

ANÁLISIS TAFONÓMICO DE MOLUSCOS POR DEBAJO DE LA INTERFASE AGUA-SEDIMENTO EN LA LAGUNA NAHUEL RUCÁ (PROVINCIA DE BUENOS AIRES, ARGENTINA)



PAULA A. CRISTINI y CLAUDIO G. DE FRANCESCO

Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC) - Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Juan B. Justo 2550, 1er piso, B7608FBY Mar del Plata, Argentina - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). paulacristini@conicet.gov.ar, cgdefrancesco@conicet.gov.ar

Resumen. Se analizó la preservación de los restos de moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento en la laguna Nahuel Rucá (37°37'S–57°25'O) con el objetivo de determinar el grado de alteración tafonómica y estimar la extensión de la zona tafonómicamente activa (TAZ). Para ello se realizó una descripción de los patrones de preservación observados en cinco testigos extraídos de la zona litoral y se evaluó el efecto de la disolución de los restos a diferentes profundidades y en presencia o ausencia de periostraco, por medio de un experimento de campo. En todos los testigos, los restos recuperados estuvieron dominados por fragmentos. En total se identificaron siete especies: *Biomphalaria peregrina* (d'Orbigny, 1835), *Drepanotrema kermatooides* (d'Orbigny, 1835), *Heleobia australis* (d'Orbigny, 1835), *H. parchappii* (d'Orbigny, 1835), *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1801), *Uncancylus concentricus* (d'Orbigny, 1835) y *Musculium argentinum* (d'Orbigny, 1835). Se concluye que la TAZ se extiende desde la superficie hasta aproximadamente 25 cm de profundidad. La mayor destrucción tiene lugar en los primeros 10 cm y disminuye gradualmente con la profundidad. De manera similar, la riqueza específica y la abundancia de los restos disminuyen a lo largo de la TAZ, preservándose solamente *H. parchappii* y fragmentos indeterminables. El efecto de la disolución que tiene lugar en la TAZ es mayor en aquellas conchas que carecen de periostraco. Sin embargo, no se observaron diferencias en la disolución con la profundidad.

Palabras clave. Tafonomía. Moluscos. Disolución. Lagunas. Provincia de Buenos Aires.

Abstract. TAPHONOMIC ANALYSIS OF MOLLUSKS BELOW THE SEDIMENT-WATER INTERFACE IN NAHUEL RUCÁ LAKE (BUENOS AIRES PROVINCE, ARGENTINA). The preservation of mollusk remains below the sediment-water interface in Nahuel Rucá lake (37°37'S–57°25'W) was analyzed in order to determine the degree of taphonomic alteration and to estimate the vertical extension of the taphonomically active zone (TAZ). To achieve that, the preservation patterns observed in five cores sampled from the littoral zone were described, and the effect of depth and presence of periostracum on shell dissolution was assessed by means of a field experiment. In all cores the recovered remains were dominated by fragments. Seven species were found: *Biomphalaria peregrina* (d'Orbigny, 1835), *Drepanotrema kermatooides* (d'Orbigny, 1835), *Heleobia australis* (d'Orbigny, 1835), *H. parchappii* (d'Orbigny, 1835), *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1801), *Uncancylus concentricus* (d'Orbigny, 1835) and *Musculium argentinum* (d'Orbigny, 1835). We concluded that the TAZ extends from the surface to a depth of approximately 25 cm. The highest destruction takes place in the first 10 cm and decreases gradually with depth. In a similar way, specific richness and abundance decrease downward through the TAZ, and only *H. parchappii* and unidentified fragments are found near the bottom. Dissolution was higher in shells without periostracum. No differences in dissolution were observed with depth.

Key words. Taphonomy. Mollusks. Dissolution. Shallow lakes. Buenos Aires Province.

La tafonomía es la disciplina que estudia los procesos de alteración *post-mortem* de los restos orgánicos hasta su fosilización. La comprensión de estos procesos es de utilidad para evaluar la pérdida de información biológica que se produce durante la fosilización y, de esta manera, poder ajustar el valor de los restos preservados en las secuencias fósiles como indicadores paleoambientales. Hasta el momento los estudios realizados tendientes a comprender los procesos de fosilización se focalizaron en aquellos que ocurren durante las etapas de necrólisis (muerte y descomposición de un organismo) y bioestratinómicas (acontecidos entre la muerte y el enterramiento final), principalmente en ambientes marinos costeros

(Walker y Goldstein, 1999; Carroll *et al.*, 2003; Kowaleswski y LaBarbera, 2004; Tomašových y Rothfus, 2005 y referencias incluidas). Estos estudios demostraron que la mayor pérdida tafonómica tiene lugar en la interfase agua-sedimento y en la zona ubicada inmediatamente por debajo (primeros centímetros), la que se conocería como zona tafonómicamente activa (*Taphonomically Active Zone* o TAZ; Davies *et al.*, 1989). Las pérdidas tafonómicas se producen a causa de procesos físicos (roturas o perforaciones causadas por organismos, fragmentación y abrasión causada por oleaje y corrientes) y/o químicos (disolución), producido por la actividad metabólica de los organismos bioturbadores, siendo la di-

solución el factor más importante que afecta la preservación de los restos en la TAZ junto con la actividad microbiana que regula el estado redox de los sedimentos (Aller, 1982). La extensión vertical de la TAZ depende de diversos factores entre los que se destacan la granulometría y la porosidad del sedimento (Walker y Goldstein, 1999). Por debajo de la TAZ las conchas experimentan una menor destrucción o alteración tafonómica debido a que los procesos tafonómicos no son tan intensos. El límite inferior de esta zona está dado por la profundidad de enterramiento final (*Depth of Final Burial* o DFB; Olszewski, 2004), que representa el punto más profundo por debajo del cual las conchas ya no pueden ser retrabajadas en la columna de sedimento, pasando ya a formar parte del registro fósil (Olszewski, 2004).

Los ambientes de agua dulce han sido poco estudiados en comparación con los ambientes marinos, existiendo al presente un conocimiento muy limitado acerca de cuestiones básicas relacionadas con los procesos de fosilización. Los escasos estudios tafonómicos llevados a cabo estuvieron focalizados en la evaluación de la fidelidad ecológica existente entre la biocenosis y la tanatocenosis, y en la caracterización de las variables tafonómicas de estas últimas en la interfase agua-sedimento (Cohen, 1989; Briggs *et al.*, 1990; Cummins, 1994; Brown *et al.*, 2005; Kotzian y Simões, 2006; Martello *et al.*, 2006). En cada caso, los estudios han sido de tipo descriptivo, dando a conocer los patrones de variación tafonómica observados sin ahondar en los procesos responsables de dicha variación. Se desconoce hasta el momento cómo los procesos tafonómicos afectan la preservación de los restos biológicos por debajo de la interfase agua-sedimento en este tipo de ambientes.

El objetivo general del presente trabajo es evaluar el grado de alteración tafonómica experimentado por los restos de moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento y, de esta manera, estimar la máxima extensión vertical de la TAZ en una laguna de la región pampeana. En particular se analiza si existen diferencias en el grado de preservación, abundancia y riqueza de especies en profundidad y se evalúa el efecto de la disolución de los restos a diferentes profundidades y en presencia o ausencia de perióstraco. El conocimiento sobre la dinámica e intensidad de los procesos tafonómicos que afectan la preservación de los restos de moluscos por debajo de la interfase agua-sedimento resulta de gran importancia porque los restos que logren superar dichos procesos serán los que finalmente se preservarán como fósiles y los que serán utilizados como indicadores en las reconstrucciones paleoambientales.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en la laguna Nahuel Rucá (37°37'S–57°25'O; Fig. 1), ubicada al sudeste de la provincia de Buenos Aires, en el partido de Mar Chiquita, aproximadamente 50 km al norte de la ciudad de Mar del Plata. La laguna es muy somera (aproximadamente 0,60–0,80 m de profundidad media) y tiene una superficie aproximada de 245 hm² (De Francesco *et al.*, 2006). Se caracteriza por presentar una extensa zona litoral dominada por juncos, *Schoenoplectus californicus* (C. A. Mey) Soják, y una zona de aguas abiertas.

