	externa		0	0	5	0	0	0	0
		interna		1	4	0	0	0	0	0
n=7	izquierda	externa		0	1	2	4	0	0	0
		interna		5	2	0	0	0	0	0

Generación 10				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=5	derecha	externa		0%	0%	100%	0%	0%	0%	0%
		interna		20%	80%	0%	0%	0%	0%	0%
n=7	izquierda	externa		0%	14%	29%	57%	0%	0%	0%
		interna		71%	29%	0%	0%	0%	0%	0%

Generación 11				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=5	derecha	externa		0	1	1	3	0	0	0
		interna		1	1	2	1	0	0	0
n=5	izquierda	externa		0	0	3	1	1	0	0
		interna		1	1	3	0	0	0	0

Generación 11				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=5	derecha	externa		0%	20%	20%	60%	0%	0%	0%
		interna		20%	20%	40%	20%	0%	0%	0%
n=5	izquierda	externa		0%	0%	60%	20%	20%	0%	0%
		interna		20%	20%	60%	0%	0%	0%	0%

Generación 12				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=4	derecha	externa		0	1	2	1	0	0	0
		interna		2	1	1	0	0	0	0
n=4	izquierda	externa		0	1	2	0	1	0	0
		interna		1	1	0	2	0	0	0

Generación 12				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=4	derecha	externa		0%	25%	50%	25%	0%	0%	0%
		interna		50%	25%	25%	0%	0%	0%	0%
n=4	izquierda	externa		0%	25%	50%	0%	25%	0%	0%
		interna		25%	25%	0%	50%	0%	0%	0%

Generación 13				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=6	derecha	externa		0	0	4	2	0	0	0
		interna		2	2	2	0	0	0	0
n=8	izquierda	externa		0	0	2	5	1	0	0
		interna		2	2	4	0	0	0	0

Generación 13				Número de ictaxones						
				0	1	2	3	4	5	6
n=6	derecha	externa		0%	0%	67%	33%	0%	0%	0%
		interna		33%	33%	33%	0%	0%	0%	0%
n=8	izquierda	externa		0%	0%	25%	63%	13%	0%	0%
		interna		25%	25%	50%	0%	0%	0%	0%

Generación 14									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=3	derecha	externa	0	0	2	1	0	0	0
		interna	2	0	1	0	0	0	0
n=3	izquierda	externa	0	2	0	1	0	0	0
		interna	2	0	1	0	0	0	0

Generación 14									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=3	derecha	externa	0%	0%	67%	33%	0%	0%	0%
		interna	67%	0%	33%	0%	0%	0%	0%
n=3	izquierda	externa	0%	67%	0%	33%	0%	0%	0%
		interna	67%	0%	33%	0%	0%	0%	0%

Generación 15									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=2	derecha	externa	0	0	1	1	0	0	0
		interna	1	1	0	0	0	0	0
n=4	izquierda	externa	0	2	2	0	0	0	0
		interna	4	0	0	0	0	0	0

Generación 15									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=2	derecha	externa	0%	0%	50%	50%	0%	0%	0%
		interna	50%	50%	0%	0%	0%	0%	0%
n=4	izquierda	externa	0%	50%	50%	0%	0%	0%	0%
		interna	100%	0%	0%	0%	0%	0%	0%

Generación 16									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=3	derecha	externa	0	1	1	1	0	0	0
		interna	1	2	0	0	0	0	0
n=2	izquierda	externa	0	0	2	0	0	0	0
		interna	2	0	0	0	0	0	0

Generación 16									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=3	derecha	externa	0%	33%	33%	33%	0%	0%	0%
		interna	33%	67%	0%	0%	0%	0%	0%
n=2	izquierda	externa	0%	0%	100%	0%	0%	0%	0%
		interna	100%	0%	0%	0%	0%	0%	0%

Generación 17									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=2	derecha	externa	0	0	1	1	0	0	0
		interna	1	0	1	0	0	0	0
n=1	izquierda	externa	0	0	0	0	1	0	0
		interna	0	0	1	0	0	0	0

Generación 17									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=2	derecha	externa	0%	0%	50%	50%	0%	0%	0%
		interna	50%	0%	50%	0%	0%	0%	0%
n=1	izquierda	externa	0%	0%	0%	0%	100%	0%	0%
		interna	0%	0%	100%	0%	0%	0%	0%

