AMEGHINIANA (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.) - 44 (2): 407-416. Buenos Aires, 30-6-2007 ISSN 0002-7014

Análisis tafonómico de quitones (Polyplacophora: Mollusca) holocenos de Tierra del Fuego, Argentina

Sandra GORDILLO[1]

Abstract. TAPHONOMIC ANALYSIS OF HOLOCENE CHITONS (POLYPLACOPHORA: MOLLUSCA) FROM TIERRA DEL FUEGO, ARGENTINA. Chitons from the marine Holocene of Tierra del Fuego represent a minor fraction of the mollusc assemblages, mostly composed of bivalves and gastropods. The reasons of their limited relative abundance are considered in this work. The analysis of their taphonomic and paleontologic attributes indicates that the taphonomic condition on a chiton plate is the result of a combination of biological, ecological and environmental factors. It is concluded that chitons are good paleoecological and paleoenvironmental indicators, since they maintain ecological fidelity with respect to their original paleocommunities and they are suitable to evaluate the *post-mortem* events that took place up to they are found within the fossil record.

Resumen. En el Holoceno marino de Tierra del Fuego los quitones representan una fracción menor dentro de las asociaciones de moluscos, principalmente formadas por bivalvos y gastrópodos. En este trabajo se analizan las razones de su escasa abundancia relativa. El análisis de sus atributos tafonómicos y paleontológicos indica que la condición tafonómica de una placa de quitón es el resultado de una combinación de factores biológicos, ecológicos y ambientales. Se concluye que los quitones constituyen buenos indicadores paleoecológicos y paleoambientales, ya que mantienen fidelidad ecológica respecto a las paleocomunidades de las cuales derivan, y también permiten evaluar los procesos *post-mortem* ocurridos hasta su descubrimiento.

Key words. Taphonomy. Mollusca. Polyplacophora. Holocene. Tierra del Fuego. Argentina.

Palabras clave. Tafonomía. Mollusca. Polyplacophora. Holoceno. Tierra del Fuego. Argentina.

Introducción

Los quitones son moluscos pertenecientes a la clase Polyplacophora. Los primeros quitones conocidos son del Cámbrico y del Ordovícico (Vendrasco y Runnegar, 2004; Pojeta *et al.*, 2005), con un registro fósil escaso y esporádico, y unas 350 especies reconocidas para todo el Paleozoico (Puchalski, 2003). En la actualidad tampoco constituyen un grupo tan abundante como los bivalvos y gastrópodos, y la clase que agrupa a los quitones comprende sólo unas 900 especies vivientes que en su mayoría están asociadas con ambientes marinos someros y sustratos rocosos (Okusu *et al.*, 2003).

En concordancia con la escasa abundancia relativa mencionada, los quitones vivientes (Ojeda y Santelices, 1984; Arntz y Gorny, 1996; Linse, 1997) y fósiles recientes u holocenos de Tierra del Fuego también son relativamente escasos. Estos últimos han sido mencionados brevemente por Feruglio (1950) en la costa atlántica fueguina, y por Gordillo (1991, 1992) y Gordillo *et al.* (2005) en la costa sur (Canal Beagle). Los quitones también constituyen sólo una fracción del total del contenido faunístico en sedimentos holocenos de Uruguay, de la costa bonaerense y de Patagonia (Figueiras, 1961, 1962; Feruglio, 1950; Farinati, 1985, 1995; Pastorino, 1989; Aguirre, 1990).

En relación a los aspectos sistemáticos de los quitones de la región fueguina, éstos fueron considerados con anterioridad por varios autores (Dell, 1971; Brattström y Johanssen, 1983; Castellanos, 1988). Siguiendo la sistemática tradicional, que considera los caracteres de la morfología externa (que incluye placas y partes blandas), Castellanos (1988) confeccionó un catálogo de identificación de especies magallánicas. Sin embargo, trabajos más recientes (Sirenko, 1993; Okusu *et al.*, 2003) han demostrado que la sistemática tradicional en este grupo no siempre resulta suficiente para interpretaciones de filogenia. En la actualidad, la posición sistemática de los quitones vivientes de Tierra del Fuego se encuentra en revisión.

