

SISTEMÁTICA Y FILOGENIA DEL GÉNERO *AMEGHINOMYA* IHERING, 1907 (BIVALVIA: CHIONINAE) DEL CENOZOICO DE ARGENTINA Y CHILE



DAMIÁN E. PÉREZ¹, CLAUDIA J. DEL RÍO¹ y SVEN N. NIELSEN²

¹Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, División Paleoinvertebrados, Av. Angel Gallardo 470 (C1405DJR), Buenos Aires, Argentina. dperez@macn.gov.ar, cdelrio@macn.gov.ar

²Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile. nielsen@gpi.uni-kiel.de

Resumen. Se efectúa la revisión sistemática del género *Ameghinomya* Ihering, 1907 y se exploran las relaciones filogenéticas del mismo mediante un análisis cladístico basado en caracteres morfológicos que combinan taxones actuales y fósiles. El consenso estricto resultante muestra un clado integrado por *Protothaca* Dall y *Austrovenus* Finlay, y otro integrado por las especies del género *Ameghinomya*, el cual es monofilético. La ornamentación de las valvas muestra una importancia sistemática que hasta el momento no había sido valorada apropiadamente. A partir de los resultados del análisis filogenético y sistemático se propone asignar las especies *Venus antiqua* King, 1832 (Reciente, Atlántico Sudoccidental) y *Venus chilensis* Philippi, 1887 (Mioceno, Chile) al género *Ameghinomya*, y se describe *Ameghinomya camacho* sp. nov. procedente de la Formación Carmen Silva (Mioceno, Isla Grande de Tierra del Fuego, Argentina).

Palabras clave. *Ameghinomya*. *Protothaca*. Chioninae. Veneridae. Filogenia. Argentina. Chile. Cenozoico.

Abstract. SYSTEMATICS AND PHYLOGENY OF THE GENUS *AMEGHINOMYA* IHERING, 1907 (BIVALVIA: CHIONINAE) FROM THE CENOZOIC OF ARGENTINA AND CHILE. A systematic revision of the genus *Ameghinomya* Ihering, 1907 is conducted and its phylogenetic relationships are explored through a cladistic analysis based on morphological characters of extant and fossil species. The resulting strict consensus shows one clade consisting of *Protothaca* Dall and *Austrovenus* Finlay and another one encompassing the species of *Ameghinomya*, the latter being monophyletic. Ornamentation of the valves is shown to have systematic value which until now had not been appropriately explored. Based on the results of the phylogenetic and systematic analysis, it is proposed to assign the species *Venus antiqua* King, 1832 (extant, Southwestern Atlantic) and *Venus chilensis* Philippi, 1887 (Miocene, Chile) to the genus *Ameghinomya*. *Ameghinomya camacho* sp. nov. is described from the Carmen Silva Formation (Miocene, Isla Grande de Tierra del Fuego, Argentina).

Keywords. *Ameghinomya*. *Protothaca*. Chioninae. Veneridae. Phylogeny. Argentina. Chile. Cenozoic.

LA subfamilia Chioninae constituye uno de los grupos más abundantes del Cenozoico de Argentina, cuya diversidad aumentó notoriamente desde el Oligoceno hasta el Mioceno tardío, momento a partir del cual la mayor parte de los géneros del litoral del Atlántico Sudoccidental retrotrajeron sus rangos de distribución hacia la zona caribeña (del Río, 1990). *Protothaca* Dall, 1902 y *Ameghinomya* Ihering, 1907, dos taxones sobrevivientes en las provincias malacológicas Magallánica y Argentina, fueron confusamente relacionados entre sí y con *Austrovenus* Finlay, 1927 (Neógeno–Reciente, Nueva Zelanda) (Beu *et al.*, 1997; Beu, 2004), a la vez que *Venus antiqua* King, 1832 (Reciente, Provincia Magallánica) fue indistintamente vinculada con *Ameghinomya* o con *Protothaca*, generándose así una creciente confusión sobre la identidad de ambos géneros (Carcelles, 1950; Soot-Ryen, 1959; Herm, 1969; Ríos, 1994; Beu, 2004).

Las relaciones filogenéticas entre especies de venéridos constituye un tema que recibió poca atención en la literatura,

siendo generalmente discutidas sobre la base de comparaciones morfológicas. Con respecto a los Chioninae, los trabajos realizados por Roopnarine (1996, 1997, 2001) y Roopnarine y Vermeij (2000) representan los únicos estudios filogenéticos que incluyen a taxones fósiles, analizando caracteres morfológicos de la conchilla.

Beu *et al.* (1997) propusieron que *Austrovenus stutchburyi* (Gray, 1828) (Plioceno–Reciente, Nueva Zelanda) sería un descendiente de *Ameghinomya meridionalis* (Sowerby, 1846). Con posterioridad, Beu (2004) planteó que *Austrovenus* estaría relacionado con *Ameghinomya*, si bien se trataría de taxones separados, y que estaría cercanamente emparentado con *V. antiqua* (*Ameghinomya antiqua* según Beu, 2004).

Protothaca es un género representado en la costa pacífica de América, Asia y en Oceanía por numerosos subgéneros y especies cuyas relaciones y posibles sinonimias fueron ampliamente discutidas (Olsson, 1961; Keen, 1971; Fischer-Piette y Vukadinovic, 1977), y aún la misma validez de

Protothaca fue puesta en duda por Huber (2010) quien la sinonimizó con *Leukoma* Römer, 1867.

Este trabajo tiene como objetivos realizar la revisión sistemática del género *Ameghinomya* en Argentina y Chile y, dado que las afinidades filogenéticas entre éste, *Protothaca* y *Austrovenus* no han sido aún exploradas, se efectuará el análisis filogenético de representantes fósiles y vivientes de *Ameghinomya* sobre la base de caracteres morfológicos de la conchilla.

MARCO GEOLÓGICO

El material fósil estudiado procede de las formaciones Carmen Silva, San Julián, Monte León, Chenque, Puerto Madryn, Gran Bajo del Gualicho y Paraná (Mioceno, Argentina), y de la Formación Navidad y unidades equivalentes (Mioceno, Chile) (Fig. 1).

Formación Carmen Silva Codignotto y Malumián, 1981 (Mioceno temprano-medio). Se contó con ejemplares de *Ameghinomya camacho* sp. nov. procedentes de los niveles superiores del miembro superior de la Formación Carmen Silva, aflorantes en Sección 30, una localidad ubicada 10 km al sur de la Sierra Carmen Silva (norte de la Isla Grande de Tierra del Fuego).

Formación San Julián Bertels, 1970 (Mioceno temprano). Ejemplares de *Ameghinomya darwini* (Philippi, 1887) fueron colectados en Cabo Tres Puntas, ubicado en el margen sur del Golfo San Jorge (provincia de Santa Cruz), área en la cual del Río (2004) reconoció la Asociación de Moluscos de *Jorgechlamys centralis*–*Reticulochlamys borjasensis*.

Formación Monte León Bertels, 1970 (Mioceno temprano). Los ejemplares estudiados corresponden a las especies *A. meridionalis* (Sowerby) y *Ameghinomya argentina* (Ihering, 1897) procedentes del Miembro Punta Entrada, aflorante en Monte Entrada y Cañadón Misioneros, (desembocadura del Río Santa Cruz, provincia de Santa Cruz, Argentina). Del Río (2004) reconoció para la misma la Asociación de Moluscos de *Reticulochlamys zinsmeisteri*–*Struthiolarella patagoniensis*–*Pleuromeris santacruzensis*.

Formación Chenque Bellosi, 1990 (Mioceno temprano-medio). Se revisaron especímenes de *A. argentina* (Ihering) y *A. darwini* procedentes de la localidad de Rada Tilly, de Punta Borjas y de Estancia Busnadiago (provincia de Chubut). En el perfil compilado de dicha unidad (Fig. 1.B), el nivel CH2 corresponde a los estratos aflorantes en la Punta Borjas, que constituye la base del Cerro Chenque (Comodoro Rivadavia), y pertenecen a la secuencia I de Bellosi y Barreda (1993) (Mioceno temprano bajo). El nivel CH1 corresponde a la localidad de Rada Tilly, situada 8 km al sur de Como-

doro Rivadavia. Ambas localidades pertenecen a la secuencia I de la Formación Chenque (Bellosi 1990, 1995) y en ellas del Río (2004) reconoció la Asociación de Moluscos de *Jorgechlamys centralis*–*Reticulochlamys borjasensis*. Estancia Busnadiago (nivel CH3 en la Figura 1.B) se ubica en la secuencia V de Bellosi y Barreda (1993) (Mioceno medio temprano). Del Río (2004) reconoció en esta localidad la Asociación de Moluscos *Nodipecten* sp.–*Venericor abasolensis*–*Glycymerita camaronesia*.

Formación Puerto Madryn Haller, 1978 (Mioceno tardío). Esta unidad contiene abundantes ejemplares de *A. argentina* y *A. meridionalis* procedentes de San José Este, Puerto Pirámide, Punta Norte y Fondeadero Ninfas (provincia de Chubut). Del Río (2004) reconoció en la unidad la Biozona de Extensión Coincidente de “*Aequipecten*” *paranensis*.

Formación Gran Bajo del Gualicho Lizuaiñ y Sepúlveda, 1978 (Mioceno temprano-medio). La parte inferior del Miembro Saladar (Reichler, 2010) de la Formación Gran Bajo del Gualicho, expuesta en Puesto Arriola (norte de las Salinas del Gualicho, provincia de Río Negro), es portadora de *A. argentina*. Del Río (2004) identificó en ella la Asociación de Moluscos *Nodipecten* sp.–*Venericor abasolensis*–*Glycymerita camaronesia*.

Formación Paraná Bravard, 1858 (Mioceno tardío). Bravard recolectó dos ejemplares correspondientes al material tipo de *Venus paranensis* Borchert, 1901 (= *A. argentina*) en una localidad no identificada cercana a la ciudad de Paraná. En la actualidad, los afloramientos de esta zona se encuentran parcialmente cubiertos por el avance de la urbanización (Aceñolaza, 2000). Del Río (2000) reconoció la Biozona de “*Aequipecten*” *paranensis* en esta formación.

Formación Navidad y unidades equivalentes (Mioceno tardío–Plioceno temprano). En el presente análisis se estudiaron especímenes de *A. meridionalis*, *Ameghinomya volckmanni* (Philippi, 1887) y *Venus chilensis* Philippi, 1887, procedentes de sedimentitas miocenas de Chile reunidas en la Formación Navidad Encinas *et al.*, 2006 (cuenca de Navidad, VI Región) y unidades consideradas equivalentes (Frassinetti, 2001, 2004, 2006; Finger *et al.*, 2007; Encinas *et al.*, 2008; Le Roux *et al.*, 2008): Formación Ranquil García, 1968 (cuenca de Arauco; VIII Región), Formación Lacuí Tavera, 1942 (cuenca de Chiloé; X Región) y los afloramientos de las islas Crosslet (Golfo Tres Montes, XI Región), Stokes e Ipún (Archipiélago de las Chonos, XI Región). Su edad corresponde al Mioceno tardío–Plioceno temprano (Nielsen, 2005; Encinas *et al.*, 2006), aunque el material fósil que contiene podría haber sido retrabajado y provenir del Mioceno temprano (Nielsen y Glodny, 2009).

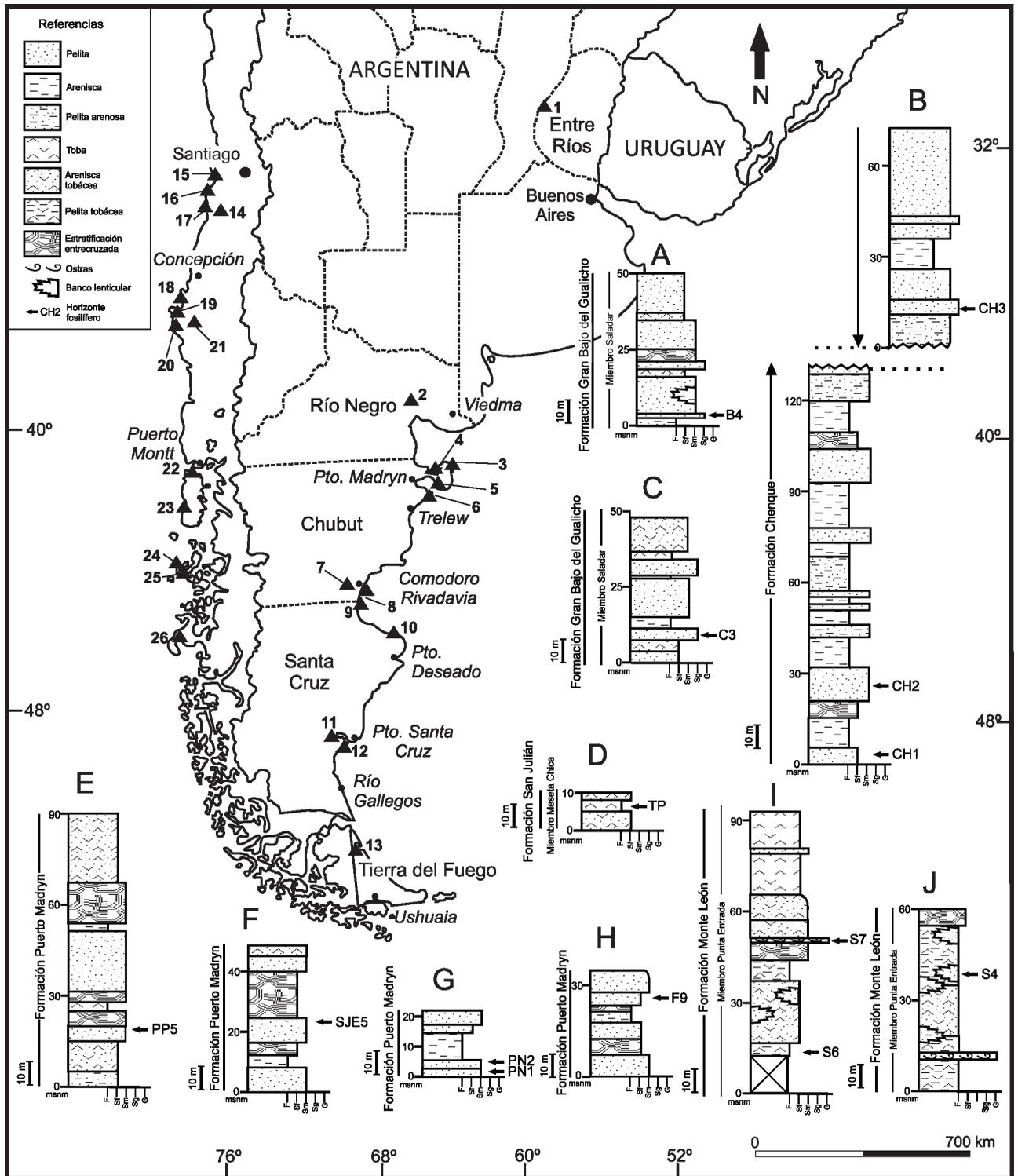


Figura 1. Sector sur de Argentina y Chile mostrando la ubicación geográfica y perfiles litológicos de las localidades fosilíferas de las cuales provienen los materiales estudiados. Referencias: 1, Paraná; 2, Puesto Arriola; 3, Punta Norte; 4, San José Este; 5, Puerto Pirámide; 6, Fondeadero Ninfas; 7, Estancia Busnadiego; 8, Punta Borjas; 9, Rada Tilly; 10, Cabo Tres Puntas; 11, Cañadón Misioneros; 12, Monte Entrada; 13, Sección 30; 14, Navidad; 15, Río Rapel; 16, Punta Perro; 17, Matanzas; 18, Punta El Fraile; 19, Ranquil; 20, Lebú; 21, Millanejo; 22, Ancud; 23, Cucao; 24, Isla Ipún; 25, Isla Stokes; 26, Isla Crosslet. Perfiles litológicos: A, Puesto Arriola B; B, Secuencia compilada de la Formación Chenque (afloramientos de Rada Tilly –CH1–, Punta Borjas –CH2– y Estancia Busnadiego –CH3–); C, Puesto Arriola C; D, Cabo Tres Puntas; E, Puerto Pirámide; F, San José Este; G, Punta Norte; H, Fondeadero Ninfas; I, Monte Entrada; J, Cañadón Misioneros. A y C tomados de Reichler (2010). B tomado de del Río (2004). D, I y J tomados de del Río y Camacho (1998). E–H tomados de del Río (1992).