La comunidad de moluscos vivientes en la laguna está dominada por *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835) (Cochliopidae), *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1801) (Ampullariidae), *Biomphalaria peregrina* (d'Orbigny, 1835) (Planorbidae) y *Uncancylus concentricus* (d'Orbigny, 1835) (Planorbidae), estos últimos adheridos a los juncos. En algunos momentos del año se han registrado además, *Antillorbis nordensis* (Lucena, 1954) (Planorbidae), *Physa acuta* (Draparnaud, 1805) (Physidae) y *Musculium argentinum* (d'Orbigny, 1835) (Sphaeriidae) (Eleonor Tietze, com. pers.).

La laguna, como la mayoría de los lagos de la región, es una cubeta de deflación ubicada sobre el lado expuesto al viento de una antigua paleoduna. Esta cubeta y las demás paleodunas asociadas probablemente se originaron como consecuencia de la prevalencia de vientos del oeste durante el Pleistoceno tardío (Tricart, 1973). Con el advenimiento de condiciones de mayor humedad relativa durante el Holoceno, estas depresiones probablemente se convirtieron en áreas de descarga de agua subterránea y acumulación superficial, colmatándose gradualmente con sedimentos.

El clima es templado con una temperatura media anual de 13,8°C y una precipitación media anual de 940,6 mm. La temperatura media varía desde 20°C en enero hasta 7,3°C en julio. Las precipitaciones tienen lugar principalmente entre septiembre y marzo, con un máximo de 112,3 mm en febrero y un mínimo de 45,3 mm en agosto. Durante el verano, los vientos más frecuentes provienen del norte, noreste y este (Estación Aerometeorológica de Mar del Plata, 37°33,6'S–57°21'O, Servicio Meteorológico Nacional).

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se dividió en dos etapas. Por un lado se realizó una descripción de los patrones de preservación observados por debajo de la interfase agua-sedimento en testigos extraídos de la zona litoral de la laguna (Fig. 1). El objetivo de esta etapa fue analizar la existencia de diferencias en la riqueza

específica, abundancia y grado de preservación de los moluscos en un gradiente de profundidad desde la interfase agua-sedimento hasta aproximadamente los 50 cm de profundidad. Esta profundidad resulta adecuada ya que la zona de bioturbación en los ambientes costeros que se han estudiado previamente (véase Walker y Goldstein, 1999 y referencias incluidas) no se extiende más allá de esta profundidad. Por otro lado, se llevó a cabo un experimento de campo para evaluar el efecto de la disolución de los restos con o sin perióstraco a diferentes profundidades dentro del sedimento.

Extracción y análisis de testigos sedimentarios

Tareas de campo y laboratorio. Se extrajeron 5 testigos sedimentarios en la zona litoral de la laguna (37°37'1,6"S–57°25'32,8"O; Fig. 1), utilizando un tubo plástico de PVC de 6 cm de diámetro. El mismo se hincó manualmente hasta una profundidad que varió entre 50 y 70 cm, dependiendo de la dureza del sedimento. Se midió la longitud del testigo, y se envolvió con papel *film* y papel aluminio para su transporte al laboratorio.

En el laboratorio los testigos fueron submuestreados cada 2 cm dentro de los 15 días de extraídos. A cada muestra obtenida se le midió el pH con papel de pH (rango 1–14 en intervalos de 1 unidad de pH) y se estimó su volumen con un vaso de precipitado. Las muestras fueron guardadas en bolsas de plástico tipo *ziploc* para evitar la pérdida de agua. A fin de estimar el contenido de humedad se obtuvo una porción de aproximadamente 5 g de cada muestra, que se colocó en bolsas confeccionadas con papel aluminio de peso conocido. El porcentaje de humedad se determinó por secado en estufa a 105°C durante 24 horas. Esas mismas muestras fueron utili-

zadas para determinar el contenido de materia orgánica y de carbonatos totales. Para ello se utilizó el método de pérdida por ignición, que consistió en quemar aproximadamente 5 g de sedimento seco en una mufla a 550°C durante 4 hs para materia orgánica y a 1000°C durante 2 hs para carbono inorgánico (Heiri *et al.*, 2001).

La fracción restante de cada una de las muestras obtenidas se lavó en un tamiz de 0,5 mm de abertura de malla a fin de retener los moluscos presentes. Estos fueron determinados taxonómicamente (en aquellos casos en que fue posible) y contados. El análisis tafonómico consistió en la evaluación del estado de preservación de los restos. Para ello, se elaboró una escala semicuantitativa de tres grados (0 = preservación excelente, 1 = preservación intermedia, 2 = preservación pobre) para las variables fragmentación, desgaste de la superficie y estado del perióstraco, adaptada de Kotzian y Simões (2006). La fragmentación se evaluó como el grado de rotura de la concha, mientras que el desgaste de la superficie se midió como la alteración de la superficie original (lustre, brillo, color, líneas de crecimiento). El estado del perióstraco se evaluó como el porcentaje de esta capa proteica presente en la concha. Para cada variable se consideró como preservación excelente a la de aquellas conchas que no presentaron alteración o que estuvieron alteradas en un porcentaje inferior al 15%. Se consideró preservación intermedia a la de aquellas conchas cuya alteración estuvo entre 15 y 50%. Finalmente, se consideró preservación pobre a la de aquellas conchas que estuvieron alteradas en un porcentaje mayor a 50%. La totalidad de los análisis se efectuaron bajo un microscopio estereoscópico binocular.

Análisis de los datos. Para cada testigo se graficaron los va-

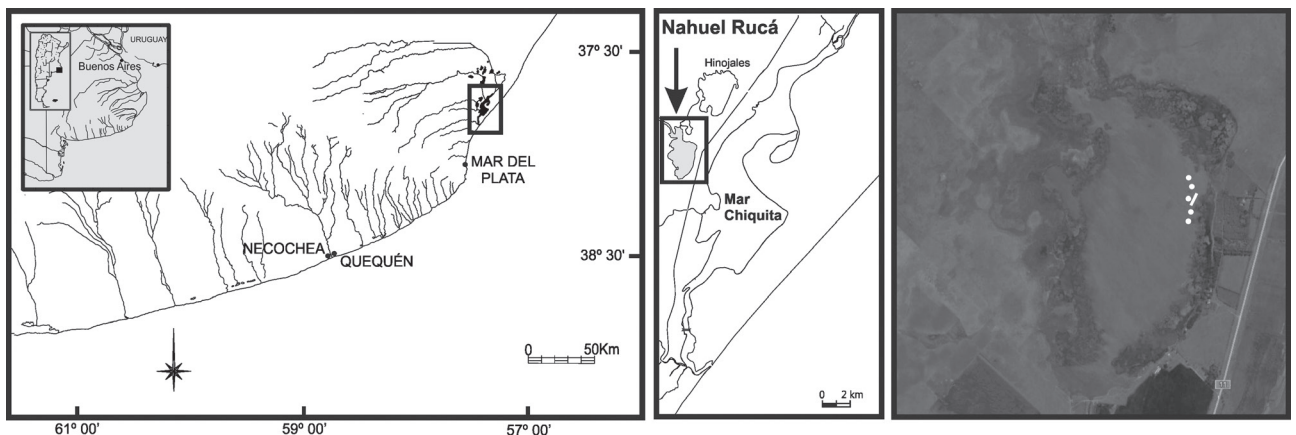


Figura 1. Área de estudio/ *Study-area*. Los círculos señalan los sitios donde se extrajeron los testigos sedimentarios y la barra indica el sitio donde se realizó el experimento/ *Circles indicate the site where sedimentary cores were extracted and bar indicates the site where the experiment was carried out*. La imagen satelital fue obtenida de Google Earth/ *Satellite image was obtained from Google Earth*.

lores de pH, contenido de humedad, materia orgánica y carbonatos y los valores definidos para las variables tafonómicas (fragmentación, desgaste superficial y estado del perióstraco). Se realizaron análisis de agrupamiento (*cluster analysis*) respetando el orden estratigráfico de las muestras, a los fines de dividir las secuencias en zonas caracterizadas por diferencias en las variables físico químicas mencionadas y evaluar el efecto de las mismas en profundidad sobre la preservación de los restos. Se utilizó el programa TGVIEW versión 2.0.2 (Grimm, 2004). El análisis se llevó a cabo utilizando como medida de distancia entre las muestras la distancia euclidiana, sin transformación de los porcentajes. También se graficaron los valores de abundancia por especie, discriminando entre fragmentos y ejemplares enteros.