Los depósitos marinos holocenos de Tierra del Fuego se hallan bien representados a lo largo de la costa sur (Canal Beagle) y la costa atlántica, formando terrazas y cordones litorales con edades que oscilan entre 500 y 8.000 años AP, y que alcanzan una altitud que varía entre 0,5 y 10 m sobre el nivel del mar. Estos depósitos ya fueron descriptos con anterioridad por

[1]Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Centro de Investigaciones Paleobiológicas (CIPAL), Universidad Nacional de Córdoba. Av. Vélez Sarsfield 299, 5000 Córdoba, Argentina. *sgordillo@efn.uncor.edu*

©Asociación Paleontológica Argentina AMGHB2-0002-7014/07$00.00+.50

Rabassa *et al.* (1986), Gordillo (1991, 1992), Gordillo *et al.* (1992, 1993) y Bujalesky (1998), entre otros.

El objetivo de este trabajo es interpretar la ocurrencia de quitones en sedimentos de edad holocena en Tierra del Fuego, y su relación con otros moluscos, como los bivalvos y gastrópodos, también presentes en las mismas asociaciones y previamente estudiados (Gordillo, 1992, 1999). Por medio del análisis tafonómico se pretende explicar si la escasa abundancia relativa de los quitones obedece a razones tafonómicas, a razones ecológicas o a una combinación de ambas. Se aplica el principio de uniformismo, ya que se asume que los quitones del Holoceno (últimos 10.000 años) también se habrían desarrollado en ambientes similares a los actuales.

Material y métodos

Localidades y material estudiado

El material fósil estudiado proviene de 10 sitios diferentes, en su mayoría localizados en la costa norte del Canal Beagle, con excepción de la localidad de San Pablo, ubicada sobre la costa atlántica fueguina (figura 1). Estos sitios representan los remanentes de los eventos transgresivos-regresivos del Holoceno, y se han reconocido playas elevadas y depósitos infralitorales. Las playas elevadas consisten en plataformas de abrasión, de pocos decímetros de potencia, con contenido variable de conchillas de moluscos. Estas asociaciones faunísticas son alóctonas, ya que las valvas fueron redepositadas desde sus ambientes originales (*i.e.*, intertidales y subtidales someros). Los depósitos infralitorales, en cambio, representan ambientes marinos someros con fauna fosilizada *in situ* (autóctona), o cuyos individuos fueron removidos, pero permanecen dentro del mismo ambiente (parautóctona). Esta condición fue evaluada con anterioridad en base a los moluscos bivalvos, mejor representados en términos de abundancia (Gordillo, 1992; Gordillo *et al.*, 1993, 2005).

En cada sitio considerado se tomaron muestras con volúmenes equivalentes de sedimento (aprox. 100 cm^3). En laboratorio, el material paleontológico de mayor tamaño fue separado manualmente; mientras que los elementos más pequeños se separaron luego de lavar cada muestra a través de tamices con una abertura mínima en la malla de 0,5 mm de diámetro. Posteriormente, para la identificación y clasificación de los elementos, se utilizó una lupa binocular. El material analizado se encuentra en el repositorio del Centro de Investigaciones Paleobiológicas (CIPAL) de la Universidad Nacional de Córdoba bajo la sigla CEGH-UNC.

Se han resumido las principales características ambientales y paleontológicas de los 10 sitios considerados (tabla 1).