MATERIALES Y MÉTODOS

El material examinado en el presente trabajo se encuentra depositado en las siguientes instituciones: **MACN-Pi** y **ex CIRGEO-PI**, División Paleoinvertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina; **MACN-In**, División Invertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina; **CPBA**, Cátedra de Paleontología de la Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina; **SGO-Pi**, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile; **NHM**, The Natural History Museum of London, Londres, Gran Bretaña. Las medidas de los ejemplares estudiados se muestran en la Tabla 1.

Análisis Filogenético

Grupo interno. Las especies consideradas son: *A. argentina* (Ihering) (Fig. 2.1, 2.3 y 2.4), *A. darwini* (Philippi) (Fig.

2.2), *A. volckmanni* (Philippi) (Fig. 2.10 y 2.11), *A. meridionalis* (Sowerby) (Fig. 2.5 y 2.7), *V. chilensis* Philippi y *A. camacho* sp. nov. (Fig. 2.6, 2.8, 2.9 y 2.12). Debido a la falta de características observables, la especie *Venus coquandi* Hupé, 1854, incluida con dudas por Griffin y Nielsen (2008) en *Ameghinomya*, no fue considerada en este estudio. En todos los casos, los datos fueron obtenidos directamente de los ejemplares, incluyendo los materiales tipo. Para testear las diferentes hipótesis filogenéticas, se recurrió a otras especies de chioninas que han sido vinculadas a *Ameghinomya* tales como *Austrovenus stutchburyi* (Gray) (Fig. 3.3, 3.6 y 3.9) y *Venus antiqua* King (Fig. 3.1, 3.4 y 3.7). También se incluyeron dos especies del género *Protothaca* “sensu stricto” Dall, 1902 y los subgéneros asignados a este género, representados por las especies: *P. thaca* (Molina, 1782) (Fig. 3.2, 3.5 y 3.8), la especie tipo del género (Reciente, desde Chile hasta Perú), *P. staminea* (Conrad, 1837) (Reciente, desde Baja California hasta Canadá), *P. (Tropithaca) grata* (Say, 1831) (Reciente, desde Perú hasta California), *P. (Leukoma) granulata* (Gmelin, 1791) (Reciente, del Mar Caribe), *P. (Colonche) ecuadoriana* (Olsson, 1961) (Reciente, Ecuador), *P. (Tuangia) crassicosta* (Deshayes, 1835) (Plioceno–Reciente, Nueva Zelanda) y *P. (Protocallithaca) adamsii* (Reeve, 1863) (Mioceno–Reciente, Japón).

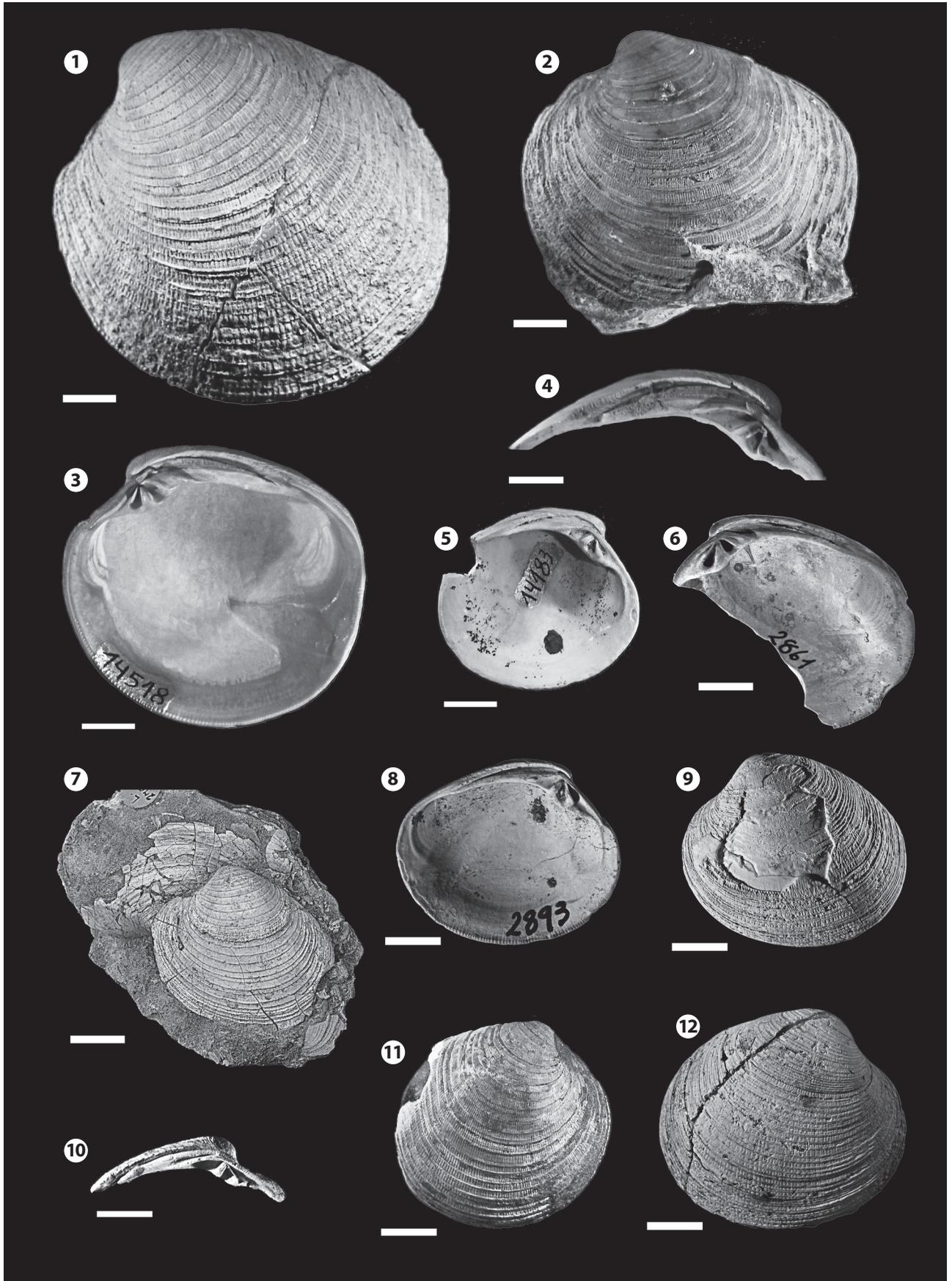
Grupo externo. Para comprobar la monofilia del género *Ameghinomya* y sus relaciones con otras especies dentro de la subfamilia Chioninae, se incluyeron múltiples grupos externos. Se utilizaron especies de los géneros incluidos en el “clado *Chione*” de Roopnarine (1996, 1997): *Chione cancellata* (Linnaeus, 1767) (Plioceno–Reciente del Mar Caribe), *Chione undatella* (Sowerby, 1835) (Plioceno–Reciente, desde California hasta Perú), *Chionista fluctifraga* (Sowerby, 1853) (Plioceno–Reciente de California, Estados Unidos), *Chionopsis gnidia* (Broderip y Sowerby, 1829) (Reciente, de California a Perú). También se incluyeron tres especies del Mioceno de la Formación Paraná: *Chionopsis muensteri* (d’Orbigny, 1842), *Anomalocardia entrerriana* Ihering, 1907 y *Nioche*

TABLA 1 - Medidas en los ejemplares analizados.

Especie	Ejemplar	Alto (mm)	Largo (mm)
Ameghinomya argentina	MACN-Pi 459a	70,8	49,4
	MACN-Pi 5026	49,4	49,6
	MACN-Pi 2517	51,3	51,3
	MACN-Pi 4763	71,5	79,2
	CPBA 14518	53,5	55,2
Ameghinomya darwini	SGO-Pi 97	63,5	72,7
	MACN-Pi 465	55,2	60,8
	MACN-Pi 4748	59,9	61,1
Ameghinomya meridionalis	MACN-Pi 445	17,4	22,1
	MACN-Pi 8778	22,6	27,1
	CPBA 14183	26,4	28,9
Ameghinomya camacho	CIRGEO-PI 2893	34,8	40,5
	MACN-Pi 4881	44	52
	MACN-Pi 4883	33,3	37,8
	MACN-Pi 4884	39,5	44,6
Ameghinomya volckmanni	SGO-Pi 141	44	47,7
	SGO-Pi 4881	39,2	42
Ameghinomya chilensis	SGO-Pi 113	53,5	62,2
	SGO-Pi 94	47,7	53
	SGO-Pi 6170	49,5	55,5
Ameghinomya antiqua*	MACN-In 26452	38	44,4
	“	30,6	34,7
	“	23	27,3

*Todos los ejemplares pertenecen al mismo lote

Figura 2. 1, 3–4, *Ameghinomya argentina* (Ihering); **1**, MACN-Pi 459 holotipo, vista externa, valva izquierda; **3**, CPBA 14518, vista interna, valva derecha; **4**, MACN-Pi 5282, charnela, valva izquierda. **2, *Ameghinomya darwini*** (Philippi); MACN-Pi 4748a, vista externa, valva izquierda. **5, 7, *Ameghinomya meridionalis*** (Sowerby); **5**, CPBA 14183, vista interna, valva izquierda; **7**, NHM-L27980 lectotipo, vista externa, valva izquierda. **6, 8–9, 12, *Ameghinomya camacho*** sp. nov.; **6**, MACN-Pi 2861, vista interna, valva derecha. **8–9**, MACN-Pi 2893 holotipo, vistas interna y externa, valva izquierda; **12**, MACN-Pi 4884 paratipo, vista externa, valva derecha. **10–11, *Ameghinomya volckmanni*** (Philippi); **10**, MACN-Pi 5388, charnela, valva izquierda; **11**, MACN-Pi 5384, vista externa, valva derecha. Escala gráfica= 10 mm.



(*Antinioche burmeisteri* (Borchert, 1901). *Proxichione matterna* Iredale, 1929 (Reciente, Australia) ha sido referida a la subfamilia Venerinae por la presencia de un diente lateral pustular (Darragh, 1965), y es incluida aquí con el fin de corroborar si tal carácter resulta significativo ya que también se presenta en algunos ejemplares de *V. antiqua*. *Securella securis* (Shumard, 1858) (Plioceno de California, Oregon y Washington, Estados Unidos) y *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758) (Mioceno–Reciente, costa atlántica de América del Norte) fueron incluidas como grupos externos más lejanos, ya que son consideradas por varios autores como taxones basales dentro de Chioninae y frecuentemente relacionadas entre sí (Roopnarine, 1996; Harte, 1998, 2001; Roopnarine y Vermeij, 2000; Anderson y Roopnarine, 2002).

Caracteres. Se eligieron y delimitaron un total de 50 caracteres que comprenden la morfología interna y externa de las valvas (Apéndice 1, información suplementaria *on-line*). En

la mayor parte de las especies incluidas se contó con ejemplares bien preservados, pero en determinados casos (*A. darwini*, *V. chilensis*) la morfología interna de las valvas solo se conoce parcialmente, por lo que sus estados fueron codificados como entradas faltantes. En otros casos, donde el escudete no está desarrollado (*V. antiqua*, *P. staminea*, *P. (Tropithaca) grata*, *P. (Tuangia) crassicosta*, *P. (Protocallithaca) adamsii*, *P. (Colonche) ecuadoriana*, *C. fluctifraga*), los caracteres subsidiarios se codificaron como no aplicables.

Se llevaron a cabo dos análisis de la matriz de datos: el primero considerando todos los caracteres como no ordenados, y el segundo considerando a los caracteres multiestado #0 y #6, como ordenados. El carácter #0 hace referencia a la profundidad del seno paleal, y el #6 a la forma del margen inferior de la charnela. De los 50 caracteres utilizados, los caracteres #7 y #12 resultaron no informativos (Apéndice 2, *inf. sup. on-line*).

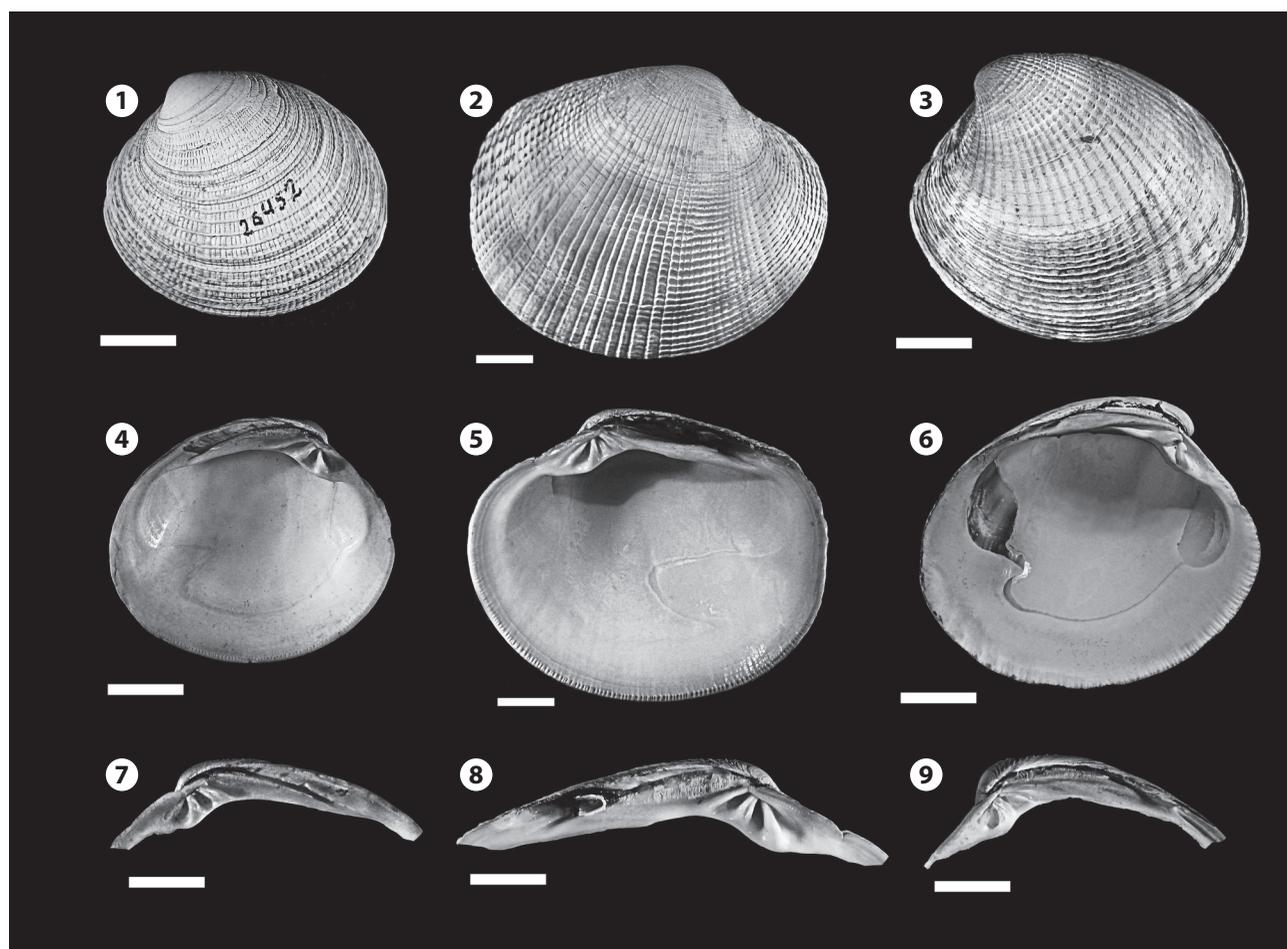


Figura 3. 1, 4, 7, *Ameghinomya antiqua* (King), MACN-In 26452; 1, vista externa, valva izquierda; 4, vista interna, valva izquierda; 7, charnela, valva derecha. 2, 5, 8, *Protothaca thaca* (Molina), MACN-In 38194; 2, vista externa, valva izquierda; 5, vista interna, valva izquierda; 8, charnela, valva derecha. 3, 6, 9, *Austrovenus stutchburyi* (Gray), MACN-In 38193; 3, vista externa, valva izquierda. 6, vista interna, valva izquierda. 9, charnela, valva derecha. Escala gráfica= 10 mm.