Experimento de campo: Efecto de la disolución a diferentes profundidades

Para evaluar la existencia de disolución diferencial de las conchas en profundidad, se llevó a cabo un experimento de campo de 5 meses de duración. En dicho experimento se evaluó además el efecto de la disolución sobre conchas con y sin perióstraco.

Tareas de campo y laboratorio. El experimento consistió en la colocación de 5 estacas de madera de 1,80 m de largo, que fueron enterradas hasta una profundidad de 65 cm por debajo de la interfase agua-sedimento. En cada estaca se colocaron bolsas de tela plástica perforada (6x6 cm) conteniendo 5 conchas a profundidades de 5 cm, 20 cm, 35 cm, 50 cm y 65 cm por debajo de la interfase agua-sedimento. Se colocaron 4 bolsas por nivel conteniendo conchas de *Heleobia parghappii* y *Biomphalaria peregrina* con y sin perióstraco, respectivamente, exhibiendo un estado de preservación excelente (categoría 0). Se eligieron estas dos especies por ser las más abundantes en las lagunas de la región (Tietze y De Francesco, 2010). Las bolsas fueron previamente selladas por dos de sus extremos mediante transferencia de calor utilizando una plancha y unidas a la estaca por medio de hilos de *nylon* de diferentes colores para facilitar su identificación. Para evitar cualquier tipo de movimiento de las mismas se las aseguró con precintos plásticos.

El experimento se montó en la zona litoral de la laguna (37°37'4,4"S-57°25'30,2"O) en agosto de 2009, en la misma área de donde fueron obtenidos los testigos sedimentarios (Fig. 1). Al cabo de cinco meses (febrero) se retiró el experimento. El análisis tafonómico consistió en la evaluación del grado de desgaste de la superficie de la concha. Para ello, se aplicó la misma escala semicuantitativa de tres grados

(0 = preservación excelente, 1 = preservación intermedia, 2 = preservación pobre) utilizada para el análisis de los testigos sedimentarios.

Análisis de los datos. Las diferencias en el grado de desgaste de las conchas para cada una de las especies fueron evaluadas a través de un ANOVA de dos factores (Zar, 1984), contrastando profundidad y presencia de perióstraco, a un nivel de significación (α) de 0,05. Se realizó además un test de *t* para comparar si existían diferencias en el grado de desgaste entre ejemplares de las dos especies sin perióstraco.

RESULTADOS

Testigos sedimentarios

Los testigos extraídos tuvieron longitudes variables entre 25 y 72 cm. Debido a la metodología de extracción, los testigos sufrieron una compresión de entre 27 y 37% (promedio de compresión de 27,4%). En todos los testigos analizados los moluscos recuperados estuvieron dominados por fragmentos (la fragmentación fluctuó entre 1,6 y 2).

Se identificaron seis especies de gasterópodos y una especie de bivalvo (Fig. 2). Los gasterópodos estuvieron representados por *Biomphalaria peregrina*, *Drepanotrema kermatoides* (d'Orbigny, 1835), *Heleobia australis* (d'Orbigny, 1835) (Cochliopidae), *H. parghappii*, *Pomacea canaliculata* y *Uncancylus concentricus*. La especie de bivalvo correspondió a *Musculium argentinum*.

En todos los testigos el pH fluctuó entre 7 y 8, con muy poca variación en profundidad. El contenido de humedad varió entre 25 y 77%, estando los valores más altos representados en los primeros 10 centímetros y decreciendo gradualmente con la profundidad. En algunos testigos (T2, T3) se registró un incremento posterior hacia la base. Tanto el contenido de materia orgánica como de carbonatos totales mostraron un patrón similar, que se correspondió con el patrón decreciente observado para la humedad. Los valores fluctuaron entre 2,5 y 30% (materia orgánica) y entre 0 y 5,5% (carbonatos totales).

El análisis de agrupamiento permitió dividir a los testigos en tres zonas caracterizadas por diferencias en las variables físico-químicas (Fig. 3). En el testigo T4 sólo se reconocieron dos zonas probablemente debido a la escasa longitud del mismo.

La primera zona está comprendida desde la interfase agua-sedimento hasta los primeros 10 cm y se caracterizó por presentar los valores más altos de humedad (55-77%), materia orgánica (7-21%) y carbonatos (3-6%) de toda la secuencia, los que fueron disminuyendo gradualmente en

profundidad, excepto en T2 y T3 donde el mayor porcentaje de materia orgánica se registró en la zona 3. En el caso de T3 la primera zona se restringió sólo al nivel superficial (primeros 2 cm). En esta zona también se observó un leve incremento del pH (de 7 a 8) en profundidad a partir de los 3–4 cm. Con excepción de T1, en todos los testigos se registraron raíces. Las conchas recuperadas de esta zona presentaron valores altos de fragmentación (1,6–2) y valores entre intermedios y altos de desgaste del perióstraco (1–2) y desgaste superficial (0,8–2). En cuanto a la abundancia y riqueza específica, todos los testigos estuvieron dominados por fragmentos indeterminables (2–478 ind/100 ml). También se pudieron reconocer ejemplares enteros y fragmentos de *H. parchappii* (2–8 ind/100 ml), *B. peregrina* (2–7 ind/100 ml), *U. concentricus* (2–5 ind/100 ml) y algunos ejemplares fragmentados de *P. canaliculata*. Tanto la abundancia como

la riqueza específica fueron muy variables, encontrándose testigos donde esta zona fue estéril (T2) y otros en los cuales presentó los máximos valores de toda la secuencia (T4 y T5). La abundancia de las conchas decreció en profundidad.

La zona 2 está comprendida desde los 10 cm hasta los 25–30 cm, aunque en T2 se extendió hasta los 53 cm. En general los valores de humedad (25–57%), materia orgánica (0–10%) y carbonatos (0–5%) fueron menores que en la zona 1, caracterizándose por una disminución de los mismos. El pH presentó valores altos (8) en los primeros centímetros y se mantuvo constante hacia el final de la zona donde disminuyó hasta 7. Este patrón se observó en todos los testigos excepto en el T1 que fue constante a lo largo de toda la zona. Con excepción de T1 y T4, en todos los testigos se registraron raíces que variaron en su abundancia. Las conchas recuperadas de esta zona presentaron valores altos de