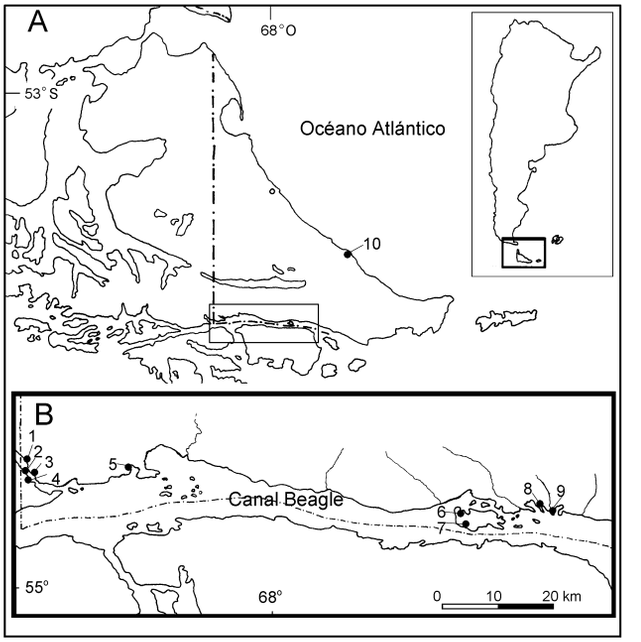


Figura 1. Mapa de ubicación de los sitios estudiados / *location map of the studied sites*. **A,** Isla Grande de Tierra del Fuego / *Tierra del Fuego mainland*. **B,** Sector del Canal Beagle / *Canal Beagle sector*. **1,** Lago Roca. **2,** Río Lapataia. **3,** Alakush. **4,** Río Ovando. **5,** Península Ushuaia. **6,** Isla Gable, costa noroeste. **7,** Isla Gable, costa sur. **8,** Harberton. **9,** Río Varela. **10,** San Pablo.

Atributos de las placas fósiles

Para cada placa (o elemento conservado) se analizaron distintos atributos tafonómicos y paleontológicos. Para la selección de los distintos atributos y los grados tafonómicos fueron consultadas diversas fuentes bibliográficas (Brett y Baird, 1986; Kidwell y Bosence, 1991; Kowalewski *et al.*, 1995; Brenchley y Harper, 1998; Farinati y Aliotta, 1998; Farinati *et al.*, 2002; Fernández-López, 2000; Spagnuolo *et al.*, 2000; Dávid, 2001; Meldahl, 2001; Lescinsky *et al.*, 2002; Stempien, 2005; Zuschin *et al.*, 2003; entre otras), resultando atributos aplicados sobre las placas (atributos tafonómicos y paleontológicos) y sobre los conjuntos faunísticos (atributos de las asociaciones), como se detalla a continuación.

Atributos tafonómicos

Fragmentación. Se refiere a la ruptura de la placa debido a la acción de algún esfuerzo mecánico (figuras 2.A-F). Se determinaron arbitrariamente tres grados de fragmentación: placas enteras con o sin láminas suturales (figuras 2.A-B); placas rotas hasta un 50% del

Tabla 1. Caracterización ambiental y paleontológica de las localidades fosilíferas / *environmental and paleontological characterization of the fossiliferous localities*. Referencias: **s.n.m.**, sobre nivel del mar. **AP,** antes del presente. **S/F,** sin datación. **Bi,** bivalvos. **Ga,** gastrópodos. **Qui,** quitones. **( ),** número de especies entre paréntesis / *References:* **s.n.m.**, *above sea level*. **AP,** *before present*. **S/F,** *without datation*. **Bi,** *bivalves*. **Ga,** *gastropods*. **Qui,** *chitons*. **( ),** *species number between brackets*.