Tradicionalmente se ha considerado que las subfamilias Chioninae y Venerinae están estrechamente relacionadas, lo que fuera destacado a través de análisis de filogenia molecular (Kappner y Bieler, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006). Kappner y Bieler (2006) propusieron nuevos caracteres morfológicos de la subfamilia Chioninae, como la presencia de sífonos fusionados. Estos autores también indicaron la ausencia de dientes laterales como una característica del clado. El carácter “ausencia o presencia de diente lateral en la valva izquierda” fue considerado históricamente como fundamental en la clasificación a nivel de subfamilia de los venéridos (Frizzell, 1936; Keen, 1969), pero estudios recientes como el realizado por Kappner y Bieler (2006) indican que la relación entre este carácter y la filogenia de la familia no sería lineal. Los autores afirman que existen al menos dos tipos de dientes laterales: uno pustular, alineado con el cardinal anterior (que se encuentra en las subfamilias Dosininae y Venerinae), denominado “Tipo I”, y otro robusto, no alineado con el diente cardinal anterior (característico de las subfamilias Pitarinae, Meretricinae, Sunettinae y Circinae), el que fue denominado como “Tipo II”. En muchos casos, los dientes laterales pustulares no se corresponden con una foseta en la valva derecha. Ambas estructuras no son homólogas, diferencia que ya había sido notada por Marwick (1927). Los géneros *Clausinella* Gray, 1851 y *Chamelea* Mörch, 1853, generalmente asignados a Chioninae, presentan en ocasiones dientes laterales muy reducidos, y análisis moleculares los ubican dentro de la subfamilia Venerinae (Canapa *et al.*, 2003; Kappner y Bieler, 2006). De la misma forma, especies incluidas dentro de Venerinae por presentar dientes laterales del tipo pustular en algunos ejemplares, exhiben combinaciones de caracteres que los acercan a los Chioninae, tal como *Proxichione materna* Iredale, 1929, *Hinemoana acuminata* (Hutton, 1873) y *V. antiqua* King, especie examinada en el presente trabajo. Por lo tanto, la presencia o ausencia de dientes laterales del tipo I no constituiría un carácter diagnóstico de estas subfamilias ya que podría corresponder a un carácter homoplásico que aparece alternativamente dentro de los Venerinae y los Chioninae.

Búsqueda. Se llevaron a cabo dos estrategias de búsqueda: la primera considerando a todos los caracteres como de igual peso, y la segunda analizando el set de datos utilizando pesos implicados (Goloboff, 1993), con todos los valores de K entre 4 y 20. Luego se realizó una búsqueda heurística utilizando el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008), con 50 réplicas de árboles de Wagner (con adición de secuencias al azar) seguidas del algoritmo TBR de permutación de ra-

mas con 10 árboles guardados por réplica. Los árboles fueron enraizados con la especie *M. mercenaria*. Los valores de los índices de consistencia (CI), retención (RI) y homoplasia (H) se calcularon para cada carácter, a partir de los valores de cantidad de pasos, largo máximo y largo mínimo. Se obtuvieron las listas de sinapomorfías para cada árbol resultante, los cuales fueron mapeados en un consenso estricto de los mismos. Los valores de soporte mediante remuestreo fueron estimados usando diferencias de frecuencias (GC) bajo *jack-knife* (Farris *et al.*, 1996), con un valor de $p = 0,06$ (equivalente a remover 3 caracteres) (como sugirieron Goloboff *et al.*, 2003) y realizando 1000 pseudorréplicas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A partir del análisis filogenético realizado bajo pesos iguales, se obtuvieron 70 árboles igualmente parsimoniosos de 192 pasos de largo considerando los caracteres *a priori* como no ordenados y 72 árboles (con igual cantidad de pasos de largo) considerando los caracteres #0 y #6 como ordenados. El consenso estricto de estos árboles se muestra en la Figura 4. En el análisis utilizando pesos implicados se obtuvo un árbol igual para los valores de $K = 4-20$, con ambos análisis (con un valor de $Fit = 16,09$ para $K = 4$) (Fig. 5). El índice de consistencia (CI) fue de 0,385 y el de retención (RI) de 0,651. Las sinapomorfías de cada nodo (numerados en la Figura 3), obtenidas a partir del análisis bajo pesos implicados, son mostradas en el Apéndice 3 (inf. sup. *on-line*). Los soportes obtenidos son ilustrados en la Figura 5.

En el análisis bajo pesos implicados, *M. mercenaria* y *S. securis* se ubican como sucesivos grupos hermanos del resto de los taxones. Esta posición basal de *S. securis*, cercana a *M. mercenaria*, confirma las propuestas de autores previos (Harte, 1998; Anderson y Roopnarine, 2002). El grupo que conforman las especies de *Chione*, *Chionopsis* y *Anomalocardia* es aquí denominado como “clado *Chione*”, siguiendo la propuesta de Roopnarine (1996, 1997).

El grupo interno conforma un clado monofilético con la adición de las especies *C. fluctifraga* y *N. (Antinioche) burmeisteri*. A su vez, este clado se divide en dos grupos monofiléticos, denominados aquí “clado *Protothaca*”, que incluye a las especies de *Protothaca*, *Austrovenus*, *Nioche (Antinioche)* y *Chionista*, y al “clado *Ameghinomya*”, que engloba a las especies del género *Ameghinomya* incluyendo a *V. antiqua*.

Las características que diferencian al “clado *Protothaca*” del “clado *Ameghinomya*” incluyen la presencia de un diente cardinal anterior izquierdo recto en el primer grupo y curvado en el segundo, y el diente cardinal anterior derecho redu-

cido en el primero y grande en el segundo. Las crenulaciones del margen ventral interno son largas y extendidas dentro de la valva en el “clado *Protothaca*” y delimitadas por una fina línea en el “clado *Ameghinomya*”. En cuanto a la ornamentación externa, el “clado *Protothaca*” presenta costillas radiales y comarginales que se diferencian o se vuelven más suaves en sectores de la conchilla, mientras que las especies dentro del “clado *Ameghinomya*” muestran costillas igualmente desarrolladas en toda la superficie de las conchillas. En la búsqueda sin utilizar caracteres ordenados el soporte de este clado es bajo, pero usando caracteres ordenados es mayor a 50.

El “clado *Ameghinomya*” está soportado por las siguientes sinapomorfias: seno paleal ascendente, diente posterior

izquierdo separado de la ninfa y conchillas no elongadas. Dentro de éste grupo, *A. chilensis* y *A. antiqua* se agrupan por la presencia de ornamentación radial y comarginal igualmente desarrolladas. El grupo formado por ((*A. meridionalis* + *A. camachoi* sp. nov.), (*A. volckmanni* (*A. argentina* + *A. darwini*))) se sostiene debido a la presencia del diente cardinal medio derecho surcado de forma asimétrica y la ornamentación comarginal que se encuentra más espaciada en la valva juvenil y menos en la valva adulta (hacia el borde ventral). El agrupamiento entre *A. meridionalis* y *A. camachoi* sp. nov. está definido por la presencia de ninfas lisas, mientras que el grupo (*A. volckmanni* (*A. darwini* + *A. argentina*)), se define por poseer un diente posterior izquierdo curvado, diente medio derecho

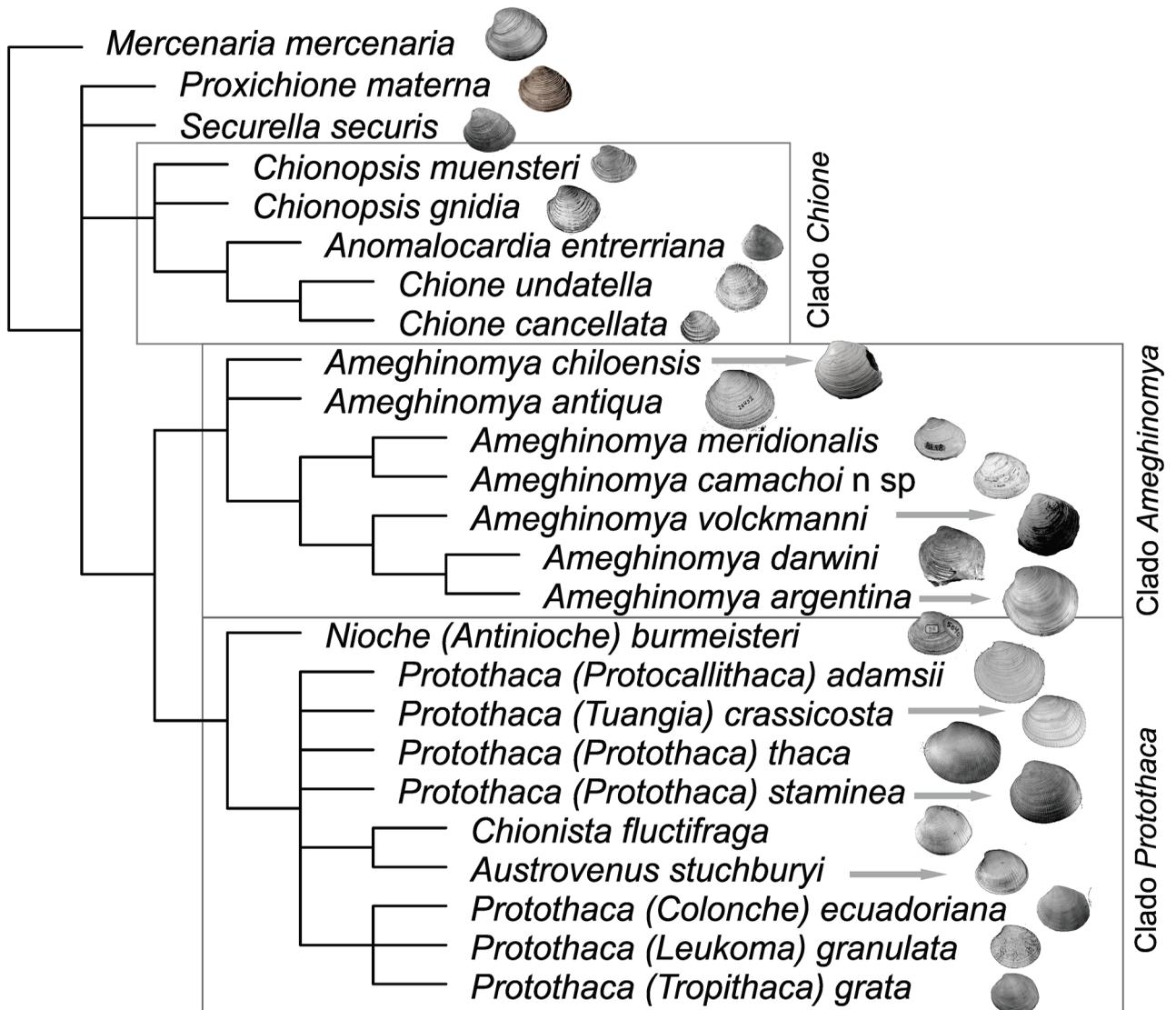


Figura 4. Consenso estricto obtenido a partir de 70 árboles igualmente parsimoniosos (Largo= 192 pasos) obtenidos a partir del análisis bajo pesos iguales.

ancho y la presencia de un margen posterior con un ángulo y proyectado ventralmente. Las especies previamente incluidas dentro del género *Ameghinomya* por Ihering (1907) y del Río (1994) se agrupan dentro del “clado *Ameghinomya*”, comprobándose la monofilia del género. La especie *V. chiloensis*, la cual había sido asignada al género *Chione* (Frassinetti, 1974), se ubica como la especie más basal del clado. Al igual que ocurre con el “clado *Protothaca*”, en la búsqueda basada en caracteres ordenados se obtiene un soporte mayor a 50 para este clado, a

diferencia de la búsqueda sin caracteres ordenados. Dentro del clado, todos los nodos presentan soportes altos, exceptuando el formado por *A. chiloensis* + *A. antiqua*.