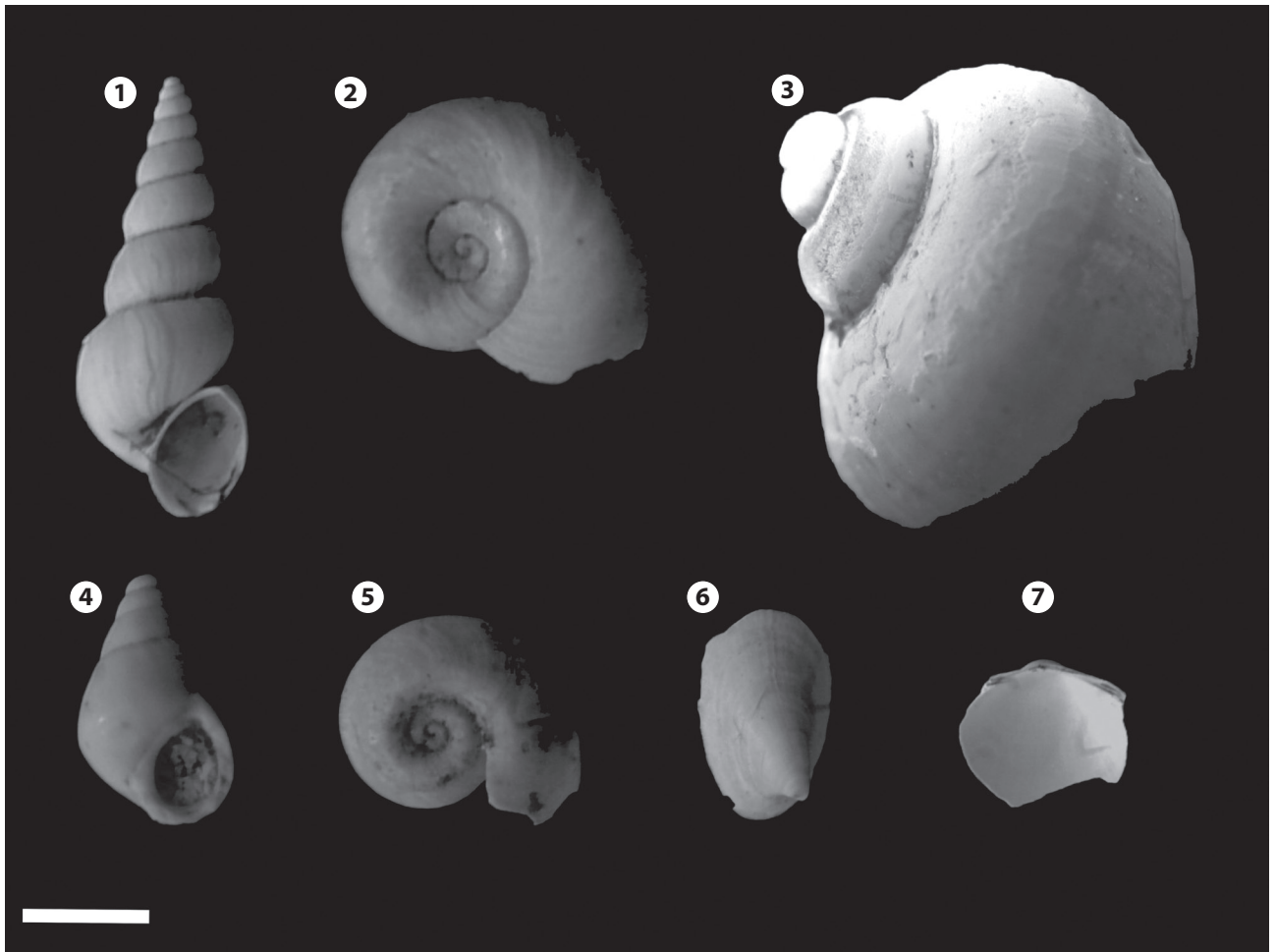


Figura 2. Moluscos recuperados de los testigos sedimentarios de la laguna Nahuel Rucá/ *Mollusks recovered from cores in Nahuel Rucá lake.* **1,** *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835); **2,** *Biomphalaria peregrina* (d'Orbigny, 1835); **3,** *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1801); **4,** *Heleobia australis* (d'Orbigny, 1835); **5,** *Drepanotrema kermatoides* (d'Orbigny, 1835); **6,** *Uncancylus concentricus* (d'Orbigny, 1835); **7,** *Musculium argentinum* (d'Orbigny, 1835). Escala/ Scale= 2 mm

fragmentación (1,8–2) y de desgaste del perióstraco (1,5–2) al igual que en la zona anterior. El desgaste superficial fue muy variable en los diferentes testigos. Mientras en algunos fue empeorando en profundidad (T4 y T5), en T2 se observó un patrón opuesto y otros presentaron una combinación de estas dos situaciones (T1 y T3), no pudiéndose realizar generalizaciones. Todos los testigos estuvieron dominados por fragmentos indeterminables (2–102 ind/100 ml). También se pudieron reconocer ejemplares enteros de *H. parchappii* (1–10 ind/100 ml), *B. peregrina* (2–3 ind/100 ml), *U. concentricus* (2–7 ind/100 ml), *D. kermatoides* (2 ind/100 ml) y un ejemplar completo y articulado del bivalvo *M. argentinum* como también algunos ejemplares fragmentados de las tres primeras especies. Tanto la abundancia como la riqueza específica fueron muy variables. La mayor abundancia y riqueza específica se registró en los testigos T1 y T3. Además, en T1 se registró la menor abundancia y riqueza específica de todo el testigo hacia la base de la zona, encontrándose 2 niveles estériles. En T2 esta zona resultó estéril entre 10 y 20 cm aunque por debajo se registró un aumento en la abundancia y riqueza específica con respecto a la zona 1. Tanto en T4 como en T5 la abundancia y riqueza específica disminuyeron respecto a la zona 1 y se registraron niveles estériles.

La zona 3 está comprendida desde los 25–30 cm hasta la base de los testigos, excepto en T2 que la misma se registró entre 53 y 55 cm. En T1 y T5 los valores de humedad (30–45%), materia orgánica (3–8%) y carbonatos (1–3%) fueron menores que en la zona anterior, caracterizándose por una disminución de los mismos en los primeros centímetros y luego manteniéndose constantes. En contraposición, en T2 y T3, tanto el contenido de humedad (29–58%) como de materia orgánica (6–30%) aumentaron con respecto a la zona anterior y presentaron el contenido más alto de materia orgánica de toda la secuencia. Los carbonatos se mantuvieron con los mismos valores que en la zona anterior. Tanto en T1 como en T2 el pH presentó valores similares a los de la zona anterior. En T3 el pH disminuyó al aumentar la profundidad y en T5 fluctuó en los primeros centímetros pero se mantuvo constante hacia el final de la zona. Con excepción de T1, en todos los testigos se registraron raíces que variaron en su abundancia. Las conchas recuperadas de esta zona presentaron valores altos de fragmentación (1,8–2) y de desgaste del perióstraco (1,8–2) al igual que en la zona anterior. El desgaste superficial fue muy variable en los diferentes testigos. En T1 aumentó con respecto a la zona anterior, alcanzando valores entre intermedios y pobres (1,1–2). En T2 alcanzó valores intermedios de preservación (1), siguiendo con

la tendencia de mejoramiento de la zona anterior. Tanto en T3 como en T5 el desgaste mostró una tendencia decreciente desde valores pobres (2) hasta intermedios (1), en oposición a lo ocurrido en la zona anterior. Al igual que para las zonas anteriores, todos los testigos estuvieron dominados por fragmentos indeterminables (2–942 ind/100 ml). También se pudieron reconocer ejemplares enteros de *H. parchappii* (2–55 ind/100 ml), *B. peregrina* (4 ind/100 ml), *U. concentricus* (4 ind/100 ml) y *H. australis* (3–12 ind/100 ml), especie que no habita actualmente la laguna Nahuel Rucá, como también algunos ejemplares fragmentados de estas mismas especies. Con respecto a la zona 2, se registró un aumento en la abundancia y riqueza específica, excepto en T3, que disminuyó. En T2 se observó la mayor abundancia y riqueza específica de todo el testigo. En T1 y T5 se registraron niveles estériles.

Experimento de campo

Se recuperaron cuatro de las cinco estacas originalmente colocadas para el experimento. La estaca restante se halló quebrada al nivel de la interfase agua-sedimento, por lo cual no se pudieron recuperar las bolsas con los moluscos a las diferentes profundidades.

El desgaste fue mayor en las conchas sin perióstraco (promedio= 0,28) que en aquellas con perióstraco (promedio= 0,01; Tabs. 1 y 2) para ambas especies. Sin embargo, no se obtuvieron diferencias en el grado de desgaste superficial a diferentes profundidades. La interacción profundidad=>perióstraco no fue significativa, indicando que los factores variaron independientemente. Si bien no se observó una diferencia en profundidad, se pudo apreciar un efecto de disolución incipiente con valores entre 0 y 0,7 para *H. parchappii* y entre 0 y 1 para *B. peregrina*.

Los resultados del test de *t* mostraron diferencias en el grado de desgaste entre las conchas sin perióstraco de las dos especies ($t = -4,617$; $p < 0,05$), siendo mayor para *B. peregrina* (Fig. 4).