Localidad	Altitud (m s.n.m.)	Edad C^{14}	Ambiente	Número de elementos (> 10 mm)	Número de elementos (≤ 10 mm)
1. Lago Roca	4,0	7518 +/-58 (Gordillo *et al.*, 1990)	Depósito infralitoral	Bi: 35 (5) Ga: 15 (3) Qui: 1 (1)	Bi: 57 (7) Ga: (13) Qui: 16
2. Río Lapataia	2,0	S/F	Depósito infralitoral	Bi: 15 (2) Ga: 7 (3)	Qui: 5
3. Alakush	5,0	4400 +/-120 (Figuerero y Mengoni Goñalons, 1986)	Paleoplaya elevada	Bi: 43 (6) Ga: 40 (6) Qui: 1 (1)	
4. Río Ovando, cabecera	3,1	425 +/-55 (Rabassa *et al*., 1986)	Depósito lnfralitoral	Bi: 207 (4) Ga: 12 (4) Qui: 5	Bi 412 (18) Ga: (19) Qui: 179
5. Península Ushuaia	2,5	S/F	Paleoplaya elevada	Bi: 193 (6) Ga: 7 (4) Qui: 2	
6. Isla Gable, costa noroeste	5,0	4790 +/-100 (Gordillo, 1991)	Paleoplaya elevada	Bi: 18 (4) Ga: 1 (1) Qui: 1 (1)	
7. Isla Gable, costa sur	3,3	S/F	Paleoplaya elevada	Bi: 13 (3) Ga: 3 (2) Qui: 1 (1)	
8. Harberton (casco)	1,0	S/F	Paleoplaya elevada	Bi: 3 (2) Ga: 9 (3) Qui: 3	
9. Río Varela	3,0	6240 +/-70 (Coronato *et al.*, 1999)	Depósito infralitoral	Bi: 3 (3) Ga: 3 (2) Qui: 2	Bi: 73 (10) Ga: (16) Qui: 3
10. San Pablo	2,0	470+/-90 (Gordillo, 1992)	Paleoplaya elevada	Bi: 33 (3) Ga: 22 (3) Qui: 3	
Total Placas				19	203

total (figuras 2.C-D); y fragmentos de placas o placas rotas en más de un 50% del total (figuras 2.E- F).

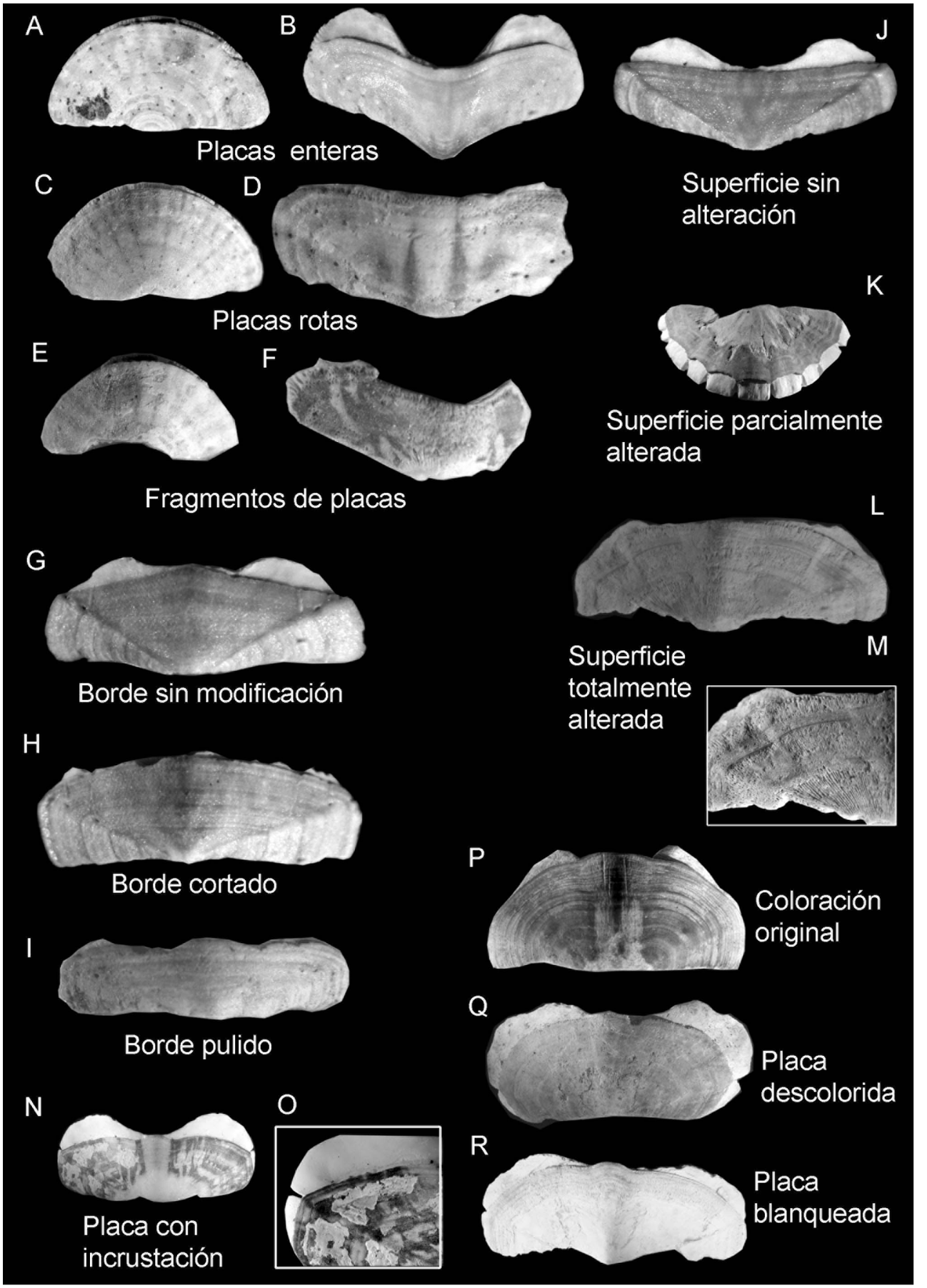
Modificación del borde. Se refiere a los cambios o alteraciones de los bordes producidos por razones mecánicas (ej. abrasión) y/o químico-mecánicas (corrasión; Brett y Baird, 1986) (figuras 2.G-I). Se determinaron arbitrariamente tres situaciones: placas sin modificación de los bordes, con láminas suturales enteras (figura 2.G); placas con láminas suturales rotas, nunca pulidas (figura 2.H); y placas sin láminas suturales y pulida en los bordes (figura 2.I).