Generación 18									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=3	derecha	externa	0	0	2	1	0	0	0
		interna	2	0	1	0	0	0	0
n=2	izquierda	externa	0	0	1	1	0	0	0
		interna	1	0	0	1	0	0	0

Generación 18									
Número de ictaxones			0	1	2	3	4	5	6
n=3	derecha	externa	0%	0%	67%	33%	0%	0%	0%
		interna	67%	0%	33%	0%	0%	0%	0%
n=2	izquierda	externa	0%	0%	50%	50%	0%	0%	0%
		interna	50%	0%	0%	50%	0%	0%	0%

Anexo 7. Tabla con el registro del número, y porcentaje de ictotaxones presentes en las superficies externas e internas de todos los ejemplares de cada generación. Se diferencia entre las valvas derechas e izquierdas. n= número de valvas derechas e izquierdas de la generación correspondiente.

7.8. ANEXO 8.

Generación 1		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
n=10	externa	0	0	8	2	0	0	0
	interna	4	2	2	2	0	0	0

Generación 1		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	0%	80%	20%	0%	0%	0%
	interior	40%	20%	20%	20%	0%	0%	0%

Generación 2		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
n=12	externa	0	0	4	7	1	0	0
	interna	8	2	2	0	0	0	0

Generación 2		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	0%	33%	58%	8%	0%	0%
	interior	67%	17%	17%	0%	0%	0%	0%

Generación 3		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
n=11	externa	0	0	4	6	1	0	0
	interna	7	3	1	0	0	0	0

Generación 3		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	0%	36%	55%	9%	0%	0%
	interior	64%	27%	9%	0%	0%	0%	0%

Generación 4		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
n=8	externa	0	1	3	4	0	0	0
	interna	5	0	0	3	0	0	0

Generación 4		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	13%	38%	50%	0%	0%	0%
	interior	63%	0%	0%	38%	0%	0%	0%

Generación 5		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
n=6	externa	0	0	5	1	0	0	0
	interna	3	2	1	0	0	0	0

Generación 5		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	0%	83%	17%	0%	0%	0%
	interior	50%	33%	17%	0%	0%	0%	0%

Generación 6		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
n=9	externa	0	1	2	5	1	0	0
	interna	4	1	3	1	0	0	0

Generación 6		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	11%	22%	56%	11%	0%	0%
	interior	44%	11%	33%	11%	0%	0%	0%

Generación 7		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
n=9	externa	0	4	4	1	0	0	0
	interna	4	4	1	0	0	0	0

Generación 7		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	44%	44%	11%	0%	0%	0%
	interior	44%	44%	11%	0%	0%	0%	0%

Generación 8		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
n=12	externa	0	1	7	3	1	0	0
	interna	5	3	4	0	0	0	0

Generación 8		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	8%	58%	25%	8%	0%	0%
	interior	42%	25%	33%	0%	0%	0%	0%

Generación 9		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
n=9	externa	0	5	4	0	0	0	0
	interna	5	1	2	1	0	0	0

Generación 9		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	56%	44%	0%	0%	0%	0%
	interior	56%	11%	22%	11%	0%	0%	0%

Generación 10		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
n=12	externa	0	1	7	4	0	0	0
	interna	6	6	0	0	0	0	0

Generación 10		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	8%	58%	33%	0%	0%	0%
	interior	50%	50%	0%	0%	0%	0%	0%

Generación 11		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
n=10	externa	0	1	4	4	1	0	0
	interna	2	2	5	1	0	0	0

Generación 11		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	10%	40%	40%	10%	0%	0%
	interior	20%	20%	50%	10%	0%	0%	0%

Generación 12		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
n=8	externa	0	2	4	1	1	0	0
	interna	3	2	1	2	0	0	0

Generación 12		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	25%	50%	13%	13%	0%	0%
	interior	38%	25%	13%	25%	0%	0%	0%

Generación 13		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
n=14	externa	0	0	6	7	1	0	0
	interna	4	4	6	0	0	0	0

Generación 13		Número de icnotaxones						
		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	0%	43%	50%	7%	0%	0%
	interior	29%	29%	43%	0%	0%	0%	0%

Generación 14								
Número de icnotaxones		0	1	2	3	4	5	6
n=6	externa	0	2	2	2	0	0	0
	interna	4	0	2	0	0	0	0

Generación 14								
Número de icnotaxones		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	33%	33%	33%	0%	0%	0%
	interior	67%	0%	33%	0%	0%	0%	0%