DISCUSIÓN

A todas las profundidades de los testigos analizados, los moluscos recuperados estuvieron representados mayoritariamente por fragmentos, incluso en superficie. El origen de los fragmentos en ambientes de baja energía como las lagunas pampeanas podría responder a diferentes procesos tafonómicos. En ambientes costeros se ha establecido una sucesión de etapas de destrucción de los restos que afectaría de manera independiente a los mismos. Así, una primera etapa de fragmentación ocurriría como consecuencia de las interacciones

ecológicas (depredación y bioturbación) durante la vida del organismo. Una segunda etapa de fragmentación tendría lugar a causa de los procesos biotratinómicos (bioerosión, disolución y abrasión) inmediatamente después de la muerte del organismo durante la permanencia en la TAZ. Los procesos diagenéticos serían los responsables de la tercera etapa de destrucción. Finalmente, una cuarta etapa ocurriría como consecuencia de la manipulación de la muestra desde el mo-

mento de su obtención hasta su traslado al laboratorio (véase Zuschin *et al.*, 2003 y referencias incluidas). En este trabajo se encontraron evidencias de depredación y bioturbación. En el primer caso se obtuvieron restos que presentaban marcas de depredación posiblemente causadas por peces (González Sagrario, com. pers.), y también se observaron *in situ* numerosos restos de conchas de *Pomacea canaliculata* depredadas por el gavián caracolero *Rostrhamus sociabilis* (ver De

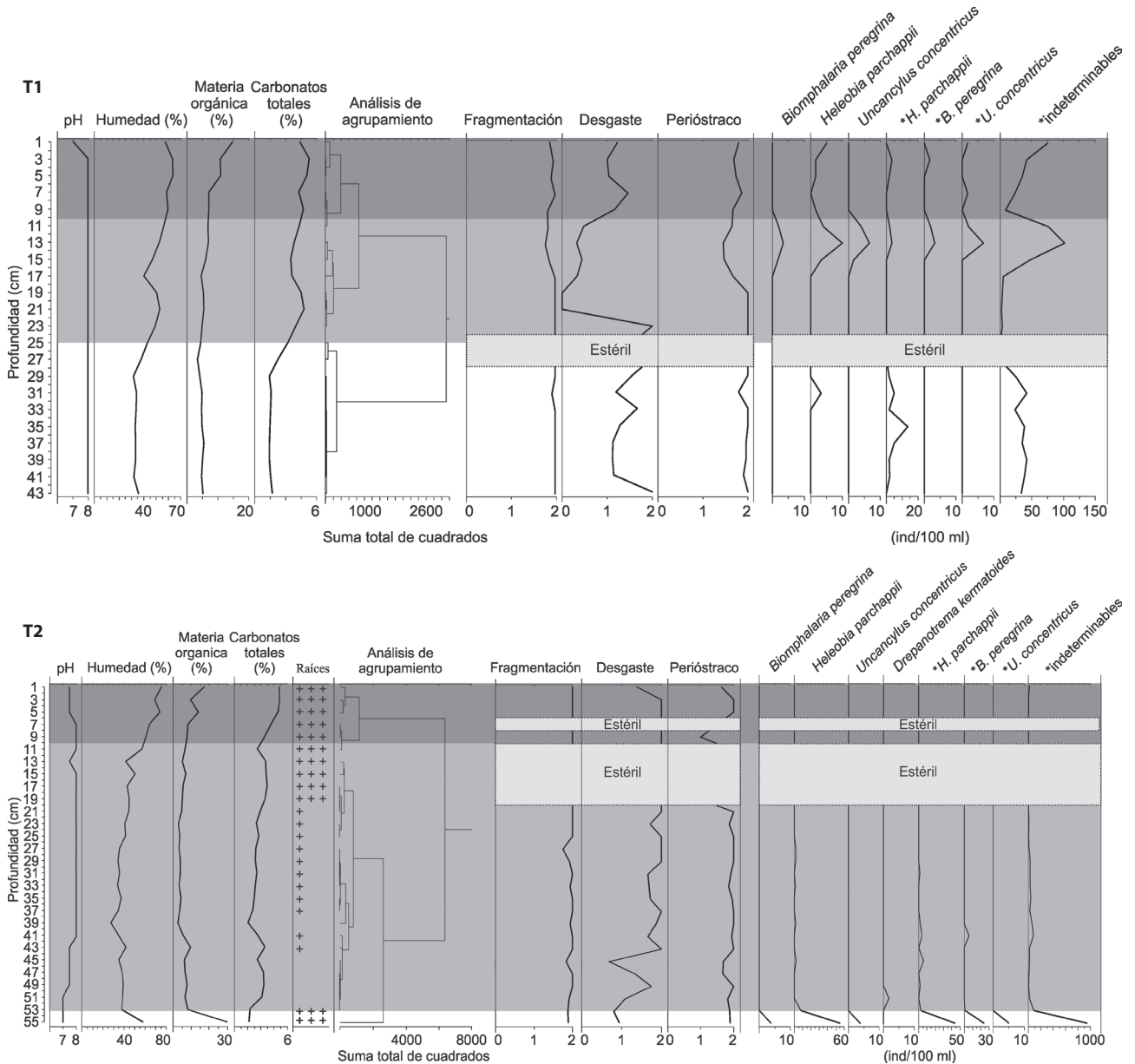


Figura 3. Valores de las variables físico-químicas y tafonómicas, abundancia de moluscos (ind/100 ml) y raíces (+++, muchas raíces; ++, algunas raíces y +, pocas raíces) obtenidos en los testigos sedimentarios (T1 a T5) extraídos de la laguna Nahuel Rucá/ Values of physico-chemical and tafonomic variables, mollusk abundance (ind/100 ml) and abundance of roots (+++, many roots; ++, some roots and +, few roots) in the cores (T1 to T5) obtained from Nahuel Rucá lake. Gris oscuro, gris claro y blanco corresponden a zona 1, zona 2 y zona 3 respectivamente/ Dark gray, gray and white correspond to zone 1, zone 2 and zone 3 respectively.* Indica la presencia exclusiva de fragmentos/ * Indicates fragments only.

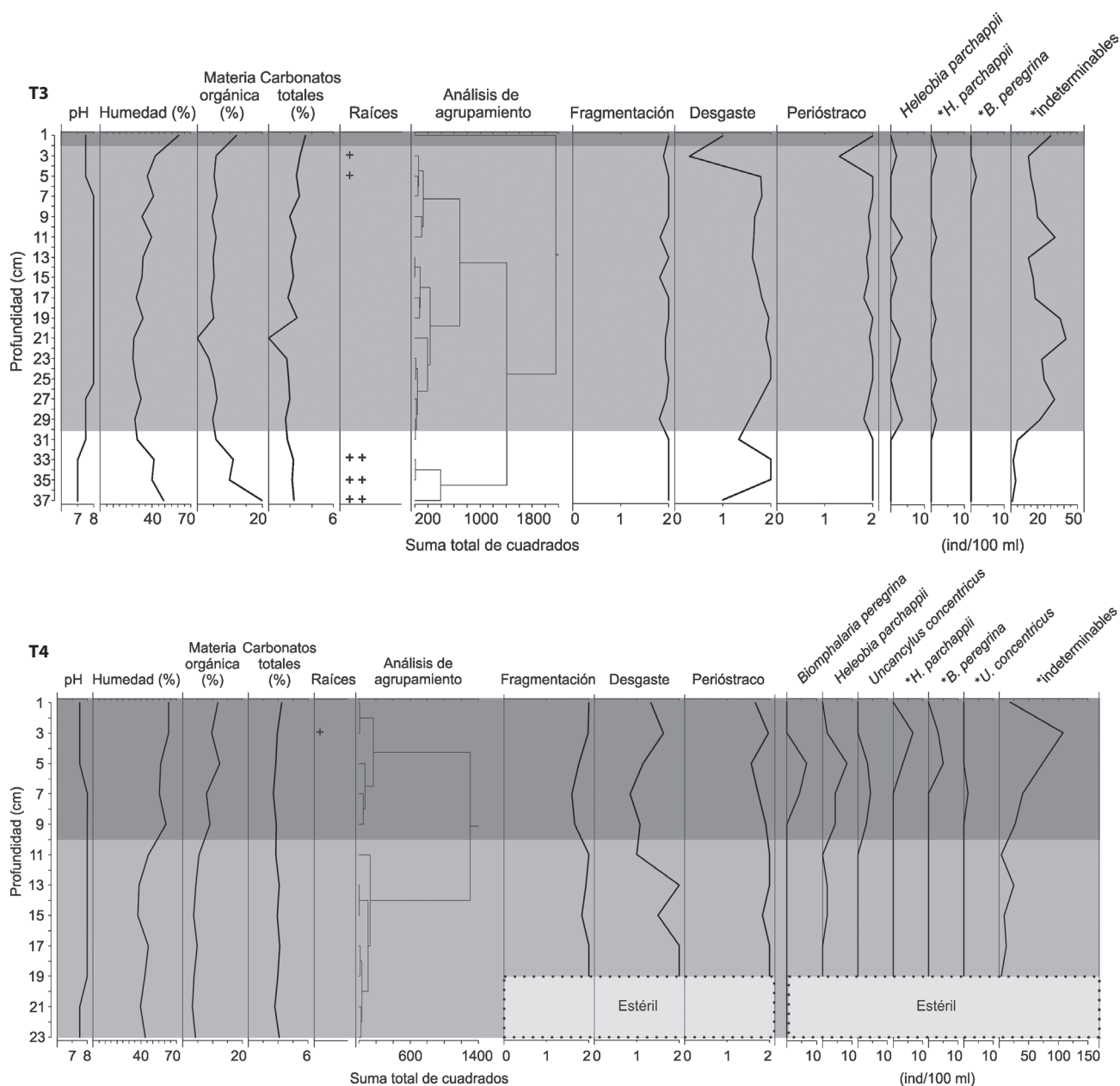


Figura 3. (Continuación)