Alteración de la superficie externa. Se refiere a la durabilidad de los elementos que conforman la superficie de la placa (figuras 2.J-M). Se determinaron arbitrariamente tres grados de alteración de la superficie: placas sin alteración de la superficie (figura 2.J); placas con desgaste parcial (hasta 50%) de la capa externa (o tegmento), con exhibición de capas internas (figura 2.K); y placas con superficie muy alteradas (más del 50% del total) a totalmente alterada (figuras 2.L-M).

Incrustación. La incrustación se refiere a la presencia de organismos epibiontes (ej. algas coralináceas, serpúlidos) en la superficie externa de las placas (figuras 2.N-O). Se determinaron dos situaciones: placas sin incrustación y placas con incrustación hasta un 20% (con incrustación).

Atributos paleontológicos con interés tafonómico

Tamaño. Se consideró como medida de longitud al largo (en mm) de cada placa, tomado como la distancia entre los bordes laterales opuestos. En placas rotas, y dado que se trata de elementos simétricos, se estimó la proporción faltante. Según el tamaño de las placas, arbitrariamente se subdividieron en placas


A
B
J
Placas enteras
Superficie sin alteración
C
D
Placas rotas
K
E
F
Superficie parcialmente alterada
Fragmentos de placas
L
G
Superficie totalmente alterada
M
Borde sin modificación
H
Borde cortado
P
Coloración original
I
Borde pulido
Q
Placa descolorida
N
O
R
Placa blanqueada
Placa con incrustación

que no superan los 10 mm de longitud, y placas cuyo tamaño excede los 10 mm de longitud.

Tipo de placa. Dado que los quitones tienen placas imbricadas, pero no articuladas, la proporción de los distintos tipos de placas sueltas en una matriz sedimentaria no consolidada, le otorga a este atributo paleontológico un valor tafonómico. Para ello se deben comparar las proporciones observadas con las proporciones esperadas. Según la posición que ocupan en el cuerpo del animal, los quitones tienen una placa anterior (A), que se ubica en la región cefálica, seis placas intermedias (I), que ocupan la región central, y la restante es la placa posterior (P) que se encuentra en la región anal. Es decir que la proporción teórica esperada que corresponde a un individuo representado por 8 elementos conservados o placas es 1A: 6I: 1P, o su equivalente porcentual 12,5%: 75%: 12,5%.

Coloración. Se refiere a la preservación o no preservación de la coloración original de la superficie externa (figuras 2.P-R). Se consideraron tres situaciones: placas que mantienen la coloración original (figura 2.P); placas descoloridas (figura 2.Q); y placas blanqueadas o tizosas, por pérdida de capa o láminas superiores (figura 2.R).