Venus antiqua fue indistintamente incluida en los géneros *Chione* (Ihering, 1907; Carcelles, 1944), *Ameghinomya* (Soot-Ryen, 1959; Figueiras y Sicardi, 1969; Bernard, 1983; Beu, 2004; Kappner y Bieler, 2006; Huber, 2010) y *Protothaca* Dall (Carcelles, 1950; Castellanos, 1967; Herm, 1969; Ríos, 1975, 1994; Figueiras y Sicardi, 1979; Aguirre y

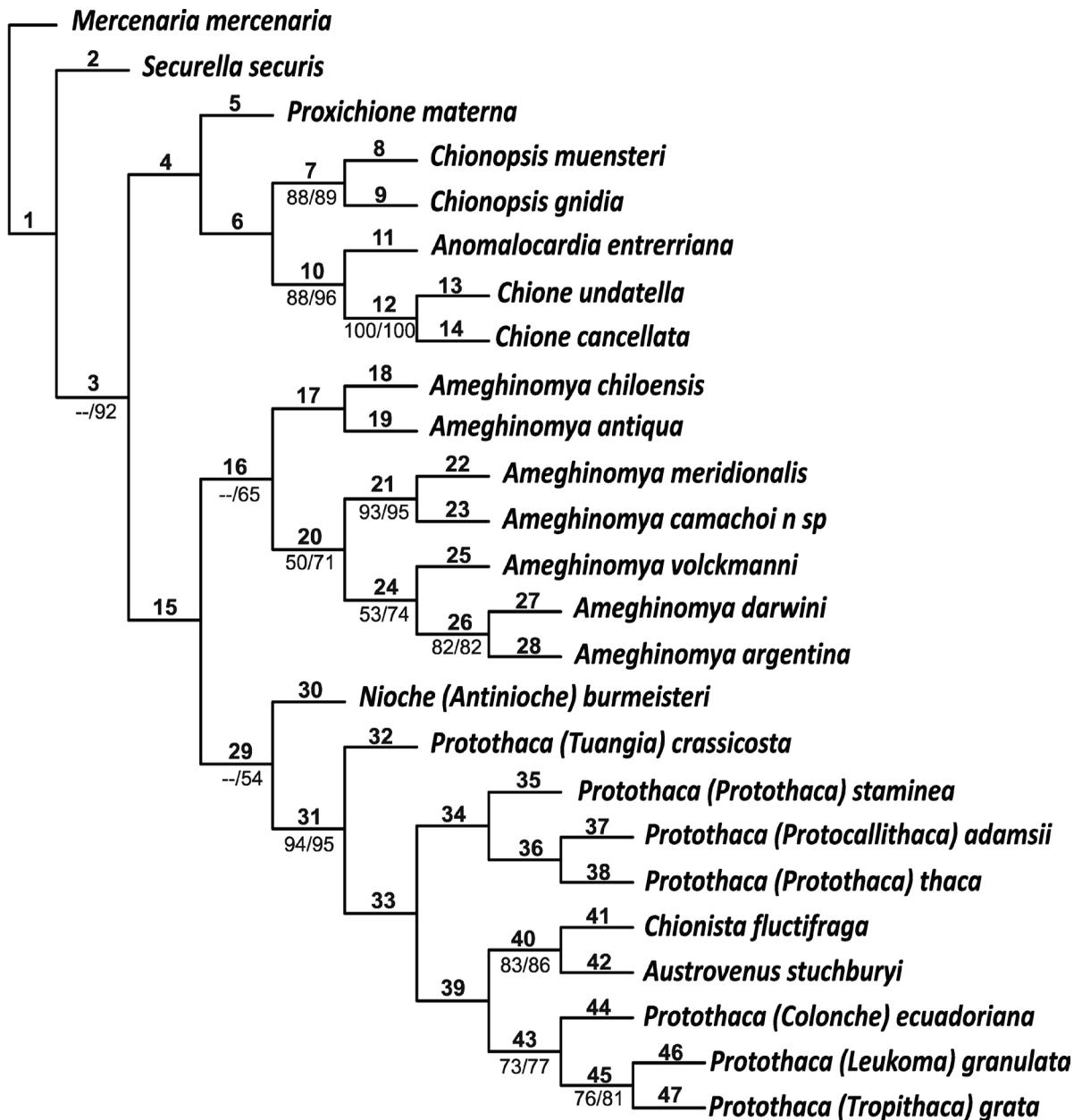


Figura 5. Árbol obtenido a partir del análisis bajo pesos implicados (K= 4–20; Fit= 16,09). Los números sobre las ramas indican la numeración de los nodos. Los números debajo de las ramas indican el valor de soporte bajo *jackknife* (delante de la barra con todos los caracteres tomados como no ordenados y detrás de la barra con los caracteres #0 y #6 como ordenados). Sólo se indican los valores de soporte mayores a 50.

Farinati, 2000). Debido a la presencia ocasional en algunos ejemplares de un diente lateral nodular, algunos autores han preferido conservar la designación original, y se han referido a esta especie como *Venus antiqua*, dentro de la subfamilia Venerinae (Osorio *et al.*, 1983; Gordillo *et al.*, 2008). Sin embargo, al observar ejemplares de la especie provenientes de diversas poblaciones de Patagonia (obs. pers.) este diente no se encuentra en todos. Kappner y Bieler (2006), al incluir en su análisis filogenético ambos morfotipos (con y sin diente lateral), obtuvieron resultados dispares. En este trabajo, debido a lo expuesto acerca de la posible naturaleza homoplásica observada para este carácter, se opta por no utilizar la

presencia de este diente lateral como un carácter diagnóstico a nivel subfamiliar. Debido a las características morfológicas y al resultado del análisis filogenético, se considera a “*V.*” *antiqua* dentro del género *Ameghinomya*.

Las relaciones propuestas por Beu *et al.* (1997) y Beu (2004) entre las especies de *Ameghinomya* y *Austrovenus stutchburyi* no son corroboradas en el presente análisis. A pesar de que *Austrovenus* y *Ameghinomya antiqua* presentan contornos externos similares, existen diferencias en cuanto a las charnelas, la ornamentación externa y las características de las crenulaciones del margen ventral interno. Justamente estas características son las que ubican a *Austrovenus* dentro del “clado *Prototha-*

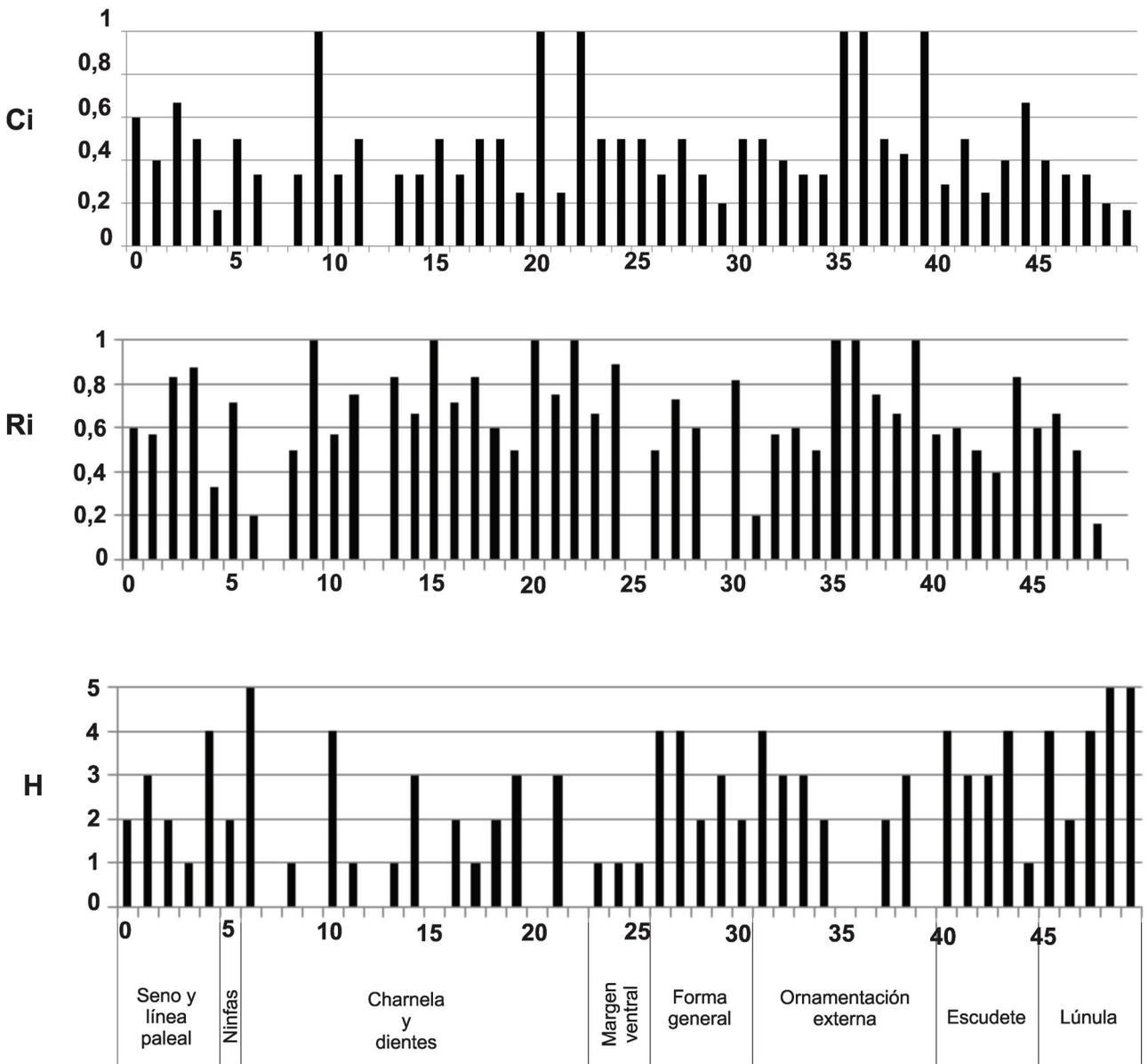


Figura 6. Índices de los caracteres utilizados. Basados en el análisis a partir de pesos iguales (tres árboles igualmente parsimoniosos). Cuando el valor de un índice difiere entre los árboles, se utilizó el más alto. Referencias: **CI**, índice de Consistencia; **RI**, índice de Retención; **H**, homoplasi.

ca". *Austrovenus* se ubica como el taxón hermano de *Chionista fluctifraga*, relación que ya había sido propuesta por Marwick (1927). *Chionista* se ubica, según Roopnarine (1996), como el taxón hermano del género *Chione*; sin embargo, en este análisis esta ubicación no es recuperada y *Chionista* se incluye dentro del "clado *Protothaca*". Análisis filogenéticos a partir de datos moleculares (Kappner y Bieler, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2011) también señalaron la relación entre *Chionista* y las especies del género *Protothaca*.

Huber (2010) sinonimizó al género *Protothaca* con *Leukoma*, considerando a este último como el nombre válido por prioridad y señaló que las diferencias entre los distintos subgéneros son débiles. En el análisis bajo pesos iguales las especies de *Protothaca* no presentan agrupamientos (a excepción de *P. (Colonche) ecuadoriana*, *P. (Tropithaca) grata* y *P. (Leukoma) granulata*). Bajo pesos implicados se distribuyen de forma dispersa dentro del clado, con un grupo conformado por las especies *P. (Colonche) ecuadoriana*, *P. (Tropithaca) grata* y *P. (Leukoma) granulata*, y otro por *P. (P.) thaca*, *P. (P.) staminea* y *P. (Protocallithaca) adamsii*, con *P. (Tuangia) crassica* por fuera de los mismos. Sin embargo, las relaciones entre las mismas son confusas, y debido a la posición que adoptan *Austrovenus* y *Chionista* en el presente análisis y a la separación que presentan las especies tipo de ambos géneros, dicha sinonimia no se sustenta. Resulta necesario un análisis más profundo de las especies del grupo *Protothaca*–*Leukoma* para esclarecer estas relaciones.

Con respecto a los caracteres morfológicos utilizados, se observa que los valores de cantidad de homoplasia (CI), y cantidad de sinapomorfía aparente retenida como sinapomorfía real (RI) (Farris, 1989) no se distribuyen de forma homogénea entre los distintos caracteres utilizados. Los caracteres charnelares y los referidos a la ornamentación muestran los valores más altos en CI y RI y, a su vez, los menores valores de homoplasia (H) (Fig. 6). Algunos de los caracteres referidos a la charnela muestran los valores más altos de RI (caracteres #9, #15, #20 y #22), CI o los más bajos de homoplasia (caracteres #7, #9, #12, #15, #20 y #22). Lo mismo sucede con algunos de los caracteres pertenecientes a la ornamentación externa (caracteres #35, #36 y #39). Tradicionalmente los caracteres charnelares fueron utilizados para definir la sistemática de los venéridos (Keen, 1969; Fischer-Piette y Vukadinovic, 1977). Sin embargo, en este análisis, los caracteres de la ornamentación externa, que no han sido tenidos en cuenta con fines sistemáticos de la misma manera que los charnelares, presentan índices similares a estos, y son rescatados como sinapomorfías de algunos clados. En este

caso ampliar el muestreo específico permitiría ver si estos caracteres mantienen su valor sistemático en toda la subfamilia.

El análisis conjunto del grupo de especies asignadas a *Ameghinomya*–*Protothaca* contribuirá al esclarecimiento de la historia y de la relación de ambos géneros en el extremo sur de América del Sur, como así también su participación en la conformación de la malacofauna actual de la región.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Clase BIVALVIA Linnaeus, 1758

Subclase HETERODONTA Neumayr, 1884

Orden VENEROIDA Adams y Adams, 1856

Familia VENERIDAE Rafinesque, 1815

Subfamilia CHIONINAE Frizzell, 1936

Género ***Ameghinomya*** Ihering, 1907

Especie tipo. *Venus volckmanni* var. *argentina* Ihering, 1897; por designación original. Mioceno de Argentina y Chile.

Especies incluidas. *Ameghinomya argentina* (Ihering, 1897), *Ameghinomya meridionalis* (Sowerby, 1835) (Mioceno temprano–tardío, Argentina y Chile), *Ameghinomya darwini* (Philippi, 1887), *Ameghinomya camacho* sp. nov. (Mioceno temprano–medio, Argentina), *Ameghinomya volckmanni* (Philippi, 1887), *Ameghinomya chiloensis* (Philippi, 1887) (Mioceno tardío, Chile), *Ameghinomya antiqua* (King, 1832) (Pleistoceno–Reciente, desde Perú, por el océano Pacífico y hasta el sur de Brasil, por el océano Atlántico).

Distribución estratigráfica y geográfica. Mioceno de Argentina y Chile; Reciente en las provincias malacológicas Magallánica y Argentina.

Diagnosis enmendada. Conchilla de forma orbicular a cuadrangular de tamaño mediano a grande. Margen posterior frecuentemente truncado. Lúnula bien desarrollada, ancha y corta. Valva derecha con diente posterior acanalado simétricamente y diente medio acanalado asimétricamente. Valva izquierda con diente cardinal medio acanalado y angosto y diente posterior largo y separado de la ninfa. Seno paleal triangular y ascendente. Margen ventral interno con finas crenulaciones limitadas por un surco comarginal. Ornamentación exterior dada por líneas comarginales lamelares bajas, perpendiculares a la superficie de la valva y costillas radiales finas (modificado de del Río, 1991).

Emended diagnosis. Shell orbicular to quadrangular, medium to large-sized. Posterior margin often truncated. Lunule well developed, wide and short. Right valve with posterior tooth symmetrically grooved, middle tooth asymmetrically grooved. Left valve with middle tooth grooved and narrow, posterior tooth long and separated from nymph. Pallial sinus triangular shaped

and ascending. Inner ventral margin sculptured with fine crenulations limited by a groove. Commarginal sculpture with low lamellae perpendicular to shell surface and with thin radial ribs (modified after del Río, 1991).

Discusión. Al definir el género, Ihering (1907) incluyó a las especies *Venus volckmanni* var. *argentina*, *Venus darwini* Philippi y a *Venus volckmanni* Philippi. Con posterioridad, del Río (1994) agregó también dentro del género a *Venus meridionalis* Sowerby y *Venus antiqua* King fue incluida en el género por Soot-Ryen (1959). Griffin y Nielsen (2008) incluyeron tentativamente a *Venus coquandi* Hupé (Formación Navidad, Chile, Mioceno tardío). En el presente análisis esta especie no es considerada como válida debido a que se conoce un único ejemplar articulado e incompleto (MNHN Gg 2002/99) que carece de caracteres diagnósticos y que no permite su comparación con otras especies del género. Las características que distinguen a este género de *Protothaca* y *Austrovenus* ya fueron enunciadas en la discusión precedente.