Francesco *et al.*, 2006). En el caso de la bioturbación, se registraron importantes cantidades de raíces que podrían estar alterando el grado de fragmentación de los moluscos que son incorporados dentro del sedimento. El impacto humano es otra variable que puede promover la fragmentación, ya que la laguna se encuentra dentro de un campo privado, que es utilizado para ganadería. En varias ocasiones, debido al nivel bajo de la laguna por los últimos períodos de sequía, se observaron vacas pastoreando dentro de la zona de muestreo. Es probable que estos factores biológicos mencionados anteriormente (depredación, bioturbación y pisoteo) hayan sido los

más importantes en el origen de la fragmentación observada. Como los fragmentos están presentes ya en los niveles superficiales, no es de esperar que otros factores que actúan a otros niveles (por ejemplo compactación dentro del sedimento) hayan jugado un papel preponderante en la fragmentación.

La riqueza máxima de moluscos registrada en los sedimentos de Nahuel Rucá fue de 7, principalmente distribuida en los primeros centímetros por debajo de la interfase agua-sedimento. Todas las especies, excepto *H. australis* (que solamente fue registrada por debajo de los 35 cm) y *D. kermatoides* se encuentran representadas en las comunidades ac-

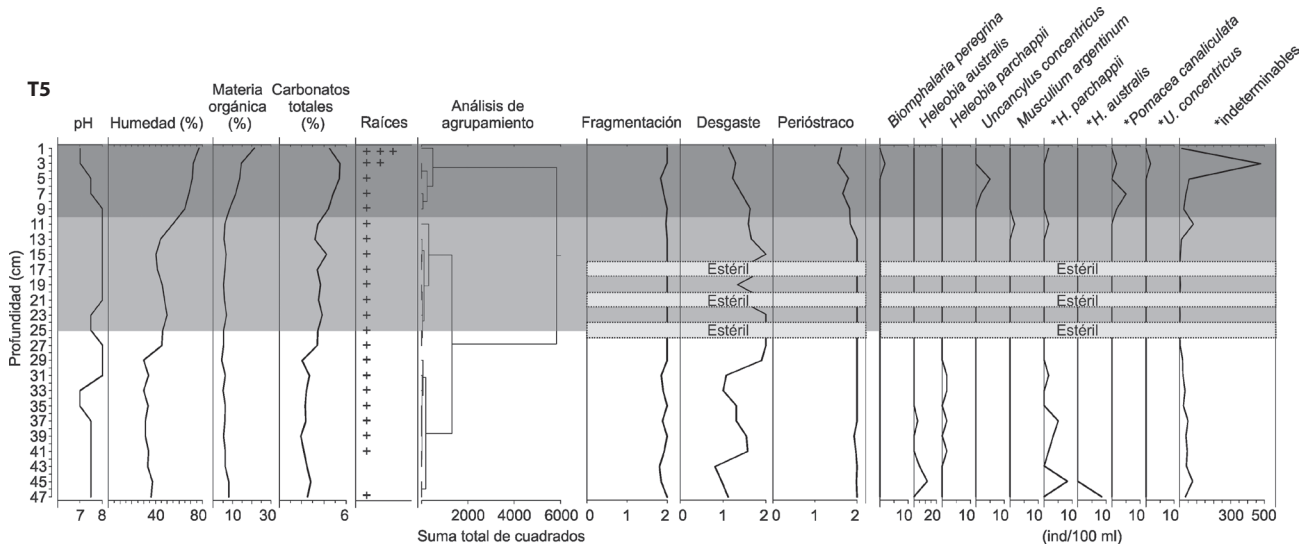


Figura 3. (Continuación)

tuales de la laguna (Tietze y De Francesco, 2012). Por otro lado, *H. australis* habita en ambientes estuáricos de la laguna Mar Chiquita (De Francesco e Isla, 2003) ubicada a pocos metros del área de estudio (Fig. 1). De acuerdo con estos resultados, las tanatocenosis representadas en los sedimentos más superficiales de Nahuel Rucá reflejan las biocenosis con alta fidelidad y, por lo tanto, podrían ser utilizadas como indicadores de estas últimas. Esto ofrece ventajas en estudios de biodiversidad, ya que se evitaría el impacto ambiental que usualmente se produce al muestrear la fauna viviente. Además, brindan la ventaja adicional de permitir conocer la diversidad del cuerpo de agua a una escala temporal mayor (varias generaciones) que en el caso de muestreos ecológicos puntuales (Kidwell y Bosence, 1991). Por efecto del tiempo

de acumulación de los restos en el sedimento (que usualmente involucra varias generaciones de moluscos) se puede tener una más completa representación de aquellas especies que usualmente están en baja abundancia en el ambiente o sólo se encuentran en alguna estación del año, como es el caso de *M. argentinum*. Sin embargo, la presencia de raíces en la mayoría de los testigos podría estar afectando negativamente la preservación de los restos. En este sentido, las raíces contribuirían a la destrucción de los restos en la TAZ, con implicancias negativas para los estudios paleolimnológicos.

Un aspecto importante para destacar es la alta variabilidad registrada en la composición de los ensambles de diferentes testigos, lo que sugiere una distribución heterogénea de las distintas especies en la laguna. Si bien *H. parchappii* y *B. peregrina* estuvieron presentes en todos los testigos, *P. canaliculata* y *M. argentinum* solamente se registraron en T5. De igual manera, *U. concentricus* se registró solamente en tres testigos. Esta variabilidad espacial está sugiriendo

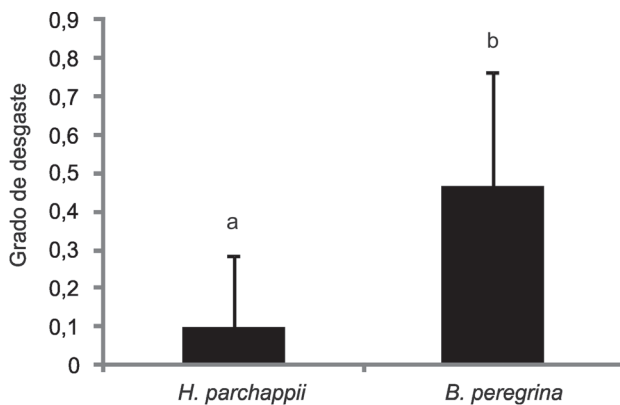


Figura 4. Grado de desgaste exhibido por las conchas sin perióstraco luego de cinco meses de enterramiento. Las letras indican diferencias significativas a un nivel de significancia de $\alpha=0,05$ / Degree of wear shown by shells without periostracum after five months of burial. Letters indicate significant differences at $\alpha=0,05$.

Tabla 1 - Resultado del ANOVA de dos factores donde se evalúa diferencias en el desgaste superficial de conchas de *Heleobia parchappii* entre diferentes profundidades y en presencia o ausencia de perióstraco (gl= grados de libertad). * Indica valores de p significativos/ Results from two-way ANOVAs which test differences in the superficial wear alteration in *Heleobia parchappii* shells among different depths and in presence or absence of periostracum (df= degree of freedom). * Indicates values of significant p.