Atributos de las asociaciones faunísticas con interés tafonómico

Frecuencia relativa de grupos taxonómicos. Para cada asociación se calculó el porcentaje de elementos conservados pertenecientes a las 3 clases de moluscos presentes: gastrópodos (GA), bivalvos (BI) y quitones (QUI). Dada la naturaleza univalva de los gastrópodos, bivalva de los bivalvos y multiplaca (o multielemental) de los quitones, y a los fines de evaluar las proporciones entre estos 3 grupos se aplicó un factor de corrección en los bivalvos y en los quitones. En bivalvos, el número de ejemplares es igual al número de valvas por 0,5 ya que cada ejemplar tiene 2 valvas. En quitones, el número de ejemplares es igual al número de placas por 0,125 ya que cada ejemplar tiene 8 placas.

Quitones y placas actuales

A los fines comparativos se consideró la abundancia relativa de quitones actuales en comunidades marinas bentónicas del área del Canal Beagle. Estos valores fueron calculados en base a los datos proporcionados por Arntz y Gorny (1996) y por Linse (1997). En base a material colectado y/o fotografiado también se incluyeron observaciones aisladas realizadas sobre ejemplares vivos, sobre ejemplares recientemente muertos, y sobre placas sueltas actuales procedentes de distintos ambientes marinos someros, o playas del Canal Beagle y de la costa Atlántica fueguina.

Análisis de los datos y discusión

Sobre la base del material analizado se interpretaron los siguientes aspectos:

Atributos tafonómicos y paleontológicos de las placas

Fragmentación de las placas. En las distintas asociaciones consideradas, el grado de fragmentación resultó menor a un 25% (tabla 2; figura 3.A). Respecto a las playas elevadas, interpretadas como ambientes de alta energía, el mayor porcentaje de placas enteras estaría asociado al trasporte diferencial (*i.e.*, suspensión), como se explica más adelante.

Borde de las placas. Los bordes de las placas de ambientes infralitorales fueron más afectados que en playas elevadas con valores superiores al 70% (tabla 2; figura 3.B). Las modificaciones en el borde obedecerían a un fenómeno complejo y difícil de interpretar, ya que probablemente sea el resultado de factores bioestratinómicos y diagenéticos combinados. En ambos ambientes, la rotura de los bordes de las placas podría relacionarse a un fenómeno combinado de enrollamiento del animal y necrólisis retardada, antes de la desaparición total de las partes blandas, lo

Figura 2. Atributos y grados tafonómicos y paleontológicos utilizados para evaluar la condición de las placas de los quitones holocenos. / *Taphonomic and paleontological attributes and grades used to the valuation of plate conditions of the Holocene chitons.* **A-F,** Fragmentación / *fragmentation*. **A-B,** Placas enteras / whole plates. **A,** CEGH-UNC22394, placa anterior / *anterior plate,* x7; **B,** CEGH-UNC22385, placa intermedia / *intermediate plate,* x8; **C-D**, Placas rotas / *broken plates*. **C,** CEGH-UNC22287, placa anterior / *anterior plate*, x7; **D,** CEGH-UNC22288, placa intermedia / *intermediate plate,* x14. **E-F,** Fragmentos de placas / f*ragments*. **E,** CEGH-UNC22291, placa anterior / anterior plate, x9; **F,** CEGH-UNC22290, placa intermedia / *intermediate plate,* x11. **G-I,** Modificación del borde / *edge modification*. **G,** Borde sin modificación / *edge without modification*, CEGH-UNC22284, placa intermedia / *intermediate plate*, x12. **H,** Borde cortado /*edge chipped,* CEGH-UNC22286, placa intermedia / *intermediate plate,* x12. **I,** Borde pulido / *edge polished*, CEGH-UNC22293, placa intermedia / *intermediate plate,* x8. **J-M,** Alteración de la superficie / *surface alteration*. **J,** Superficie sin alteración / *surface without changes*, CEGH-UNC22371, placa intermedia / *intermediate plate*, x10; **K,** Superficie parcialmente alterada / *surface alteration up to 50%*, CEGH-UNC22294, placa anterior / *anterior plate,* x2; **L,** Superficie totalmente alterada / *surface alteration > 50%*, CEGH-UNC22302, placa intermedia / *intermediate plate,* x6. **M,** Sector detallado de L / d*etailed sector of L,* x9. **N-O,** Incrustación / *encrustation*. **N,** CEGH-UNC22304, placa intermedia con algas incrustantes / *intermediate plate with encrusting algae,* x2. **O,** Sector detallado de N / *detailed sector of N,* x3. **P-R,** Coloración / *coloration*. **P,** CEGH-UNC22305, placa intermedia, color original / *intermediate plate, original color,* x3; **Q,** CEGH-UNC22306, placa intermedia, descolorida / *intermediate plate, discolored,* x2; **R,** CEGH-UNC22307, placa intermedia, sin color (blanqueada) / *intermediate plate, colorless (whitewashed),* x2. Todas las placas en vista externa / *all plates in external view*.