***Ameghinomya argentina* (Ihering, 1897)**

Figuras 2.1, 2.3, 2.4

- v*1897 *Venus volckmanni* var. *argentina* Ihering, p. 252, fig. 45
 1899 *Venus volckmanni* var. *argentina* Ihering; Ihering, p. 20
 v1901 *Venus paranensis* Borchert, p. 38, lám. 3, fig. 16–18
 p1902 *Venus volckmanni* Philippi, 1887; Ortmann, p. 139
 v1904 *Venus argentina* Ihering; Ihering, p. 231
 v1907 *Chione (Ameghinomya) argentina* (Ihering); Ihering, p. 306, 385
 1965 *Ameghinomya argentina* (Ihering); Darragh, p. 166
 v1991 *Ameghinomya argentina* (Ihering); del Río, p. 74, lám. 5, fig. 4
 v1994 *Ameghinomya argentina* (Ihering); del Río, p. 118, lám. 3, fig. 4–5, text-fig. 6
 1996 *Protothaca argentina* (Ihering); Parodiz, p. 203
 v.2010 *Tawera canalei* Reichler, p. 203, lám. 1, fig. 10–13

Material estudiado. Holotipo: MACN-Pi 459a, una valva izquierda, procedente de Rada Tilly, Formación Chenque, Mioceno inferior, provincia del Chubut. MACN-Pi 460, MACN-Pi 2517-2518, MACN-Pi 4721-4722, MACN-Pi 4763, MACN-Pi 5026, MACN-Pi 5282, CPBA 11036, CPBA 12504-12506, CPBA 14518, 10 valvas derechas, nueve valvas izquierdas y tres ejemplares articulados, procedentes de Cañadón Misioneros, Estancia Busnadiego, Paraná, Punta Norte, Puesto Arriola, Rada Tilly y San José Este (formaciones Monte León, Chenque, Puerto Madryn, Gran Bajo del Gualicho y Paraná).

Descripción. Conchilla grande, orbicular, tan alta como larga. Margen dorsal recto a levemente redondeado, subhorizontal; margen posterior generalmente extendido levemente en sentido ventral y con un ángulo marcado entre éste y el margen

dorsal; margen ventral redondeado; margen anterior algo convexo y anguloso. Umbones pequeños situados en el tercio anterior del margen dorsal. Escudete poco definido, angosto, corto, asimétrico, continuo con la superficie de la valva, con ornamentación comarginal. Lúnula corta, ancha, plana, delimitada por un surco profundo. Charnela con el margen ventral levemente cóncavo debajo de los dientes. Valva izquierda con diente cardinal anterior triangular, delgado, liso, de la misma altura que el diente medio, inclinado hacia adelante y con la cara anterior cóncava; diente cardinal medio angosto y acanalado; diente cardinal posterior alargado, algo curvado y separado de la ninfa. Valva derecha con diente cardinal anterior de la misma altura que el resto de los dientes; diente cardinal medio ancho y acanalado asimétricamente, con la porción anterior de mayor tamaño, paralelo al diente anterior; diente cardinal posterior acanalado. Ninfas rugosas, estriadas verticalmente. Seno paleal grande, triangular, con ápice anguloso ubicado antes del comienzo de los dientes. Línea paleal ubicada a un sexto de la altura total de la conchilla. Margen ventral con crenulaciones finas, delimitadas por una fina línea comarginal que las separa del resto de la superficie interna de la valva, y que se extienden hasta la mitad del borde posterior de la conchilla. Ornamentación comarginal constituida por lamelas angostas, bajas, perpendiculares a la superficie de la valva, más espaciadas en la porción juvenil y tendiendo a acercarse a medida que se avanza hacia el borde ventral. Ornamentación radial más suave que la comarginal dada por costillas muy finas que le confieren un aspecto levemente reticulado a la superficie.

Discusión. Reichler (2010) describió la nueva especie *Tawera canalei* para la Formación Gran Bajo del Gualicho (Mioceno temprano), basándose en ejemplares incompletos y yesificados, pero el contorno y tamaño de las valvas, la ornamentación externa y la posición y forma de los dientes charnelares permiten asignarlos a *A. argentina*.

Ameghinomya argentina también fue citada para el Mioceno temprano de Chile en Pampa Castillo (Formación Guadal) (Frassinetti y Covacevich, 1999), pero se trata de moldes internos y compuestos donde no se aprecian en detalle caracteres internos y charnelares, por lo que la asignación sistemática es dificultosa.

Ameghinomya argentina se diferencia de *A. darwini* (Philippi, Mioceno tardío, Chile) porque esta última tiene forma más alargada, el margen dorsal más recto, un área posterior plana, diente anterior izquierdo con cara anterior convexa, lúnula más convexa y escudete poco marcado.

Ameghinomya argentina se distingue de *A. volckmanni* porque esta última es más pequeña, con un área posterior

plana con el margen dorsal inclinado y el anterior más redondeado, seno paleal más corto, lúnula más convexa y delimitada por un surco somero y diente cardinal anterior izquierdo recto.

***Ameghinomya darwini* (Philippi, 1887)**

Figuras 2.2, 7

- v*1887 *Venus darwini* Philippi, p. 116, lám. 17, fig. 2
 1899 *Venus darwini* Philippi; Ihering, p. 19
 p1902 *Venus darwini* Philippi; Ortmann, p. 140, lám. 28, fig. 4
 1907 *Chione (Ameghinomya) darwini* (Philippi); Ihering, p. 307
 v1974 *Chione darwini* (Philippi); Frassinetti, p. 48, fig. 7
 .2004 *Ameghinomya? darwini* (Philippi); del Río, Apéndices 1 y 2
 2009 *Ameghinomya darwini* (Philippi); Parras y Griffin, p. 74, 76
 2009 *Ameghinomya darwini* (Philippi); Casadío y Griffin, p. 87

Material estudiado. Holotipo: SGO-Pi 97, una valva de derecha procedente de Santa Cruz, Formación Monte León, Mioceno inferior. MACN-Pi 465, 4748, 4752, 13 ejemplares articulados procedentes de Cabo Tres Puntas y Punta Borjas (formaciones San Julián, Monte León y Chenque).

Descripción. Conchilla grande, suborbicular, tan alta como larga. Margen dorsal recto y subhorizontal; margen posterior con un ángulo marcado entre éste y el margen dorsal y generalmente extendido en sentido ventral; margen ventral redondeado; margen anterior algo anguloso. Umbones pequeños ubicados anteriormente. Escudete poco definido, estrecho, continuo con la superficie de la valva, asimétrico, con ornamentación comarginal. Lúnula corta y ancha, marcada por un surco profundo, bastante convexa. Charnela de la valva izquierda con diente cardinal anterior angosto, con la cara anterior convexa; diente cardinal medio angosto; diente cardinal posterior algo curvado, largo y separado de la ninfa. Charnela de la valva de derecha con el diente cardinal medio ancho y subparalelo al cardinal anterior. Margen ventral interno con crenulaciones finas, delimitadas por una fina línea comarginal que las separa del resto de la superficie interna de la valva y que alcanzan hasta la mitad del borde posterior de la conchilla. Zona posterior externa de las valvas con un área plana. Ornamentación comarginal constituida por lamelas bajas, perpendiculares a la superficie de la valva, más espaciadas en la porción juvenil y más cercanas hacia el borde ventral. Ornamentación radial menos marcada que la comarginal, dada por costillas muy finas.

Discusión. *Venus darwini* Philippi, fue descrita sobre la base de una valva derecha rota en la que no se observa el interior, proveniente probablemente de la desembocadura del Río Santa Cruz, donde aflora la Formación Monte León. Ihering (1907) la incluyó dentro del subgénero *Chione* (*Ameghinomya*), considerando la presencia de ornamentación comarginal y radial

como típica de las chioninas. Frassinetti (1974), al estudiar las especies de *Venus* descritas por Philippi (1887), reafirmó la asignación genérica de Ihering (1907) y consideró que el holotipo presentaba las características generales de *Chione*. Frassinetti y Covacevich (1999) describieron dos ejemplares correspondientes a moldes internos rotos (SGO-Pi 4311 y SGO-Pi 5200) para la localidad de Pampa Castillo (Formación Guadal, Mioceno temprano, Chile), en los que no se observan caracteres diagnósticos, por lo que esta asignación permanece dudosa. Esta especie ha sido poco estudiada y más allá de la descripción original provista por Philippi (1887) y de las revisiones realizadas por Ortmann (1902), Ihering (1907) y Frassinetti (1974), no ha sido analizada ni ilustrada nuevamente.

En este trabajo se dan a conocer por primera vez los caracteres charnelares de *A. darwini*, como resultado de cortes realizados en ejemplares cerrados en los que se reconstruyó la posición de los dientes (Fig. 7). La semejanza de las características externas entre *A. darwini* y *A. argentina*, así como la posición y tamaño de los dientes, a excepción del diente anterior de la valva izquierda que en *A. darwini* presenta el lado anterior convexo, permiten confirmar la asignación de esta especie al género *Ameghinomya*.

Ameghinomya darwini se diferencia de *A. volckmanni* por presentar conchillas más grandes, con el margen dorsal más horizontal y el anterior más anguloso, el diente cardinal anterior izquierdo y el surco lunular más profundo.

Ameghinomya darwini se diferencia de *A. chiloensis* porque esta última posee el margen anterior más redondeado, umbones en posición más alejada del margen anterior, ornamentación comarginal poco espaciada y homogéneamente distribuida en la valva y por poseer lúnula más estrecha, corta, plana y delimitada por un surco menos profundo.

***Ameghinomya meridionalis* (Sowerby, 1846)**

Figuras 2.5, 2.7

- v*1846 *Venus meridionalis* Sowerby, p. 250, lám. 2, fig. 13
 v1887 *Venus meridionalis* Sowerby; Philippi, p. 115, lám. 14, fig. 8
 1897 *Venus meridionalis* Sowerby; Ihering, p. 251
 1899 *Venus meridionalis* Sowerby; Ihering, p. 19
 1902 *Venus meridionalis* Sowerby; Ortmann, p. 137, lám. 27, fig. 11a–b
 1907 *Chione meridionalis* (Sowerby); Ihering, p. 309, lám. 12, fig. 79
 v1974 *Chione meridionalis* (Sowerby); Frassinetti, p. 48, fig. 8
 v1994 *Ameghinomya meridionalis* (Sowerby); del Río, p. 120, lám. 3, fig. 6–10
 .2004 *Ameghinomya meridionalis* (Sowerby); del Río, Apéndices 1 y 2
 v2008 *Ameghinomya meridionalis* (Sowerby); Griffin y Nielsen, p. 22, lám. 8, fig. 4

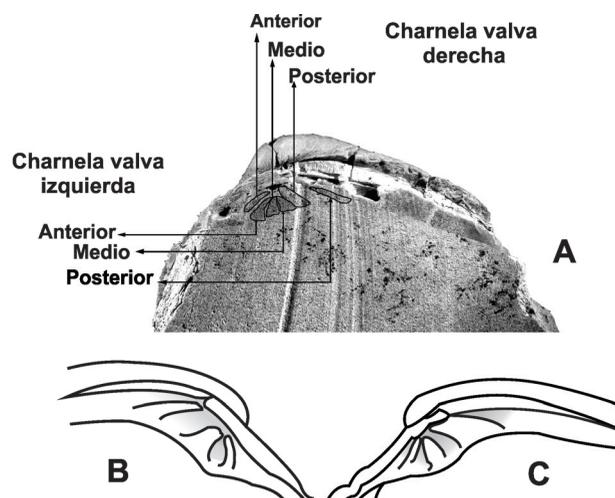


Figura 7. Reconstrucción de la charnela de *Ameghinomya darwini* (Philippi). **A**, Corte de un ejemplar cerrado (MACN-Pi 4748b) donde se observa la disposición de los dientes charnelares. **B**, Interpretación de la charnela izquierda. **C**, Interpretación de la charnela derecha.

Material estudiado. Lectotipo: NHM-L27980, una valva izquierda procedente de Río Santa Cruz, Formación Monte León. MACN-Pi 443, MACN-Pi 445, MACN-Pi 448, MACN-Pi 3589, MACN-Pi 4764, MACN-Pi 6641, CPBA 8773, CPBA 8778, CPBA 9354, CPBA 14183, CPBA 14523, SGO-Pi 81, SGO-Pi 85, SGO-Pi 95, SGO-Pi 117, SGO-Pi 131, SGO-Pi 139, siete valvas derechas, cinco valvas izquierdas y 56 ejemplares articulados procedentes de Cañadón Misioneros, Fondeadero Ninfas, Monte Entrada, Puerto Pirámide y Río Santa Cruz (formaciones Monte León y Puerto Madryn, Argentina), y de Navidad y Ancud (Formación Navidad, regiones VI y X, Chile).

Descripción. Conchilla pequeña, subcuadrada, casi tan alta como larga. Margen dorsal casi horizontal, algo curvado; margen posterior redondeado, con un ángulo marcado entre éste y el margen dorsal; margen ventral y anterior redondeados. Umbones pequeños situados en el tercio anterior del margen dorsal. Escudete poco definido, continuo con la superficie de la valva, asimétrico, angosto, con ornamentación comarginal, extendido hasta el lado dorsal de la marca del músculo aductor posterior. Lúnula corta, ancha, plana, delimitada por un surco somero y con ornamentación comarginal. Charnela con el margen ventral levemente cóncavo debajo de los dientes cardinales. Valva izquierda con diente cardinal anterior angosto, liso y curvado en dirección al margen anterior; cardinal medio angosto y acanalado y con la misma altura que el anterior; cardinal posterior alargado, recto y separado de la ninfa. Valva derecha con dien-

te cardinal anterior tan alto como el resto; diente cardinal medio angosto y acanalado asimétricamente, con la porción anterior de mayor tamaño y casi paralelo al diente anterior; diente cardinal posterior acanalado. Ninfas lisas. Seno paleal triangular corto, ascendente y con ápice agudo. Línea paleal ubicada aproximadamente a un quinto del margen ventral de la conchilla. Margen ventral interno con crenulaciones finas, delimitadas por una fina línea que las separa del resto de la superficie interna de la valva y que se extienden hasta la mitad del margen posterior de la conchilla. Ornamentación comarginal dominante, dada por pequeñas lamelas bajas, perpendiculares a la superficie de la valva, más espaciadas en la porción juvenil y tendiendo a acercarse a medida que se avanza hacia del borde ventral. Ornamentación radial dada por costillas finas restringidas a los interespacios lamelares.

Discusión. Sowerby (1846) designó una serie de ejemplares (sintipos) provenientes de dos de las localidades visitadas por Charles Darwin (desembocadura del Río Santa Cruz, Argentina y Navidad, Chile) e ilustró la especie a partir de una composición de los ejemplares a su disposición (Griffin y Nielsen, 2008). Del Río (1994) consideró al ejemplar ilustrado como el holotipo y Griffin y Nielsen (2008) designaron un lectotipo (NHM-L27980) y varios paralectotipos (NHM-L 27973, NHM-L 27981, NHM-L 27999). Sowerby (1846) incluyó a la especie dentro del género *Venus*, lo cual fue aceptado por Philippi (1887) y Ortmann (1902). Ihering (1907) la asignó a *Chione* y del Río (1994) la incluyó en *Ameghinomya*, lo cual se confirma en este trabajo, sobre la base de sus caracteres charnelares y por su ornamentación, así como por el resultado obtenido a través del análisis filogenético.