Fuente de Variación	F	gl	P
Profundidad	1,297	4	0,293
Perióstraco	4,224	1	0,049*
Interacción	0,513	4	0,726

la necesidad de tomar testigos replicados de diferentes sitios dentro de la laguna a los fines de poder conocer la composición taxonómica de los ensambles de moluscos que habitan el cuerpo de agua, para poder realizar inferencias paleolimnológicas confiables. La extracción de un único testigo para realizar estudios paleolimnológicos basados en los moluscos (al menos para la zona litoral de la laguna) podría llevar a interpretaciones paleoambientales diferentes según la característica del ensamble representado en dicho testigo.

La riqueza de moluscos disminuyó con la profundidad a lo largo de los primeros 25 cm, quedando representada en los niveles basales solamente *H. parchappii* y numerosos fragmentos indeterminables. En este sentido, se pudo observar la desaparición en profundidad de aquellas especies que usualmente están en menor abundancia en las poblaciones naturales de la laguna (*M. argentinum*) o que poseen una concha muy frágil (*U. concentricus*). Estos resultados permiten explicar la dominancia casi exclusiva de *H. parchappii* en sedimentos holocenos de la región, lo que constituye un rasgo común de la malacofauna que ha sido estudiada hasta el momento (véase De Francesco y Zárate, 1999; Prieto *et al.*, 2004; Steffan, 2007). En este sentido, *H. parchappii* podría tener una mayor resistencia a la destrucción por procesos tafonómicos que los demás moluscos integrantes de las comunidades modernas de la laguna.

En uno de los testigos analizados (T5) se registraron algunos ejemplares de la especie estuárica *H. australis* a profundidades entre 37 y 48 cm. La presencia de esta especie típica de ambientes estuáricos en un ambiente de agua dulce como lo es la laguna Nahuel Rucá podría estar indicando la presencia de niveles que se habrían originado durante el Holoceno medio, como consecuencia del avance del nivel del mar. En un testigo sedimentario extraído previamente de la laguna Hinojales (ubicada próxima al área de estudio, Fig. 1) se hallaron conchas de *H. australis* a profundidades de entre 80 y

112 cm, en niveles datados en 4240 ± 60 años C^{14} AP, lo que permitió concluir, junto con otras evidencias biológicas, que el mar habría alcanzado la laguna Hinojales con anterioridad a los 4500 años C^{14} AP y que posiblemente se extendía hasta la actual laguna Nahuel Rucá (Prieto *et al.*, 1998). De acuerdo con estas evidencias, es muy probable que las conchas de *H. australis* recuperadas en el presente trabajo puedan ser correlacionables con dichos niveles fosilíferos registrados en Hinojales, lo que estaría evidenciando que los restos ubicados por debajo de los 37 cm ya habrían superado la DFB.

Las tres zonas reconocidas por debajo de la interfase agua-sedimento estarían reflejando tres etapas diferentes del proceso de fosilización que tiene lugar en una laguna pampeana (Fig. 5). En la zona 1 (correspondiente a los primeros 10 centímetros) se produciría la mayor destrucción y desgaste de los restos, lo que se evidencia a partir de los valores intermedios a pobres de desgaste superficial y del perióstraco registrados. Esta significativa alteración tafonómica sería consecuencia de una mayor actividad biológica que promovería la destrucción de los restos, ya sea por alteración mecánica como por efecto de la disolución producida como consecuencia del metabolismo de los organismos bioturbadores y de la actividad bacteriana (Aller, 1982). Esto está avalado por el alto porcentaje de materia orgánica registrado en correspondencia con valores relativamente bajos de pH. Es sabido que la oxidación de la materia orgánica provoca un descenso del pH, favoreciendo la disolución de los restos carbonáticos. Por debajo (zona 2), la actividad tafonómica continuaría pero con una menor intensidad. Hacia el final de esta zona la abundancia de moluscos disminuye hasta desaparecer lo que estaría indicando hasta donde probablemente se extendería la zona tafonómicamente activa o TAZ. El límite basal de la TAZ estaría ubicado aproximadamente a los 25 cm, aunque dependiendo de la abundancia de raíces podría extenderse un poco más. Finalmente la zona 3 correspondería a la zona de enterramiento final, es decir que los restos ya no estarían sujetos a retrabajamiento hacia los niveles superiores. Esto está avalado por la presencia de abundantes restos de moluscos con buen estado de preservación (que en algunos testigos presenta un mejoramiento con respecto a la zona anterior) y la presencia de especies previamente registradas como fósiles y ausentes en la fauna moderna de la laguna (*H. australis*).

Un aspecto para destacar en todos los testigos es la existencia de una correlación positiva entre el grado de desgaste superficial y la presencia de perióstraco, principalmente en las dos primeras zonas. Por debajo de esta profundidad el perióstraco presenta un estado muy pobre de preservación, sin

TABLA 2 - Resultado del ANOVA de dos factores donde se evalúa diferencias en el desgaste superficial de conchas de *Biomphalaria peregrina* entre diferentes profundidades y en presencia o ausencia de perióstraco (gl= grados de libertad). * Indica valores de p significativos/ Results from two-way ANOVAs which tests differences in the superficial wear alteration in *Biomphalaria peregrina* shells among different depths and in presence or absence of periostacum (df= degree of freedom). * Indicates values of significant p.

Fuente de Variación	F	gl	P
Profundidad	0,390	4	0,814
Perióstraco	36,840	1	1,1E-06*
Interacción	0,497	4	0,737

variaciones. La función principal del periostraco es proteger a la parte calcárea de la concha del ataque de sustancias ácidas o frenar la disolución y los procesos de bioerosión (Walker y Goldstein, 1999). Los procesos que afectan la disolución del periostraco y de la superficie de la concha serían los mismos, por lo tanto una concha con periostraco tendría una protección adicional, como se pudo verificar en el experimento de campo realizado. Debido a que el periostraco se destruyó completamente en la TAZ de la laguna estudiada, no sería de esperar que se encuentren fósiles que preserven el periostraco como un carácter normal del proceso de fosilización en este ambiente. Los resultados obtenidos en el experimento avalan las interpretaciones previas. La disolución fue mayor en *B. peregrina* que en *H. parchappii*. Esto podría deberse a que las conchas de *B. peregrina* son de mayor tamaño y por lo tanto presentan mayor superficie expuesta susceptible de ser disuelta (Walker y Goldstein, 1999). También es probable que las conchas de *H. parchappii* se introduzcan dentro de las conchas de *B. peregrina*, obteniendo una protección extra, lo que fue observado en algunos casos al momento de recolectar los caracoles para el experimento. Por otro lado, no se observaron diferencias en la disolución en profundidad, lo que pudo deberse a dos causas probables: 1) que las diferencias en las varia-

bles físico-químicas del sedimento no tuvieron efecto sobre la preservación de los restos o 2) que el experimento no se dejó el tiempo suficiente para que los procesos actuaran. En este último caso, se podría concluir que la destrucción de los restos por debajo de la interfase agua-sedimento en estas lagunas comenzaría a evidenciarse después de los cinco meses, siendo bastante mayor que el tiempo requerido para el desgaste de los restos en ambientes costeros, donde la alteración tafonómica de los moluscos comienza a evidenciarse dentro de los tres meses de ocurrido el enterramiento (Walker, 2001).

CONCLUSIÓN

A partir de los resultados obtenidos en el presente trabajo se concluye que la zona tafonómicamente activa (TAZ) de la laguna Nahuel Rucá (37°37'S-57°25'O), que constituye una típica laguna pampeana del sudeste bonaerense, se extiende desde la interfase agua-sedimento hasta aproximadamente los 25 cm de profundidad, aunque dependiendo de la abundancia de raíces puede extenderse un poco más. La mayor destrucción de los restos tiene lugar en los primeros 10 cm y disminuye gradualmente en profundidad. De manera similar, la riqueza específica y la abundancia de los restos disminuyen a lo largo de la TAZ, quedando representados hacia la base de la misma solamente *H. parchappii* y fragmentos indeterminables. El efecto de la disolución de los restos que tiene lugar en la TAZ es significativamente mayor en aquellas conchas que carecen de periostraco.