Generación 15								
Número de icnotaxones		0	1	2	3	4	5	6
n=6	externa	0	2	3	1	0	0	0
	interna	5	1	0	0	0	0	0

Generación 15								
Número de icnotaxones		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	33%	50%	17%	0%	0%	0%
	interior	83%	17%	0%	0%	0%	0%	0%

Generación 16								
Número de icnotaxones		0	1	2	3	4	5	6
n=5	externa	0	1	3	1	0	0	0
	interna	3	2	0	0	0	0	0

Generación 16								
Número de icnotaxones		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	20%	60%	20%	0%	0%	0%
	interior	60%	40%	0%	0%	0%	0%	0%

Generación 17								
Número de icnotaxones		0	1	2	3	4	5	6
n=3	externa	0	0	1	1	1	0	0
	interna	1	0	2	0	0	0	0

Generación 17								
Número de icnotaxones		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	0%	33%	33%	33%	0%	0%
	interior	33%	0%	67%	0%	0%	0%	0%

Generación 18								
Número de icnotaxones		0	1	2	3	4	5	6
n=5	externa	0	0	3	2	0	0	0
	interna	3	0	1	1	0	0	0

Generación 18								
Número de icnotaxones		0	1	2	3	4	5	6
Superficie	exterior	0%	0%	60%	40%	0%	0%	0%
	interior	60%	0%	20%	20%	0%	0%	0%

Anexo 8. Tabla con el registro del número, y porcentaje de icnotaxones presentes en las superficies externas e internas de todos los ejemplares de cada generación sin diferenciar entre las valvas derechas e izquierdas.

7.9. ANEXO 9

Perfil	Rumbo	Perfil	Rumbo
E	N 35°	B	N 100°
E	N 70°	B	N 30°
E	N 45°	B	N 100°
E	N 45°	B	N 110°
E	N 45°	B	N 50°
E	N 50°	B	N 40°
E	N 55°	B	N 270°
E	N 30°	B	N 200°
E	N 55°	B	N 225°
E	N 25°	B	N 230°
E	N 5°	B	N 260°
E	N 300°	B	N 270°
E	N 45°	B	N 295°
E	N 105°	B	N 220°
E	N 40°	B	N 150°
E	N 290°	B	N 210°
E	N 45°	B	N 40°
E	N 160°	B	N 10°
E	N 90°	B	N 260°
E	N 55°	B	N 280°
E	N 350°	B	N 100°
E	N 50°	B	N 170°
E	N 50°	B	N 185°
E	N 45°	B	N 270°
E	N 325°	B	N 240°
E	N 55°	B	N 260°
E	N 55°	B	N 90°
E	N 33°	B	N 80°
E	N 10°	B	N 40°
E	N 65°	B	N 70°
E	N 65°	B	N 140°
E	N 315°	B	N 210°
E	N 5°	B	N 175°
E	N 165°	B	N 140°
B	N 310°	B	N 50°
B	N 25°	B	N 70°
B	N 250°	B	N 45°
B	N 270°	B	N 200°
B	N 120°	B	N 140°
B	N 240°	B	N 45°
B	N 10°	B	N 100°
B	N 100°	B	N 110°
B	N 40°	B	N 80°
B	N 130°	B	N 100°
B	N 195°		

Anexo 9. Tabla con los datos de rumbo tomados en 89 valvas de los perfiles B (n= 55) y E (n= 34).