Ameghinomya meridionalis fue mencionada por Philippi (1887) para la Formación Navidad y unidades equivalentes (localidades de Navidad, Ancud y Tubul) y para la desembocadura del Río Santa Cruz. Se trata de ejemplares articulados o de moldes internos, que en general muestran características similares a las de esta especie, exceptuando el ejemplar proveniente de Tubul (SGO-Pi 196), en el cual no se observan caracteres internos. Frassinetti y Covacevich (1999) describieron a *Chione* cf. *C. meridionalis* para Pampa Castillo (Formación Guadal, Mioceno temprano de Chile), pero se trata de ejemplares mal preservados donde no se observan las charnelas u ornamentación, lo cual no permite corroborar dicha asignación hasta tanto no se cuente con material mejor conservado.

Ameghinomya meridionalis se diferencia de *A. argentina* por poseer conchillas de tamaño menor, de contorno sub-

cuadrado, seno paleal de menor tamaño y línea paleal ubicada más cerca del margen ventral. *Ameghinomya meridionalis* se distingue de *A. darwini* porque esta última posee conchillas suborbiculares de mayor tamaño, con el margen anterior más convexo, lúnula convexa y delimitada por un surco profundo. A pesar del menor tamaño de *A. meridionalis*, las proporciones del seno y línea paleal de ésta, la presencia de ninfas lisas y su forma subcuadrada, permiten descartar que se trate de ejemplares juveniles de *A. darwini* o de *A. argentina*.

***Ameghinomya camachoi* sp. nov.**

Figuras 2.6, 2.8, 2.9, 2.12

Derivación del nombre. El epíteto específico es en honor al Dr. Horacio Camacho, por sus numerosos aportes al conocimiento de los invertebrados fósiles de la Argentina.

Diagnosis. Margen dorsal subhorizontal formando un ángulo casi recto con el posterior, con umbones situados en posición más central que en *Ameghinomya meridionalis*. Diente cardinal anterior de la valva izquierda angosto y posterior recto. Ninfas lisas. Seno paleal triangular corto y con ápice agudo.

Diagnosis. *Dorsal margin subhorizontal at a nearly right angle to the posterior. With umbones more centrally placed than Ameghinomya meridionalis. Left anterior cardinal tooth narrow and left posterior straight. Nymphs smooth. Pallial sinus triangular, short with acute apex.*

Material tipo. Holotipo: CIRGEO-PI 2893, una valva izquierda; paratipos: MACN-Pi 4881, MACN-Pi 4883 y MACN-Pi 4884, tres valvas derechas.

Material adicional. MACN-Pi 4882, MACN-Pi 5283, CPBA 2837, CPBA 2859-2861, CPBA 2884, CPBA 2892, CPBA 2894, ocho valvas izquierdas, 12 valvas derechas, cinco charnelas izquierdas y dos charnelas derechas.

Procedencia geográfica. Sección 30, Sierra Carmen Silva, Isla Grande de Tierra del Fuego, Formación Carmen Silva.

Procedencia estratigráfica. Mioceno temprano-medio.

Descripción. Conchilla pequeña a mediana, de forma subcuadrada, generalmente más alta que larga. Margen dorsal casi horizontal, algo convexo; margen posterior redondeado, con un ángulo marcado entre este y el dorsal; márgenes ventral y anterior redondeados. Umbones pequeños situados en el tercio anterior del margen dorsal. Escudete poco definido, continuo con la superficie de la valva, asimétrico, angosto y con ornamentación comarginal, que se extiende hasta el lado dorsal de la cicatriz muscular posterior. Lúnula ancha, corta, plana, con ornamentación comarginal y delimitada por un surco lunular somero. Charnela levemente arqueada bajo los

dientes cardinales. Valva izquierda con diente cardinal anterior largo, triangular, angosto, liso y con el lado anterior cóncavo; diente cardinal medio de la misma altura que el anterior, rectangular, acanalado y angosto; diente cardinal posterior recto y alargado y separado de la ninfa. Valva derecha con diente cardinal anterior delgado, tan alto como el resto; diente cardinal medio triangular, angosto y acanalado de forma asimétrica, con la porción anterior de mayor tamaño; diente cardinal posterior acanalado. Ninfas lisas. Seno paleal triangular isósceles, corto, ascendente y con ápice agudo. Línea paleal ubicada a un quinto de la altura total de la conchilla. Margen ventral interno con crenulaciones finas que alcanzan hasta la mitad del margen posterior de la conchilla, delimitadas por una línea que las separa del resto de la superficie interna de la valva. Ornamentación comarginal dominante constituida por costillas lamelares, bajas, perpendiculares a la superficie de la conchilla, que se juntan hacia el margen ventral. Costillas radiales dadas por líneas finas levemente marcadas.

Discusión. Esta especie está restringida a los afloramientos de la Formación Carmen Silva (Mioceno temprano-medio, Sierra Carmen Silva, norte de la Isla Grande de Tierra del Fuego) y constituye el único registro mioceno conocido del género *Ameghinomya* en esta región. La forma general de la conchilla, su ornamentación externa dominada por lamelas comarginales bajas, lisas e igualmente desarrolladas en toda la superficie de la valva, el seno paleal triangular ascendente, con ápice agudo y las características charnelares permiten incluir a esta especie en *Ameghinomya*.

Ameghinomya camachoi sp. nov. se puede distinguir de la especie tipo del género (*A. argentina*) porque esta última posee conchillas más grandes y orbiculares, con márgenes más redondeados, diente cardinal posterior de la charnela izquierda algo curvado, lúnula marcada por un surco lunular profundo, ninfas rugosas y seno paleal más alargado.

Ameghinomya camachoi sp. nov. se diferencia de *A. darwini* porque ésta presenta valvas más grandes y suborbiculares con umbones situados en una posición más anterior y lúnula mucho más convexa.

Ameghinomya camachoi sp. nov. puede separarse de *A. volckmanni* por la forma suborbicular de esta última, con el margen posterior levemente extendido ventralmente, umbones en posición más anterior y lúnula convexa.

Ameghinomya meridionalis también tiene conchillas de contorno subcuadrado como *A. camachoi* sp. nov., aunque son relativamente más pequeñas y poseen los umbones ubicados mucho más cerca del margen anterior. La ornamenta-

ción externa tiene un aspecto similar, pero es más espaciada y con lamelas un poco más altas en *A. meridionalis* que en *A. camachoi* sp. nov.

Ameghinomya camachoi sp. nov. es fácilmente distinguible de *A. chiloensis* porque esta especie posee conchillas con un contorno más redondeado, por tener costillas radiales y comarginales igualmente desarrolladas.

Ameghinomya camachoi sp. nov. se diferencia de *A. antiqua* ya que esta última posee conchillas orbiculares, con margen posterior más redondeado, el escudete apenas marcado, presenta ninfas rugosas y ornamentación comarginal y radial igualmente desarrolladas.

***Ameghinomya volckmanni* (Philippi, 1887)**

Figuras 2.10, 2.11

- v*1887 *Venus volckmanni* Philippi, p. 115, lám. 14, fig. 9
 1899 *Venus volckmanni* Philippi; Ihering, p. 20
 p1902 *Venus volckmanni* (Philippi); Ortman, p. 140, lám. 28, fig. 4
 1942 *Chione volckmanni* (Philippi); Fuenzalida, p. 409.
 1942 *Venus (Chione) volckmanni* (Philippi); Tavera, p. 602.
 v1974 *Chione volckmanni* (Philippi); Frassinetti, p. 49, fig. 10
 v1979 *Venus (Chione) volckmanni* (Philippi); Tavera, p. 73. lám. 13, fig. 24
 1994 *Ameghinomya volckmanni* (Philippi); del Río, p. 117
 v2001 *Chione volckmanni* (Philippi); Frassinetti, p. 77
 v2004 *Chione volckmanni* (Philippi); Frassinetti, p. 75
 2006 *Chione volckmanni* (Philippi); Frassinetti, p. 65
 v.2010 *Chione coquandi* (Hupé); Kiel y Nielsen, Apéndice, p. 3, Tabla DR1

Material estudiado. Lectotipo: SGO-Pi 141, un ejemplar articulado procedente de Lebu, Formación Ranquil (equivalente de Formación Navidad), Mioceno tardío (VIII Región, Chile). SGO-Pi 88, SGO-Pi 91, SGO-Pi 119, SGO-Pi 128, SGO-Pi 4227, SGO-Pi 6216; MACN-Pi 5383-5389, 14 ejemplares procedentes de Navidad, Millanejo, Matanzas, Punta Perro, Río Rapel, Cucao, Ranquil, Punta El Fraile, Isla Ipún, Isla Stokes e Isla Hereford (Formación Navidad y equivalentes –regiones VI, VIII y XI–).

Descripción. Conchilla de tamaño mediano, suborbicular, tan alta como larga. Margen dorsal algo convexo; margen posterior extendido levemente en sentido ventral y con un ángulo marcado entre éste y el margen dorsal; margen ventral redondeado. Margen anterior redondeado. Umbones pequeños ubicados en el tercio anterior del margen dorsal. Escudete poco definido, continuo con la superficie de la valva, con ornamentación comarginal, estrecho y asimétrico. Lúnula corta, ancha, levemente convexa, delimitada por un surco somero y con ornamentación comarginal. Charnela levemente arqueada bajo los dientes cardinales. Valva izquierda con diente cardinal anterior,

recto, angosto, liso, de la misma altura que el diente medio, recto; diente cardinal medio angosto y levemente acanalado; diente cardinal posterior alargado, algo curvado y separado de la ninfa. Valva derecha con diente cardinal anterior de la misma altura que el resto de los dientes; diente cardinal medio ancho y acanalado delimitando dos porciones asimétricas, con la porción anterior de mayor tamaño, paralelo al diente anterior; diente cardinal posterior fuertemente acanalado. Ninfas rugosas, estriadas verticalmente. Seno paleal corto, ascendente, con forma de triángulo isósceles y con el ápice agudo. Línea paleal ubicada a un quinto de la altura total de la conchilla. Margen ventral interno con crenulaciones finas, delimitadas por una fina línea que las separa del resto de la superficie de la valva. Área ligeramente marcada en la región posterior de las valvas. Ornamentación comarginal, dada por lamelas bajas, perpendiculares a la superficie de la valva, más espaciadas en la zona juvenil pero más cercanas a medida que se avanza hacia el borde ventral. Ornamentación radial constituida por costillas finas, subordinadas a los elementos comarginales.

Discusión. Philippi (1887) describió esta especie sobre la base de un ejemplar articulado y luego Ihering (1907) la consideró cercana a *Ameghinomya argentina*, por lo que la incluyó implícitamente en su nuevo género *Ameghinomya*. Posteriormente otros autores la ubicaron dentro de *Chione* (Fuenzalida, 1942; Tavera, 1942, 1979; Frassinetti, 1974). Los materiales que Kiel y Nielsen (2010) mencionaron como *Chione coquandi*, corresponden a esta especie. *Ameghinomya volckmanni* es sólo conocida a través de ejemplares cerrados, por lo que sus caracteres internos nunca han sido descritos. Aquí, por primera vez, se describen caracteres internos de esta especie, incluyendo la charnela. La misma, junto a otras características como el contorno de las valvas, la ornamentación, la lúnula y el escudete, son similares a las de *A. argentina*. En algunos ejemplares conservados como moldes internos se puede apreciar la impresión del seno y la línea paleal, el cual es triangular y con ápice agudo. Por lo tanto, sobre la base del análisis filogenético realizado, esta especie podría ser ubicada dentro de *Ameghinomya*. Las diferencias entre *A. volckmanni* y otras especies del género ya han sido listadas en los comentarios precedentes.

***Ameghinomya chiloensis* (Philippi, 1887)**

- v*1887 *Venus chiloensis* Philippi, p. 116, lám. 15, fig. 6
 1942 *Chione (Protothaca) chiloensis* (Philippi); Fuenzalida, p. 418
 1942 *Venus (Chione) chiloensis* (Philippi); Tavera, p. 612
 v1974 *Chione chiloensis* (Philippi); Frassinetti, p. 38, fig. 6
 v2006 *Chione chiloensis* (Philippi); Frassinetti, p. 65

Material estudiado. Lectotipo: SGO-Pi 113 y paralectotipo: SGO-Pi 94, ambos ejemplares articulados, procedentes

de Ancud (Formación Lacuí, Región X, Mioceno superior). SGO-Pi 6170, dos ejemplares articulados procedentes de Isla Crosslet (Formación Navidad –Región XI–).

Descripción. Conchilla grande, suborbicular, un poco más larga que alta. Margen dorsal curvado; margen ventral redondeado; margen anterior redondeado. Umbones pequeños de posición subcentral, ubicados cerca del segundo tercio del margen dorsal. Escudete poco marcado, continuo con la superficie de la valva, angosto, ornamentado con líneas comarginales. Lúnula angosta y alargada, plana, con ornamentación comarginal. Seno paleal corto, triangular isósceles, de ápice agudo y ascendente. Línea paleal ubicada aproximadamente a un quinto de la altura total de la conchilla. Margen ventral interno con finas crenulaciones, delimitadas por una fina línea que las separa del resto de la superficie interna de la valva y que alcanza hasta la mitad del margen posterior de la conchilla. Ornamentación radial y comarginal codominantes. Ornamentación comarginal dada por costillas poco elevadas, lisas, perpendiculares a la superficie de la valva y muy poco espaciadas en toda la conchilla. Ornamentación radial dada por costillas finas.

Discusión. Philippi (1887) describió esta especie a partir de dos ejemplares articulados en los que no se aprecian los caracteres internos. Fuenzalida (1942), Tavera (1942) y Frassinetti (1974) la mencionaron incluyéndola en los géneros *Protothaca* y *Chione*. Esta especie no ha vuelto a ser mencionada en la literatura debido, probablemente, a que se trata de un taxón muy poco frecuente. Una excepción son los dos ejemplares hallados por Frassinetti (2006) en Isla Crosslet (afloramientos equivalentes a la Formación Navidad, Mioceno tardío), los cuales presentan una ornamentación y contorno similar al tipo de la especie. Los caracteres charnelares de *A. chiloensis* son desconocidos pero la forma, ornamentación, lúnula, escudete, seno paleal y crenulaciones del margen ventral interno son similares a los de otras especies del género *Ameghinomya*. Sobre la base de estas características y los resultados del análisis filogenético, se la ubica dentro del género *Ameghinomya*.

Ameghinomya chiloensis se distingue de *A. volckmanni* por poseer conchillas de mayor tamaño, suborbitales, con un desarrollo igual de la ornamentación comarginal y radial y costillas comarginales poco espaciadas en toda la conchilla, lúnula más estrecha y alargada.

Ameghinomya chiloensis se distingue de *A. argentina* por presentar formas más alargadas, con el margen anterior redondeado, umbones subcentrales, seno paleal más corto y lúnula estrecha y alargada y con surco lunular somero.