Tabla 2. Resultados del análisis de los atributos paleontológicos y tafonómicos de las placas de quitones / *Results of the analysis of paleontologic and taphonomic attributes of chiton plates*.

Atributos de las placas		Depósitos infralitorales		Sitio Lago Roca		Sitio Río Ovando		Playas Elevadas	
Tipos	Grados tafonómicos	Total placas	%	Total placas	%	Total placas	%	Total placas	%
Fragmentación	Entera	162	76,8	13	76,5	143	77,7	10	90,9
	Rota	39	18,5	2	11,8	35	19	0	0,0
	Fragmento	10	4,7	2	11,8	6	3,3	1	9,1
Borde	Sin modificación	52	24,6	4	23,5	47	25,5	7	63,6
	Cortado	110	52,1	9	52,9	96	52,2	3	27,3
	Pulido	49	23,2	4	23,5	41	22,3	1	9,1
Superficie	Sin alteración	90	42,7	9	52,9	80	43,5	4	36,4
	hasta 50%	86	40,8	5	29,4	76	41,3	3	27,3
	> 50%	35	16,6	3	17,6	28	15,2	4	36,4
Incrustación	Sin incrustación	207	98,1	17	100	181	98,4	11	100
	Con incrustación	4	1,9	0	0	3	1,6	0	0
Tipo de placas	Anterior	33	15,6	5	29,4	26	14,1	4	36,4
	Intermedia	148	70,1	11	64,7	130	70,7	7	63,6
	Posterior	30	14,2	1	5,9	28	15,2	0	0
Coloración	Original	76	36,0	5	29,4	70	38	3	27,3
	Decoloración	114	54,0	11	64,7	98	53,3	5	45,5
	Blanqueada	21	10,0	1	5,9	16	8,7	3	27,3
Tamaño	≤ 10 mm	202	95,7	16	94,1	179	97,3	1	9,1
	> 10 mm	9	4,3	1	5,9	5	2,7	10	90,9
Total Placas (N)		211		17		184		11	

que afectaría particularmente la zona de contacto entre placas, y las áreas de inserción de cada placa al cuerpo del animal. Estas roturas de los bordes de las placas y suturas se han observado en ejemplares recientemente muertos encontrados en la playa, que además, están sujetos a la acción meteórica (ej. cambios de temperatura) durante el período de exposición de estos ejemplares en ambiente aéreo, lo que podría favorecer la rotura de los bordes. Finalmente, la mayor proporción de ejemplares con bordes modificados, cortados y pulidos, en ambientes infralitorales podría asociarse a que las placas colectadas en estos ambientes habrían recibido mayor carga litostática y presión hidrostática en un medio de agua dulce que también habría favorecido la corrosión.