7.10. ANEXO 10.

Ejemplar	Líneas de crecimiento	Ejemplar	Líneas de crecimiento	Ejemplar	Líneas de crecimiento	Ejemplar	Líneas de crecimiento
24867b	falta	24913b	14	24959c	30	25080c	32
24868b	28	24914b	25	24960c	32	25081e	36
24869b	29	24915b	17	24961c	28	25082e	53
24870b	21	24916b	27	24962c	41	25083e	38
24871b	19	24917b	31	24963c	43	25084e	17
24872b	16	24918b	44	44964c	25	25085e	65
24873b	15	24919b	46	24965c	45	25086e	29
24874b	24	24920b	20	24966c	19	25087e	37
24875b	18	24921b	32	24967c	34	25088e	35
24876b	28	24922b	29	24968c	40	25089e	28
24877b	20	24923b	28	24969c	23	25090e	56
24878b	23	24924b	48	24970c	47	25091e	46
24879b	26	24925b	59	24971c	36	25092e	25
24880b	32	24926b	26	24972c	40	25093e	25
24881b	36	24927b	32	24973c	19	25094e	33
24882b	22	24928b	40	24974c	20	25095e	34
24883b	20	24929b	40	24975c	20	25096e	30
24884b	21	24930b	31	24976c	30	25097e	23
24885b	30	24931c	57	24977c	28	25098e	31
24886b	30	24932c	31	24978c	24	25099f	69
24887b	32	24933c	28	24979c	36	25100f	22
24888b	29	24934c	26	24980c	49	25101f	24
24889b	28	24935c	41	24981c	31	25102f	24
24890b	31	24936c	38	24982c	21	25103f	23
24891b	27	24937c	47	24983c	21	25104f	51
24892b	25	24938c	24	24984c	23	25105f	46
24893b	20	24939c	59	24985c	41	25106f	68
24894b	21	24940c	49	24986c	34	25107f	72
24895b	14	24941c	31	24987c	39	25108f	65
24896b	25	24942c	40	24988c	22	25109f	46
24897b	37	24943c	51	24989c	17	25110f	30
24898b	25	24944c	46	24990c	44	25111f	35
24899b	21	24945c	64	24991c	22	25112f	46
24900b	23	24946c	48	24992c	falta	25113f	19
24901b	9	24947c	27	24993c	11	25114f	30
24902b	31	24948c	25	24994c	22	25115f	65
24903b	cubierta	24949c	20	24995c	21	25116f	26
24904b	35	24950c	26	24996c	30	25117f	47
24905b	30	24951c	41	24997c	25	25118f	27
24906b	34	24952c	41	24998c	46	25119f	14
24907b	26	24953c	33	24999c	50	25120f	49
24908b	cubierta	24954c	37	25075c	37	25121f	16
24909b	28	24955c	31	25076c	50	25122f	20
24910b	20	24956c	23	25077c	36	25123f	40
24911b	16	24957c	26	25078c	40	SUMA	5775
24912b	35	24958c	24	25079c	33	PROMEDIO	32,8125
						EDAD	16,4063

Anexo 10. Número de líneas de crecimiento contadas en el área del ligamento para cada ejemplar recolectado. Los números en negrita indican que el conteo de las líneas de crecimiento es incompleto debido a que las valvas se encuentran descamadas exteriormente

8. BIBLIOGRAFÍA

- Akpan, E.B. y Farrow, G.E. 1984. Shell-boring algae on the Scottish continental shelf: identification, distribution, bathymetric zonation. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences, v. 75, p. 1-12
- Akpan, E.B. y Farrow, G.E. 1985. Shell bioerosion in high-latitude low-energy environments: Firths of Clyde and Lorne, Scotland. Marine Geology, v. 67, p. 139-150.
- Bahr, L.M. y Lanier, W.P. 1981. The ecology of intertidal oyster reefs of the South Atlantic Coast: a community profile. United States Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services, Washington, D.C. FWS/OBS-81/15, 105 p.
- Barreda, V.D. 1997. Palinoestratigrafía de la Formación San Julián en el área de Playa La Mina (Provincia de Santa Cruz), Oligoceno de la Cuenca Austral. Ameghiniana, v. 34, p. 283-294.
- Bernard, F.R. 1974. Annual biodeposition and gross energy budget of mature Pacific oysters, *Crassostrea? gigas*. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, v. 31, p. 185-190.
- Bernard-Dumanois, A., y Delance, J.H. 1983. Microperforations par algues et champignons sur les conchilles des "Marnes à *Ostrea acuminata*" (Bajocien supérieur) de Bourgogne (France), relations avec le milieu et utilisation paléobathymétrique. Geobios, v. 16, p. 419-429.
- Bertels, A. 1970. Sobre el "Piso Patagoniano" y la representación de la época del Oligoceno en Patagonia Austral, República Argentina. Revista Asociación Geológica Argentina, v. 25, p. 495-501.
- Bertels, A. 1975. Bioestratigrafía del Paleógeno en la República Argentina. Revista Española de Micropaleontología, v. 7, p. 429-450.
- Bertels, A. 1977. Estratigrafía y micropaleontología de la Formación San Julián en su área tipo, provincia de Santa Cruz, República Argentina. Ameghiniana, v. 14, p. 233-293.