***Ameghinomya antiqua* (King, 1832)**

Figuras 3.1, 3.4, 3.7

- *1832 *Venus antiqua* King, p. 336
- 1835 *Venus costellata* Broderip y Sowerby, p. 42
- 1835 *Venus mastracea* Broderip y Sowerby, p. 44
- 1842 *Venus alvarezii* d'Orbigny, p. 557, lám. 83, fig. 3
- 1844 *Venus discrepans* Philippi, p. 174, lám. 3, fig. 2
- 1845 *Venus agrestis* Philippi, p. 54
- 1854 *Venus cineracea* Hupé, p. 334, lám. 6, fig. 2
- 1907 *Chione (Protothaca) antiqua* (King); Ihering, p. 297
- 1921 *Venus antiqua* var. *madryna* Rovereto, p. 22–23, fig. 10
- 1950 *Protothaca antiqua* (King); Carcelles, p. 80, lám. 5, fig. 86
- 1959 *Ameghinomya antiqua* (King); Soot-Ryen, p. 55, lám. 3, fig. 22–23
- 1969 *Protothaca antiqua* (King); Herm, p. 123, lám. 10, fig. 2–4, lám. 11, fig. 1–2
- 1969 *Protothaca antiqua tongoyensis* Herm, p. 123, lám. 11, fig. 5–7
- 2004 *Ameghinomya antiqua* (King); Beu, p. 182, fig. 18a
- 2006 *Ameghinomya antiqua* (King); Kappner y Bieler, p. 329
- 2013 *Leukoma antiqua* (King); Nielsen, p. 52, fig. 9i–j,

Material estudiado. MACN-In 9172, MACN-In 9441, MACN-In 21270, MACN-In 26452–26543, 63 ejemplares articulados, 28 valvas izquierdas y 24 valvas derechas, procedentes de Camarones, Golfo San José, Puerto Madryn y Golfo San Matías.

Descripción. Conchilla de tamaño mediano a grande, suborbicular, casi tan alta como larga. Margen dorsal levemente redondeado; margen posterior redondeado, con un ángulo marcado entre éste y el margen dorsal; márgenes ventral y anterior ligeramente redondeados. Umbones ubicados en el tercio anterior del margen dorsal. Sin escudete definido. Lúnula corta, ancha, plana, muy poco marcada, con ornamentación comarginal. Charnela con el margen ventral algo convexo por debajo de los dientes cardinales. Valva izquierda con diente cardinal anterior ancho, liso, de la misma altura que el cardinal medio y curvado anteriormente; diente cardinal medio acanalado y angosto; diente cardinal posterior recto, alargado y separado de la ninfa. Algunos ejemplares con un pequeño diente pustular alineado con el diente cardinal anterior. Valva derecha con diente cardinal anterior liso y de la misma altura que el resto; diente cardinal medio angosto, acanalado de forma simétrica y casi paralelo con el anterior; diente cardinal posterior acanalado. Ninfas rugosas. Seno paleal corto, con forma de pequeño triángulo isósceles, ascendente y con ápice agudo. Línea paleal ubicada a un quinto de la altura total de la conchilla. Margen ventral con finas crenulaciones, delimitadas por una línea fina comarginal que las separa del resto de la superficie de la valva, que se extienden hasta la mitad del margen posterior. Ornamentación externa radial y comarginal, igualmente dominantes. Ornamentación comarginal formada por costillas

finas, lamelares, bajas, perpendiculares a la superficie de la valva, muy poco espaciadas en toda la conchilla. Ornamentación radial dada por costillas finas en toda la superficie externa de la valva, que en conjunto con los elementos comarginales, dan un aspecto reticulado a la conchilla.

Discusión. Esta especie actual fue descrita originalmente por King (1832), quien proveyó una breve descripción, pero no ilustró ni designó un tipo y la ubicó dentro del género *Venus*. Herm (1969) describió la subespecie *tongoyensis* para el Pleistoceno de Chile basándose en ejemplares fósiles de *A. antiqua*. Los mismos presentan valvas menos alargadas y un margen posterior mucho más recto, pero probablemente se trate de variaciones intraespecíficas, posiblemente gerónicas o ecológicas. Rovereto (1921) mencionó la presencia de *Venus antiqua* var. *madryna* para la Formación Puerto Madryn, y al igual que con lo que sucede con la subespecie *tongoyensis*, se trataría de una variación intraespecífica, en este caso, un ejemplar actual geronte.

Ameghinomya antiqua se diferencia de *A. argentina* y *A. darwini* por poseer un tamaño generalmente menor, no presentar escudete, margen anterior más redondeado, diente cardinal anterior de la valva izquierda más ancho y cardinal medio derecho angosto.

Ameghinomya antiqua se puede separar de *A. volckmanni* por que esta última tiene una forma más triangular, el margen dorsal más recto, y la ornamentación externa dominada por las líneas comarginales.

Ameghinomya meridionalis se distingue de *A. antiqua* por la presencia de conchillas subcuadradas, escudete bien marcado y ninfas lisas, diente cardinal anterior de la valva izquierda más angosto y cardinal medio de la valva derecha acanalado de forma más asimétrica.

Ameghinomya antiqua puede diferenciarse de *A. chiloensis* ya que la segunda presenta un escudete marcado, lúnula alargada con surco lunular más profundo y umbones ubicados en una posición más alejada del margen anterior.

CONCLUSIONES

1. Se utilizan por primera vez metodologías de reconstrucción filogenética para el estudio de venéridos de América del Sur. Este trabajo podría constituir un punto de partida para el establecimiento de un marco filogenético de toda la subfamilia.
2. El análisis filogenético indica que *Ameghinomya* es un taxón monofilético, compuesto por seis especies mioceanas: *A. argentina*, *A. darwini*, *A. meridionalis*, *A. camacho* sp. nov., *A. volckmanni* y *A. chiloensis*, y una especie

reciente, *A. antiqua*, cuyas sinapomorfias son: conchillas no elongadas, seno paleal ascendente y diente posterior izquierdo separado de la ninfa.

3. Se separan los géneros *Ameghinomya* y *Protothaca* en dos clados distintos. El “clado *Protothaca*”, que contiene a los géneros *Protothaca*, *Austrovenus*, *Chionista* y *Nioche* (*Antinioche*), se distingue del “clado *Ameghinomya*” (género *Ameghinomya*) debido a la presencia de zonas diferenciadas de la conchilla donde predominan elementos radiales o comarginales, lúnula con ornamentación radial, crenulaciones del margen ventral interno que se continúan dentro de la superficie de la conchilla, diente cardinal anterior izquierdo recto y cardinal anterior derecho reducido.
4. *Austrovenus* se encuentra más cercanamente emparentado con el género *Protothaca* y se trataría del taxón hermano de *Chionista fluctifraga*, corroborando lo propuesto por Marwick (1927).
5. A partir de los resultados del análisis filogenético y sistemático, se propone asignar las especies *Venus antiqua* y *Venus chiloensis* al género *Ameghinomya*.
6. Se describe la nueva especie *Ameghinomya camacho* para la Formación Carmen Silva (Mioceno de Tierra del Fuego).
7. Se demuestra que los caracteres de la ornamentación presentarían el mismo valor (similares valores de homoplasia) que aquellos obtenidos a partir de la charnela, lo que representaría un nuevo contexto a tener en cuenta dentro de la sistemática y filogenia de los venéridos, a diferencia de la consideración tradicional de que la ornamentación externa no presenta valor sistemático.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a M. Ramírez (MACN) por sus contribuciones respecto al análisis filogenético durante la co-dirección del Trabajo Final de Licenciatura de DP; a C. Kopuchian (MACN), M. Griffin (FCNyM, La Plata) y D. Lazo (CPBA) por sus valiosos comentarios; a J. M. Orensanz (CENPAT, Puerto Madryn), A. Beu (Institute of Geological and Nuclear Sciences, Nueva Zelanda) y N. Toledo (Instituto del Fomento Pesquero, Chile) por los materiales facilitados; a D. Monti, M. Ezcurra y G. Salinas por sus beneficiosas discusiones acerca de la metodología y las posibilidades de aplicación en este trabajo; y a G. Giribet por sus sugerencias. El acceso a TNT 1.1 fue posible gracias a la Willi Hennig Society. Este trabajo es una contribución al PICT-1839 dirigido por CDR (Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica).

BIBLIOGRAFÍA

- Aceñolaza, F.G. 2000. La Formación Paraná (Mioceno medio): estratigrafía, distribución regional y unidades equivalentes. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica, Tucumán* 14: 9–27.
- Adams, H. y Adams, A. 1856. *The genera of Recent Mollusca arranged according to their organization. Volume 2.* Van Voorst, Londres, p. 285–412.

- Aguirre, M.L. y Farinati, E. 2000. Moluscos del Cuaternario marino de la Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba* 64: 235–338.
- Anderson, P. y Roopnarine, P. 2002. Systematics and biogeographic history of the venerid genus *Securella* in the North Pacific. *98^o Annual Meeting of the Geological Society of America*, Oregon.
- Bellosi, E.S. 1990. Formación Chenque: Registro de la Transgresión Patagónica (Terciario Medio) de la Cuenca San Jorge, Argentina. *11^o Congreso Geológico Argentino* (San Juan), *Actas* 2: 57–60.
- Bellosi, E.S. 1995. Paleogeografía y cambios ambientales de la Patagonia central durante el Terciario medio. *Boletín de Informaciones Petroleras* 44: 50–83.
- Bellosi, E.S. y Barreda, V. 1993. Secuencias y palinología del Terciario Medio en la Cuenca San Jorge, registro de oscilaciones eustáticas en Patagonia. *12^o Congreso Geológico Argentino y 2^o Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Mendoza), *Actas* 1: 78–86.
- Bernard, F.R. 1983. *Catalogue of the living Bivalvia of the Eastern Pacific Ocean: Bering Strait to Cape Horn. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 61. Government of Canada, Fisheries and Oceans, Scientific Information and Publications Branch, Ottawa, 103 p.
- Bertels, A. 1970. Sobre el «Piso Patagónico» y la representación de la época del Oligoceno en Patagonia austral, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 25: 495–501.
- Beu, A.G. 2004. Marine Mollusca of oxygen isotope stages of the last 2 million years in New Zealand: Part 1. Revised generic positions and recognition of warm-water and cool-water migrants. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 34: 111–265.
- Beu, A.G., Griffin, M. y Maxwell, P.A. 1997. Opening of Drake Passage gateway and Late Miocene to Pleistocene cooling reflected in Southern Ocean molluscan dispersal: evidence from New Zealand and Argentina. *Tectonophysics* 281: 83–97.
- Borchert, A. 1901. Die Molluskenfauna und das Alter der Paraná-Stufe. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 14: 1–78.
- Bravard, A. 1858. Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías de Paraná. *Reimpresión de Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 45–94.
- Broderip, W.J. y Sowerby, G.B. 1829. Observations on new or interesting Mollusca contained, for the most part, in the Museum of the Zoological Society. *The Zoological Journal* 4: 359–379.
- Broderip, W.J. y Sowerby, G.B. 1835. Characters of new species of Mollusca and Conchifera, collected by Mr. Cumming. *Proceedings of Zoological Society of London*: 21–110.
- Canapa, A., Schiaparelli, S., Marota, I. y Barucca, M. 2003. Molecular data from the 16S rRNA gene for the phylogeny of Veneridae (Mollusca: Bivalvia). *Marine Biology* 142: 1125–1130.
- Carcelles, A. 1944. Catálogo de los moluscos marinos de Puerto Quequén. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie), Sección Zoología* 3: 233–309.
- Carcelles, A. 1950. Catálogo de los moluscos marinos de la Patagonia. *Anales Nahuel Huapi (Buenos Aires)* 2: 41–100.
- Casadó, S. y Griffin, M. 2009. Sedimentology and paleontology of a Miocene marine succession first noticed by Darwin at Puerto Deseado (Port Desire). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64: 83–89.
- Castellanos, Z. 1967. Catálogo de los moluscos marinos bonaerenses. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas* 8: 1–365.
- Chen, J., Li, Q., Kong, L. y Zheng, X. 2011. Molecular phylogeny of venus clams (Mollusca, Bivalvia, Veneridae) with emphasis on the systematic position of taxa along the coast of mainland China. *Zoologica Scripta* 40: 260–271.
- Codignotto, J.O. y Malumíán, N. 1981. Geología de la región al norte del paralelo 54°S de la Isla Grande de la Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 36: 44–88.
- Conrad, T.A. 1837. Description of new marine shells from Upper California, collected by Thomas Nuttall Esquire. *Journal of the Philadelphia Academy of Natural Science* 7: 227–268.
- Dall, W. 1902. Synopsis of the family Veneridae and of the American Recent Species. *Proceedings of the United States National Museum* 26(1312): 335–412.
- Darragh, T.A. 1965. *Proxichione* (Pelecypoda: Veneridae) from the Tertiary of South Eastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria (new series)* 79: 165–173.
- del Río, C. J. 1990. Composición, origen y significado paleoclimático de la malacofauna “Entrerriense” (Mioceno Medio) de la Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Físicas y Naturales* 42: 205–224.
- del Río, C.J. 1991. Revisión sistemática de los bivalvos de la Formación Paraná (Mioceno Medio) provincia de Entre Ríos – Argentina. *Monografías de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 7: 1–93.
- del Río, C.J. 1992. Middle Miocene bivalves of the Puerto Madryn Formation, Valdes Peninsula, Chubut Province, Argentina (Nuculidae – Pectinidae). Part 1. *Paleontographica Abteilung A* 225: 1–57.
- del Río, C.J. 1994. Middle Miocene bivalves of the Puerto Madryn Formation, Valdes Peninsula, Chubut Province, Argentina (Lucinidae–Pholadidae). Part 2. *Paleontographica Abteilung A* 231: 93–132.
- del Río, C.J. 2000. Malacofauna de las Formaciones Paraná y Puerto Madryn (Mioceno marino, Argentina): su origen, composición y significado bioestratigráfico. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica, Tucumán* 14: 9–27.
- del Río, C.J. 2004. Tertiary marine molluscan assemblages of eastern Patagonia (Argentina): A biostratigraphic analysis. *Journal of Paleontology* 78: 1097–1122.
- del Río, C.J. y Camacho, H.H. 1998. Tertiary nuculoids and arcoids of Eastern Patagonia (Argentina). *Paleontographica Abteilung A* 250: 47–88.
- Deshayes, G.P. 1835–1845. En: J.B. Lamarck, *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres, ou Tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux (deuxième édition). Tome 6–11, Histoire des mollusques*. J.B. Baillière, Paris.
- d'Orbigny, A. 1842. *Voyage dans l'Amérique Méridionale (le Brésil, la République orientale de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivie, la République du Pérou) exécuté pendant les années 1826–1833*. Bertrand, Paris–Levrault, Strasbourg. Tome 3, partie 3 Géologie, p. 1–290; tome 3, partie 4 Paléontologie, p. 1–188.
- Encinas, A., Le Roux, J.P., Buatois, L.A., Nielsen, S.N., Finger, K.L., Fourtanier, E. y Lavenu, A. 2006. Nuevo esquema estratigráfico para los depósitos marinos mio–pliocenos del área de Navidad (33°00'–34°30'), Chile central. *Revista Geológica de Chile* 33: 221–246.
- Encinas, A., Finger, K.L., Nielsen, S.N., Lavenu, A., Buatois, L.A., Peterson, D.E. y Le Roux, J.P. 2008. Rapid and major coastal subsidence during the late Miocene in south-central Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 25: 157–175.
- Farris, J.S. 1989. The Retention Index and the Rescaled Consistency Index. *Cladistics* 5: 417–419.
- Farris, J.S., Albert, V.A., Källersjö, M., Lipscomb, D. y Kluge, A.G. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics* 12: 99–124.
- Figueiras, A. y Sicardi, O. 1969. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. Parte 3. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 2 (16–17): 355–378.
- Figueiras, A. y Sicardi, O. 1979. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. Parte 10: Revisión actualizada de los moluscos marinos del Uruguay con descripción de las especies agregadas: Sección I: Polyplacophora–Scaphopoda–Bivalvia. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 5: 107–161.
- Finger, K.L., Nielsen, S.N., DeVries, T.J., Encinas, A. y Peterson, D.E. 2007. Paleontologic evidence for sedimentary displacement in Neogene forearc basins of central Chile. *Palaio* 22: 3–16.
- Finlay, H. 1927. Further commentary on N.Z. Molluscan Systematics. *Transactions of New Zealand Institute* 57: 320–485.