Un rasgo para destacar es la variabilidad observada tanto en el desgaste como en las especies registradas entre diferentes testigos, lo que evidencia la importancia de tomar más de un testigo cuando se realizan reconstrucciones paleoambientales. Se debe tener en cuenta que el presente trabajo se realizó solamente en la zona litoral de la laguna y a futuro sería interesante realizar un muestro en diferentes zonas de la misma, como por ejemplo a lo largo de una transecta de margen a margen, como también en otras lagunas pampeanas de similares características, para evaluar si estos patrones se pueden extender regionalmente y de esta manera ser luego aplicados a la reconstrucción paleoambiental.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo se realizó con subsidios de CONICET (PIP 1328) y de la Universidad Nacional de Mar del Plata (EXA 369/07). Deseamos expresar un especial agradecimiento a G.S. Hassan por la ayuda brindada en los análisis estadísticos y a P.A. Urrutia por permitirnos el acceso a la laguna. Agradecemos la lectura crítica y sugerencias de M.A. González Sagrario, V. Mancini, G. Martínez, D.G. Lazo y un revisor anónimo que mejoraron sustancialmente el trabajo.

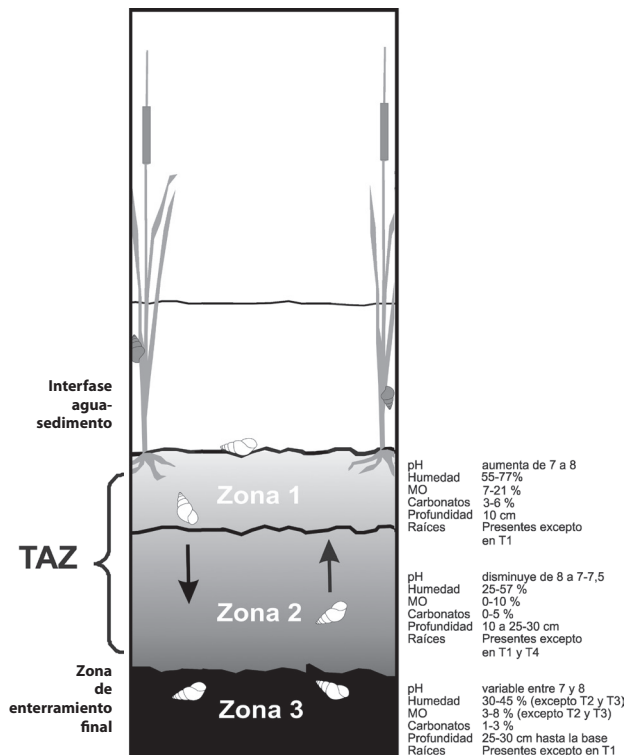


Figura 5. Esquema en corte transversal del sedimento que resume los resultados obtenidos en el trabajo sobre la TAZ/ *Schematic view summarizing the results obtained in the study regarding the TAZ.*

BIBLIOGRAFÍA

- Aller, R.C. 1982. Carbonate dissolution in nearshore terrigenous muds: The role of physical and biological reworking. *Journal of Geology* 90: 79-95.
- Briggs, D.J., Gilbertson, D.D. y Harris, A.L. 1990. Molluscan taphonomy in a braided river environment and its implications for studies of Quaternary cold-stage river deposits. *Journal of Biogeography* 17: 623-637.
- Brown, M.E., Kowalewski, M., Neves, R.J., Cherry, D.S. y Schreiber, M.E. 2005. Freshwater mussel shells as environmental chronicles: geochemical and taphonomic signatures of mercury-related extirpations in the North Fork Holston River, Virginia. *Environmental Science and Technology* 39: 1455-1462.
- Carroll, M., Kowalewski, M., Simões, M.G. y Goodfriend, G.A. 2003. Quantitative estimates of time-averaging in terebratulid brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf. *Paleobiology* 29: 381-402.
- Cohen, A.S. 1989. The taphonomy of gastropod shell accumulations in large lakes: an example from Lake Tanganyika, Africa. *Paleobiology* 15: 26-45.
- Cummins, R.H. 1994. Taphonomic processes in modern freshwater molluscan death assemblages: Implications for the freshwater fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 108: 55-73.
- Davies, D.J., Powell, E.P. y Stanton, R.J., Jr. 1989. Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation – a commentary: Can shell beds form by the gradual accumulation of biogenic debris on the sea floor? *Lethaia* 22: 207-212.
- De Francesco, C.G. e Isla, F.I. 2003. Distribution and abundance of hydrobiid snails in a mixed estuary and a coastal lagoon, Argentina. *Estuaries* 26: 790-797.
- De Francesco, C.G. y Zárate, M.A. 1999. Análisis tafonómico de *Littoridina* Souleyet, 1852 (Gastropoda: Hydrobiidae) en perfiles holocenos del río Quequén Grande (provincia de Buenos Aires): significado paleobiológico y paleoambiental. *Ameghiniana* 36: 297-310.
- De Francesco, C.G., Biondi, M.L. y Sánchez, K.B. 2006. Characterization of deposits of *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) accumulated by snail kites: paleobiological implications. *Iberus* 24: 39-46.
- Grimm, E.C. 2004. TILIA Software, Illinois State Museum, Research and Collection Center, Springfield, IL, USA.
- Heiri, O., Lotter, A.F. y Lemcke, G. 2001. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproductibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology* 25: 101-110.
- Kidwell, S.M. y Bosence, D.W.J. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. En: P.A. Allison y D.E.G. Briggs (Eds.), *Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, Nueva York, p. 115-209.
- Kotzian, C.B. y Simões, M.G. 2006. Taphonomy of recent freshwater molluscan death assemblages, Touro Passo Stream, southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9: 243-260.
- Kowalewski, M. y LaBarbera, M. 2004. Actualistic Taphonomy: Death, decay, and disintegration in contemporary settings. *Palaios* 19: 423-427.
- Martello, A.R., Kotzian, C.B. y Simões, M.G. 2006. Quantitative fidelity of Recent freshwater mollusk assemblages from the Touro Passo River, Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia, Série Zoologia* 96: 453-465.
- Olszewski, T.D. 2004. Modeling the influence of taphonomic destruction, reworking and burial on time-averaging in fossil accumulations. *Palaios* 19: 39-50.
- Prieto, A.R., Blasi, A.M., De Francesco, C.G. y Fernández, C. 2004. Environmental history since 11,000 ¹⁴C yr B.P. of the northeastern Pampas, Argentina, from alluvial sequences of the Luján River. *Quaternary Research* 62: 146-161.
- Prieto, A.R., Stutz, S.M., Ferrero, L., Espinosa, M.A., De Francesco, C.G. e Isla, F.I. 1998. Evidencias de la transgresión holocénica en la laguna Hinojales (37°34'S; 57°27'W). *5^{ta} Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses* (Mar del Plata), *Actas* 2: 257-258.
- Steffan, P.G. 2007. Análisis paleoambiental sobre la base del estudio malacológico del sitio Paso Otero 1 (región pampeana, Argentina). *Intersecciones en Antropología* 8: 173-184.
- Tietze, E. y De Francesco, C.G. 2010. Environmental significance of freshwater mollusks in the Southern Pampas, Argentina: to what detail can local environments be inferred from mollusk composition? *Hydrobiologia* 641: 133-143.
- Tietze, E. y De Francesco, C.G. 2012. Compositional fidelity of subfossil mollusk assemblages in streams and lakes of the southeastern Pampas, Argentina. *Palaios* 27: 401-413.
- Tomašových, A. y Rothfus, T.A. 2005. Differential taphonomy of modern brachiopods (San Juan Islands, Washington State): effect of intrinsic factors on damage and community-level abundance. *Lethaia* 38: 271-292.
- Tricart, J.L. 1973. *Geomorfología de la Pampa deprimida. Base para los estudios edafológicos y agronómicos*. XII Colección Científica INTA, Buenos Aires, 202 p.
- Walker, S.E. 2001. Below the sediment-water-interface: A new frontier in taphonomic research. *Palaios* 16: 1-2.
- Walker, S.E. y Goldstein, S.T. 1999. Taphonomic tiering: experimental field taphonomy of molluscs and foraminifera above and below the sediment-water interface. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 149: 227-244.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, 718 p.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M. y Stanton Jr., R.J. 2003. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. *Earth-Science Reviews* 63: 33-82.

doi: 10.5710/AMGH.1.12.2012.352

Recibido: 18 de junio de 2010**Aceptado:** 1 de diciembre de 2012