- Bertels, A. y Zabert, L. 1980. Microfauna del Grupo Santa Maria (Terciario superior) en las provincias de Catamarca y Tucumán, Republica Argentina. 2° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1° Congreso Latinoamericano de Paleontología. (Buenos Aires, 1978), Actas 3, p. 67-73.
- Blake, J.A., y Evans, J.W. 1973. *Polydora* and related genera as borers in mollusk shells and other calcareous substrates (Polychaeta: Spionidae). *Veliger*, v. 15, p. 235–249.
- Brito, C., Casadío, S. y Pereyra, J. 2006. Esclerocronología de “*Ostrea*” *patagonica* d’Orbigny, un medio para conocer la historia de un arrecife del Mioceno Superior. 9° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Resúmenes, p. 243.
- Bromley, R.G. 1994. The palaeoecology of bioerosion: *in* Donovan, K., ed., *The Palaeobiology of Trace Fossils*: Belhaven Press, London, p. 134–154.
- Bodenbender, G. 1912. Constitución geológica de la parte meridional de La Rioja y regiones limítrofes. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 19, p. 1-220. Córdoba.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. y Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory: *Trends in Ecology and Evolution*, v. 18, p. 119-125.
- Buatois, L., Mángano, G. y Aceñolaza, F. 2002. Trazas fósiles. Señales de comportamiento en el registro estratigráfico. Edición especial MEF N°2, 382 p.
- Burns, D. y Nelson, C. 1981. Oxygen isotopic paleotemperatures across the Runangan-Whaingaroan (Eocene-Oligocene) boundary in a New Zealand shelf sequence. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, v. 24, p. 529-538.
- Camacho, H.H. 1974. Bioestratigrafía de las formaciones marinas del Eoceno y Oligoceno de la Patagonia. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 26, p. 39 - 57.
- Casadío, S., Feldmann, R.M. y Foland, K.A. 2000. $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ age and oxygen isotope temperature of the Centinela Formation, southwestern Argentina: an Eocene age from crustacean-rich “Patagonian” beds. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 13, p. 123-132.
- Casadío, S., Parras, A., Marensi, S.A. y Griffin, M. 2001. Edades $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de

- Crassostrea hatcheri* (Ortmann) – Bivalvia, Ostreoidea- en el “Patagoniano” de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana*, v. 38, p. 30R.
- Casadío, S., Parras, A., Brito, C., y Griffin, M. 2005. Communities associated to Tertiary oyster reefs: changes in space and time. *Ameghiniana*, 42:21R.
- Gatrall, M. y Golubic, S. 1970. Comparative study on some Jurassic and Recent endolithic fungi using scanning electron microscope: en Crimes, T.P., y Harper, J.C., (eds.).
- Trace Fossils: Seel House Press, Liverpool. p. 167–178.
- Groeber, P. 1929. Líneas fundamentales de la geología de Neuquén, sur de Mendoza y regiones adyacentes. Publicación de la Dirección Nacional de Geología y Minería N° 58, p. 1-100.
- Groeber, P. 1949. Observaciones geológicas a lo largo del meridiano 70°. Adiciones y correcciones. *Revista de la Sociedad Geológica Argentina*, v. 4, p. 37-39.
- Dame, R.F., Wolaver, T.G. y Libes, S.M. 1985. The summer uptake and release of nitrogen by an intertidal oyster reef. *Netherlands Journal of Sea Research*, v. 19, p. 265-268.
- Darwin, C. 1846. *Geological Observations on South America. Being the Third Part of the Voyage of the Beagle, under the Command of Capt. Fitzroy, R.N. during the Years 1832 to 1836*: Smith, Elder & Co., London, 279 p.
- Del Río, C.J. 1988. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía de la Formación Puerto Madryn (Mioceno Medio). Provincia del Chubut – Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, v. 40, p. 231-254.
- Del Río, C.J. 1990. Composición, origen y significado paleoclimático de la malacofauna «Entreterriense» (Mioceno Medio) de la Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, v. 42, p. 207-226.
- Del Río, C.J. 1991. Revisión sistemática de los bivalvos de la Formación Paraná (provincia de Entre Ríos, Mioceno Medio) de la Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Monografía N° 7*, 93 p.
- Del Río, C.J. 1992. Middle Miocene Bivalves of the Puerto Madryn Formation, Valdes