- Fischer-Piette, É. y Vukadinovic, D. 1977. Suite des révisions des Veneridae (Moll. Lamellibr.) Chioninae, Samaranginae et complément aux Vénus. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série, Série A, Zoologie* 106: 1–186.
- Frassinetti, D. 1974. El género *Venus* en la Colección de fósiles Terciarios y Cuaternarios de R.A. Philippi (1887). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 33: 43–51.
- Frassinetti, D. 2001. Moluscos bivalvos y gastrópodos del Mioceno marino de Isla Stokes, Sur de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 50: 73–90.
- Frassinetti, D. 2004. Moluscos fósiles del Mioceno marino de Isla Ipún, Sur de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 53: 71–83.
- Frassinetti, D. 2006. Moluscos fósiles del Mioceno marino de Islas Crosslet y Hereford (Golfo Tres Montes, Aisén, Chile). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 55: 61–74.
- Frassinetti, D. y Covacevich, V. 1999. Invertebrados fósiles marinos de la Formación Guadal (Oligoceno superior–Mioceno inferior) en Pampa Castillo, Región de Aisén, Chile. *Boletín del Servicio Nacional de Geología y Minería* 51: 1–96.
- Frizzell, D.L. 1936. Preliminary reclassifications of veneracean pelecypodes. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle Belgique* 12: 1–84.
- Fuenzalida, H. 1942. El Magallánico de las Islas Riesco. 1º Congreso Panamericano de Ingeniería y Geología (Chile), *Actas* 2: 402–428.
- García, F. 1968. Estratigrafía del Terciario de Chile central. En: G. Cecioni (Ed.), *Symposio Terciario de Chile, Zona Central*. Editorial Andrés Bello, Santiago, p. 25–58.
- Gmelin, J.F. 1791. Vermes. En: J.F. Gmelin, (Ed.), *Caroli a Linnaei Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Editio Decima Tertia, Aucta Reformata. Tome 1, Pars 6*. G.E. Deer, Leipzig, p. 3021–3910.
- Goloboff, P.A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83–91.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M.J. y Szumik, C.A. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19: 324–332.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. y Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- Gordillo, S., Rabassa, J. y Coronato, A. 2008. Paleoecology and paleobiogeographic patterns of mid-Holocene mollusks from the Beagle Channel (southern Tierra del Fuego, Argentina). *Revista Geológica de Chile* 35: 321–333.
- Gray, J.E. 1828. En: W. Wood, *A supplement to the Index testaceologicus; or a catalogue of shells, British and foreign. Illustrated with 480 figures*. W. Wood, Londres, 59 p.
- Gray, J.E. 1851. *Molluscorum Britanniae Synopsis. A synopsis of the Mollusca of Great Britain, arranged according to their natural affinities and anatomical structure*. J. van Voorst, Londres, 376 p.
- Griffin, M. y Nielsen, S.N. 2008. A revision of the type specimens of Tertiary molluscs from Chile and Argentina described by d'Orbigny (1842), Sowerby (1846) and Hupé (1854). *Journal of Systematic Paleontology* 6: 251–316.
- Haller, M.J. 1978. Estratigrafía de la región al poniente de Puerto Madryn, provincia del Chubut, República Argentina. 7º Congreso Geológico Argentino (Buenos Aires), *Actas* 1: 285–297.
- Harte, M. 1998. The evolution of *Mercenaria* Schumacher, 1817 (Bivalvia: Veneridae). En: P.A. Johnston y J.W. Haggart (Eds.), *Bivalves: An Eon of evolution – Paleobiological studies honoring Norman D. Newell*. Calgary University Press, Calgary, p. 305–315.
- Harte, M. 2001. Systematics and Taxonomy. En: J.N. Kraeuter y M. Castagna (Eds.), *Biology of the Hard Clam*. Elsevier Science, Amsterdam, p. 3–52.
- Herm, D. 1969. Marines Pliozän und Pleistozän in Nord- und Mittel-Chile unter besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der Mollusken-Faunen. *Zitteliana* 2: 1–159.
- Huber, M. 2010. *Compendium of Bivalves*. ConchBooks, Hackenheim, 901 p.
- Hupé, L.H. 1854. Fauna Chilena. En: C. Gay (Ed.), *Historia Física y Política de Chile (Zoología volumen 8)*. Maulde & Renou, Paris, 499 p.
- Hutton, F.W. 1873. *Catalogue of the Tertiary Mollusca and Echinodermata of New Zealand, in the collection of the Colonial Museum*. British Library, Historical Print Editions, Wellington, 48 p.
- Ihering, H. von, 1897. Os molluscos dos terrenos terciarios de Patagonia. *Revista del Museo Paulista* 2: 217–382.
- Ihering, H. von, 1899. Die Conchylien der patagonischen Formation. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 2: 1–41.
- Ihering, H. von. 1904. Nuevas observaciones sobre moluscos cretáceos y terciarios de Patagonia. *Revista del Museo de La Plata* 11: 229–243.
- Ihering, H. von. 1907. Les Mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé Supérieur de l'Argentina. *Anales Museo Nacional de Historia Natural Serie 3* 7: 1–611.
- Iredale, T. 1929. Strange fossils in Sydney Harbour. *Australian Zoologist* 5: 337–352.
- Kappner, I. y Bieler, R. 2006. Phylogeny of venus clams (Bivalvia: Veneridae) as inferred from nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 317–331.
- Keen, M.A. 1969. Superfamily Veneracea. En: C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Bivalvia 2, Mollusca* 6. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence, p. N670–N690.
- Keen, M.A. 1971. *Sea shells of Tropical West America, marine mollusks from Baja California to Peru (2nd edition)*. Stanford University Press, Stanford, 1080 p.
- Kiel, S. y Nielsen, S.N. 2010. Quaternary origin of the inverse latitudinal diversity gradient among southern Chilean mollusks. *Geology* 38: 955–958.
- King, P.P. 1832. Description of the Cirripedia, Conchifera and Mollusca, in a collection formed by the officers of H.M.S. Adventure and Beagle employed between the years 1826 and 1830 in surveying the southern coasts of South America. *Zoological Journal* 5: 332–349.
- Le Roux, J.P., Nielsen, S.N. y Henríquez, A. 2008. Depositional environment of *Stelloglyphus llicoensis* isp. nov.: a new radial trace fossil from the Neogene Ranquil Formation, south-central Chile. *Revista Geológica de Chile* 35: 307–319.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum...* Tomus 1. Editio decima, reformata. Holmiae, Impensis Direct. Laurentii Salvii, Estocolmo, 824 p.
- Linnaeus, C. 1767. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum...* Tomus 1, Pars II. Editio duodecima, reformata. Holmiae, Impensis Direct. Laurentii. Salvii, Estocolmo, p. 533–1327.
- Lizuaín, A. y Sepúlveda, E. 1978. Geología del Gran Bajo del Gualicho (Provincia de Río Negro). 7º Congreso Geológico Argentino (Neuquén), *Actas* 1: 407–422.
- Marwick, J. 1927. The Veneridae of New Zealand. *Transactions of New Zealand Institute* 57: 567–635.
- Mikkelsen, P., Bieler, R., Kappner, I. y Rawlings, T. 2006. Phylogeny of Veneroidea (Mollusca: Bivalvia) based on morphology and molecules. *Zoological Journal of the Linnean Society* 148: 439–521.
- Molina, G.I. 1782. *Saggio sulla storia naturale del Chili*. Tommaso d'Aquino, Bologna, 349 p.
- Mörch, O.A.L. 1853. *Catalogus conchyliorum quae reliquit D. Alphonso d'Aguirra et Gadea, Comes de yoldi, regis Daniae cubiculariorum princeps ordinis Danebrogici in prima classe et ordinis tertii eques. Fasc. 2, Acephala, Annulata cirripedia, Echinodermata*. Typis Ludovici Kleini, Copenhagen, 74 p.
- Neumayr, N. 1884. Zur Morphologie des Bivalvenschlösses. *Akademie der Wissenschaften Wien, Sitzungsberichte* 88: 385–419.
- Nielsen, S.N. 2005. Cenozoic Strombidae, Aporrhaidae, and Struthiolariidae (Gastropoda: Stromboidea) from Chile: their significance to the

- interpretation of southeast Pacific biogeography and climate. *Journal of Paleontology* 79: 1120–1130.
- Nielsen, S.N. 2013. A new Pliocene mollusk fauna from Mejillones, northern Chile. *Paläontologische Zeitschrift* 87: 33–66.
- Nielsen, S.N. y Glodny, J. 2009. Early Miocene subtropical water temperatures in the southeast Pacific. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 280: 480–488.
- Olsson, A.A. 1961. *Mollusks of the tropical eastern Pacific, particularly from the southern half of the Panamic–Pacific faunal province (Panama to Peru)*. Panamic Pacific Pelecypoda. Paleontological Research Institute, Ithaca, 574 p.
- Ortmann, A.E. 1902. Tertiary Invertebrates. En: W.B. Scott (Ed.), *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia 1896–1899, Volume 4, Paleontology I, part 2*. J. Pierpoint Morgan Publishing Foundation, Princeton, p. 45–332.
- Osorio, C., Frassinetti, D. y Bustos, E. 1983. Taxonomía y morfometría de *Venus antiqua antiqua* King y Broderip, 1835 (Mollusca, Bivalvia, Veneridae). *Tethys* 11: 49–56.
- Parodiz, J.J. 1996. The taxa of fossil Mollusca introduced by Hermann von Ihering. *Annals of Carnegie Museum* 65: 183–296.
- Parras, A. y Griffin, M. 2009. Darwin's Great Patagonian Tertiary Formation at the mouth of the Río Santa Cruz: A reappraisal. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64: 70–82.
- Philippi, R.A. 1844. Abbildungen und Beschreibungen neuer oder wenig gekannter Conchylien, Band 1. Theodor Fischer, Cassel, p. 174–178.
- Philippi, R.A. 1845. Diagnosen einiger neuen Conchylien. *Archiv für Naturgeschichte* 11: 50–71.
- Philippi, R.A. 1887. *Los fósiles terciarios y cuaternarios de Chile*. Brockhaus, Leipzig, 256 p.
- Rafinesque, C.S. 1815. *Analyse de la nature, ou Tableau de l'Univers et des corps Organisés*. Impreso por el autor, Palermo, 225 p.
- Reeve, L.A. 1863. Monograph of the genus *Venus*. En: L.A. Reeve, (Ed.), *Conchologica Iconica; or, illustrations of the shells of molluscos animals volume 14*. L. Reeve & Co., Londres, lám. 2–23.
- Reichler, V.A. 2010. Estratigrafía y paleontología del Cenozoico del Gran Bajo del Gualicho y Salinas del Gualicho, Argentina, y descripción de 17 especies nuevas. *Andean Geology* 37: 177–219.
- Ríos, E.C. 1975. *Brazilian Marine Mollusks Iconography*. Museu Oceanográfico Fundação Universidade do Rio Grande, Río Grande, 311 p.
- Ríos, E.C. 1994. *Seashells of Brazil (2nd edition)*. Editora da FURG, Rio Grande, 328 p.
- Römer, E. 1867. Kritische Uebersicht aller zum subgenus *Chione* gehörenden Arten von *Venus*. *Malakozoologische Blätter* 13–14: 28–62, 92–126.
- Roopnarine, P. 1996. Systematics, biogeography and extinction of chionine bivalves (Bivalvia: Veneridae) in tropical America: Early Oligocene–Recent. *Malacologia* 38: 103–142.
- Roopnarine, P. 1997. Endemism and extinction of a new genus of chionine (Bivalvia: Veneridae: Chioninae) bivalve from the Late Neogene of Venezuela. *Journal of Paleontology* 71: 1039–1046.
- Roopnarine, P. 2001. A history of diversification, extinction, and invasion in Tropical America as derived from species-level phylogenies of chionine genera (Family Veneridae). *Journal of Paleontology* 75: 644–657.
- Roopnarine, P. y Vermeij, G. 2000. One species become two: the case of *Chione cancellata*, the resurrected *C. elevata*, and a phylogenetic analysis of *Chione*. *Journal of Molluscan Studies* 66: 517–534.
- Rovereto, G. 1921. Studi de geomorfologia argentina V. La Península Valdéz. *Bolletino del Club alpino italiano* 40: 1–47.
- Say, T. 1831. *American Conchology*; or, descriptions of the shells of North America. Illustrated by colored figures from original drawings executed from nature. Part 3. Thomas Say, New Harmony, p. 171–186.
- Shumard, B.F. 1858. Descriptions of new fossils from the Tertiary formations of Oregon and Washington Territories and the Cretaceous of Vancouver's Island, collected by Dr. Jdo. Evans, U.S. Geologist, under instructions from the Department of Interior. *Transactions of Saint Louis Academy of Science* 1(2): 1–122.
- Soot-Ryen, T. 1959. *Reports on the Lund University Chile Expedition 1948–49*. 35 Pelecypoda. *Lund University Arsskrift (Ny foljd 2)* 55(6): 1–86.
- Sowerby, G.B. I. 1835. Characters of new genera and species of Mollusca and Conchifera, collected by Hugh Cuming. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1835: 49–51.
- Sowerby, G.B. I. 1846. Description of the Tertiary fossils shells from South America. En: C. Darwin (Ed.), *Geological Observations on the volcanic Islands and parts of South America visited during the voyage of H.M.S. "Beagle"*. Appleton, Londres, 548 p.
- Sowerby, G.B. II. 1853. *Thesaurus Conchyliorum, or monographs of genera of shells* volume 2, part 14. Sowerby, Londres, p. 703–762.
- Tavera, J. 1942. Contribución al estudio de la estratigrafía y la paleontología del Terciario de Arauco. *Congreso Panamericano de Ingeniería de Minas y Geología (Santiago), Anales* 1(2): 580–632.
- Tavera, J. 1979. Estratigrafía y paleontología de la Formación Navidad, Provincia de Colchagua, Chile (Lat 30° 50'–34°S). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 36: 176 p.

doi: 10.5710/AMGH.30.04.2013.594

Recibido: 4 de julio de 2012**Aceptado:** 30 de abril de 2013