- Peninsule, Chubut Province, Argentina (Nuculidae – Pectinidae) Part I. *Palaeontographica*. V. ABT a, n 225, p. 1-58
- Del Río, C.J. 2000. Malacofauna de las formaciones Paraná y Puerto Madryn (Mioceno marino, Argentina): su origen, composición y significado bioestratigráfico. En. Aceñolaza, F.G. y Herbst, R. (Eds.) *El Neógeno de Argentina*, INSUGEO, SERIE correlación Geológica, 14, p. 77–101.
- Del Río, C.J. y Martínez, S.A. 1998. Clase Bivalvia. En C.J. del Río (ed): *Moluscos Marinos Miocenos de la Argentina y del Uruguay*. Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Monografía N° 15, p. 48 – 83.
- Del Río, C. J., Martínez, S. y Scasso, R. A. 2001. Nature and origin of Spectacular Miocene Shell beds of Northeastern Patagonia (Argentina): Paleocological and bathymetric Significance. *Palaios*, v. 16, p. 3-25.
- d'Orbigny, A. 1831-1842. *Voyage dans l'Amérique Meridionale*. Paris, vol. 5 part 3 Mollusques 758 pp. 9 Atlas 85 pls. Ed. Chez P. Bertrand.
- Gatrall, M. y Golubic, S., 1970, Comparative study on some Jurassic and Recent endolithic fungi using scanning electron microscope: en Crimes, T.P., y Harper, J.C. (eds.). *Trace Fossils: Seel House Press, Liverpool*, p. 167–178.
- Gektridis, M., 1997. Vorkommen, Ökologie und taxonomie von Mikrobohrorganismen in ausgewählten Riffbereichen um die Inseln Lee Stocking Island (Bahamas) und One Tree Island (Australien). Unpublished Ph.D. Thesis, J.W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main, 276 p.
- Guerstein, G. R., Guler, M. V. y Casadío, S. 2005. Palynostratigraphy and Palaeoenvironments of the Oligocene/Miocene boundary from the Centinela Formation, southwestern Argentina. Beaudoin A.B. y Head M.J. (eds.) *The Palynology and Micropalaeontology of Boundaries*, Geological Society Special Publication. Special Publication, 230:325-343.
- Haller, M. 1978. Estratigrafía de la región al poniente de Puerto Madryn. 7° Congreso Geológico Argentino (Neuquén, 1978), Actas 1, p. 285 – 206.
- Herbst, R. y Zabert, L.L. 1987. Microfauna de la Formación Paraná (Mioceno Superior) de la cuenca Chaco-Paranense (Argentina). *FACENA* N° 7, p. 165-206.
- Higuera-Ruiz, R. y Elorza, J. 2006. Distribución de elementos (Mg, Sr y Na) en la ostra

- Crassostrea gigas* de las marismas de Santoña, Cantabria: control estacional, microestructural y ontogenético. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, v. 19, p. 27-41.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. y Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers: *Oikos*, v. 69, p. 373-386.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. y Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, v. 78, p. 1946-1957.
- Kamp, P., McIntyre, A., Hayton, S., Nelson, C., Pillans, B. y Naish, T. 1999. Pliocene and Pleistocene stratigraphy and sedimentary geology of Wanganui Basin. *Geological Society of New Zealand, Field Guide*, 20 p.
- Kelly, S.R.A., y Bromley, R.G. 1984. Ichnological nomenclature of clavate borings. *Palaeontology*, v. 27, p. 793-807.
- Kennedy, V.S. 1996. The ecological role of the eastern oyster, *Crassostrea virginica*, with remarks on disease. *Journal of Shellfish Research*, v. 15, p. 177-183.
- Kidwell, S.M. y Holland, S.M. 1991. Field description of coarse bioclastic fabrics. *Palaios*, v. 6, p. 426-434.
- Kiene, W.E., Radtke, G., Gektridis, M., Golubic, S., y Vogel, K. 1995. Factors controlling the distribution of microborers in Bahamian reef environments: en Schuhmacher, H., Kiene, W., Dullo, W.-C., Gektidis, M., Golubic, S., Heiss, G.A., Kampmann, H., Kroll, D.K., Kuhrau, M.L., Radtke, G., Reijmer, J.G., Reinicke, G.B., Schlichter, D., y Vogel, K., eds., *Factors Controlling Holocene Reef Growth: an Interdisciplinary Approach*. *Facies*, v. 32, p. 174-188.
- Lawton, J.H. y Jones, C.G. 1995. Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers: En Jones, C.G. y Lawton, J.H., eds., *Linking species and ecosystems*: Chapman and Hall, New York, p. 141-150.
- Legarreta, L. y Uliana, M.A. 1994. Asociaciones de fósiles y hiatos en el supracretácico-neógeno de Patagonia: una perspectiva estratigráfica-secuencial. *Ameghiniana*, v. 31, p. 257-281.
- Lehman, M.E. 1974. Oyster reefs at Crystal River, Florida, and their adaptation to thermal plumes: Unpublished Ph.D. Dissertation, University of Florida, Gainesville, 197 p.

- Lund, E.J. 1957. Self-silting by the oyster and its significance for sedimentation geology. Publication of the Institute of Marine Sciences, University of Texas, v. 4, p. 320-327.
- Malumián, N. 1999. La sedimentación y el volcanismo Terciario en la Patagonia extraandina: 1. La sedimentación en la Patagonia Extraandina. En Caminos, J. (Ed), Geología Argentina, vol. 29 (18). Anales del Instituto de Geología y Recursos Minerales, Buenos Aires, p. 557-578.
- Malumián, N. y Masiuk, V. 1973. Asociaciones foraminíferológicas fósiles de la República Argentina. 5º Congreso Geológico Argentino (Córdoba, 1973), Actas 3, p. 433-453.
- Manassero, M., Griffin, M., y Pastorino, G. 1997. Coquinas and shelf deposits of the San Julián Formation (upper Eocene-lower Oligocene) southern Patagonia, Argentina: Revista de la Asociación Geológica Argentina, v. 52, p. 286-296.
- Mao Che, L., Le Campion-Alsumard, T., Boury-Esnault, N., Payri, C., Golubic, S. y Bézac, C., 1996. Biodegradation of shells of the black pearl oyster, *Pinctada margaritifera* var. *cumingii*, by microborers and sponges of French Polynesia. Marine Biology, v. 126, p. 509–519.
- Martínez, S. A., del Río, C. J. y Reichler, V. 1998. Clase Gastropoda. En C.J. del Río (ed.): Moluscos Marinos Miocenos de la Argentina y del Uruguay. Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Buenos Aires, Monografía N° 15, cap.1, p. 26 -47.
- Mayoral, E. 1988. Microperforaciones (Tallophyta) sobre bivalvia del Plioceno del Bajo Guadalquivir. Importancia paleontológica. Estudios Geológicos, v. 44, p. 301-316.
- Náñez, C. 1988. Foraminíferos y bioestratigrafía del Terciario de la formaciones San Julián y Monte León (Eoceno superior-Mioceno inferior), provincia de Santa Cruz, Argentina. Ameghiniana, v. 28, p. 179-195.
- Nelson, C.S. 1978. Stratigraphy and paleontology of the Oligocene Te Kuiti Group, Waitomo County, South Auckland, New Zealand. New Zealand Journal of Geology and Geophysics, v. 21, p. 553-594.
- Nelson, C., Burns, D.A. y Rodgers, K.A. 1983. The taxonomic status, and isotopic

- evidence for paleoenvironments, of giant oysters from the Oligocene Te Kuiti Group, South Auckland, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, v. 26, p. 289-299.
- Newell, R.I.E. 1988. Ecological changes in Chesapeake Bay: Are they the result of overharvesting the American oyster, *Crassostrea virginica*. En Lynch M.P. y Krome, E.C., eds., *Understanding the estuary: Advances in Chesapeake Bay research: Chesapeake Research Consortium Publication 129*, Solomons, Maryland, p. 536-546.
- Ortmann, A.E. 1897. On some of the large oysters of Patagonia. *Americal Journal of Science*, v. 4, p. 355-357.
- Parras, A. y Casadío, S. 2002. Oyster concentration from San Julián Formation, Paleogene of Patagonia, Argentina. Taphonomic analysis and paleoenvironmental implications. en De Renzi, M., Pardo Alonso, M.V., Belinchón, M., Peñalver, E., Montoya, P. y Márquez-Aliaga, A., (Eds.), *Current Topics on Taphonomy and Fossilization: 3. Taphonomy of the shell concentrations*. Ayuntamiento de Valencia, Valencia, p. 207-213.
- 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*, v. 217, p. 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*, v. 21, p. 68-186.
- Parras, A., Griffin, M., Feldmann, R., Casadío, S., Schweitzer, C. y Marensi, S. 2008. Correlation of marine beds based on Sr and Ar date determinations and faunal affinities across the Paleogene/Neogene boundary in southern Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 28, p. 204-216.
- Pufahl, P.K. y James, N.P. 2006. Monospecific Pliocene oyster buildups, Murray Basin, South Australia: Brackish water end member of the reef spectrum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 233, p. 11 –33
- Radtke, G., Le Campion-Alsumard, T., y Golubic, S. 1996. Microbial assemblages of

- the bioerosional ‘‘notch’’ along tropical limestone coasts. *Algological Studies*, v. 83, p. 469–482.
- Radtke, G., Le Campion-Alsumard, T., y Golubic, S. 1997. Microbial assemblages involved in tropical coastal bioerosion: an Atlantic–Pacific comparison. *Proceedings of 8th International Coral Reef Symposium*, v. 2, p. 1825–1830.
- Russo, A. y Serraiotto, A. 1978. Contribución al conocimiento de la estratigrafía terciaria en el Noroeste Argentino. 7º Congreso Geológico Argentino (Neuquén, 1978), Actas 1, p. 715-730.
- Scasso, R.A. McArthur, J.M., del Río, C.J., Martinez, S. y Thirlwall, M.F. 2001. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ Late Miocene age of fossil molluscs in the ‘‘Entrerriense’’ of the Valdés Peninsula (Chubut, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, v. 14 (3), p. 319-329.
- Sprechmann, P., Verde, M., Martinez, S., y Gaucher, C. 1998. Paleocología y ambientes de sedimentación de biostromos y ‘‘Match reefs’’ de ostreidos, sus endositos y epibiontes (Formación Camacho, Mioceno medio-superior; Uruguay). Actas segundo congreso uruguayo de Geología, p. 205-209.
- Stappenbeck, R. 1927. Ubre Transgressionen und Regressionen des Meeress und Gebirgsbildung in Südamerika. *Neues Jahrbuch fur Mineralogie, Beilageband 58.Abt. B*.
- Tudhope, A.W. y Risk, M.J. 1985. Rate of dissolution of carbonate sediments by microboring organisms, Davie Reef, Australia. *Journal of Sedimentary Petrology*, v. 55, p. 440–447.
- Van Der Pers, J.N.C. 1978. Bioerosion by *Polydora* (Polychaeta, Sedentaria, Vermes) of Helgoland, Germany. *Geologie en Mijnbouw*, v. 57, p. 465–478.
- Visconti, G., De Elorriaga, E. y Parras, A. 2003. Sedimentitas marinas de la Formación Barranca Final (Mioceno medio-superior de la cuenca del Colorado), aflorantes en el sudeste de la provincia de La Pampa, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, v. 58, p. 187-193.
- Vogel, K., Kiene, W.E., Gektridis, M., y Radtke, G. 1996. Scientific results from investigation of microbial borers and bioerosion in reef environments: en Reitner, J., Neuweiler, F. y Gunkel, F., eds., *Global and Regional Controls on Biogenic*

- Sedimentation I, Reef Evolution: Research Reports. Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie, v. 2, p. 139–143.
- Wells, H.W. 1961. The fauna of oyster beds, with special reference to the salinity factor. Ecological Monographs, v. 31, p. 239-266.
- Zabert, L.L. 1978. Micropaleontología de la Formación Paraná (Mioceno superior) en el subsuelo de la provincia de Santa Fé, República Argentina. FACENA N° 2, p. 101-165.
- Zabert, L.L. y Herbst, R. 1977. Revisión de la microfauna Miocena de la Formación Paraná (entre Victoria y Villa Urquiza, provincia de Entre Ríos, Argentina) con algunas consideraciones estratigráficas. FACENA N° 1, p. 131-174.
- Zabert, L.L. y Barbvano, J. 1982-1984. Microfósiles Miocénicos (Formación Paraná) de Córdoba, Santiago del Estero y nuevas descripciones de Entre Ríos. FACENA N° 5, p. 135-150.
- Zinsmeister, W.J., Marshall, L.G., Drake, R.E. y Curtis, G.H. 1981. First radioisotope (Potassium-Argon) age of marine Neogene Rio Negro Beds in Northeastern Patagonia, Argentina. Science, v. 212, p. 440.