Superficie de las placas. La superficie de las placas también resultó afectada en ambos tipos de ambientes en más de un 50% (tabla 2; figura 3.C). Respecto a las razones, es altamente probable que el proceso de disolución sea post-deposicional y esté asociado a cambios de pH, ya que varios de estos depósitos (*i.e.*, Lago Roca, Río Lapataia, Alakush, Río Ovando y Río Varela) están actualmente asociados a ambientes salobres o de agua dulce. Esta situación, sumada a las precipitaciones pluviales y nivales que ocurren con frecuencia en la región, habría originado un medio ácido que favoreció la disolución de los carbonatos de las placas. A diferencia de los quitones, la disolución no resultó una alteración significativa en los bivalvos presentes en las mismas asociaciones (Gordillo, 1992). La razón de esta desigualdad podría asociarse a diferencias en la microestructura y contenido orgánico de las conchillas y placas. Aparentemente, las placas de los quitones presentan poros asociados a través de una red de microtubos interconectados (para alojar tejidos blandos de función sensorial), lo que eleva la proporción de contenido or-

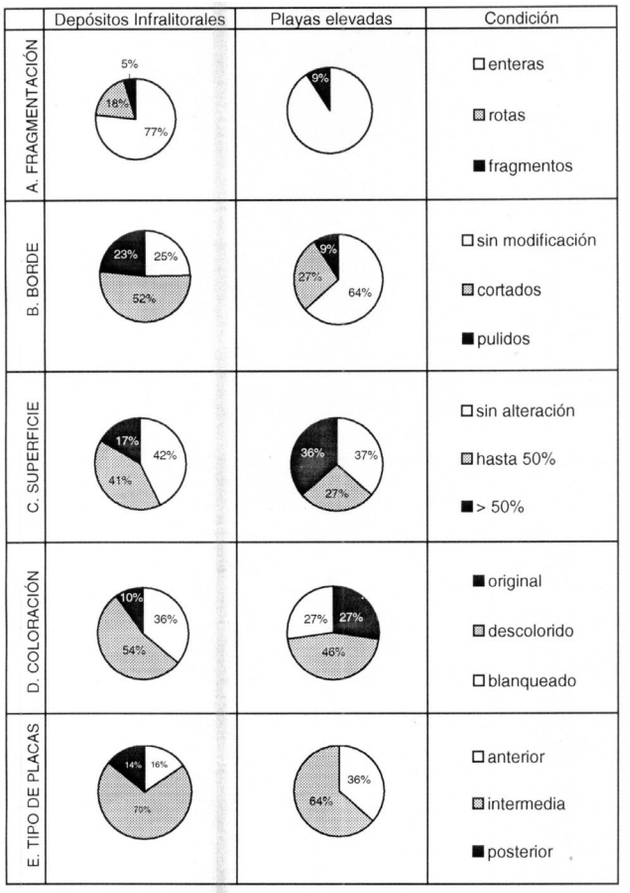


Figura 3. Proporción de los atributos tafonómicos y paleontológicos en distintos tipos de depósitos marinos / *proportion of the different taphonomic and paleontological attributes in different marine deposits* **A,** Fragmentación / *fragmentation*. **B,** Borde / *edge*. **C,** Superficie / *surface*. **D,** Coloración / *coloration*. **E,** Tipos de placas / *plate types*.

gánico y la capacidad de circulación de agua intersticial, favoreciendo la disolución. La acidificación del medio como causa de disolución, y la relación entre microestructura y preservación diferencial de valvas de moluscos ha sido considerada en otros trabajos (ej. Glover y Kidwell, 1993; Isaji, 1993). La exposición de capas internas en placas obtenidas en playas elevadas podría también asociarse a algunos epibiontes no preservados en el registro fósil (ej. algas, esponjas), y que hayan actuado en estos casos como agentes de bioerosión, facilitadores de disolución.

Incrustación. La incrustación (tabla 2) estuvo prácticamente ausente en el material considerado. Sólo se observó un 2% de placas con algas incrustantes, y la baja incidencia y/o ausencia de incrustación en estas asociaciones se relacionaría con su desarrollo en ambientes subtidales. Esta interpretación se basa en que los quitones vivientes del mesolitoral presentan comúnmente sus placas cubiertas por epibiontes (ej. algas) y organismos incrustantes (ej. algas coralináceas, serpúlidos), mientras que en aquellos individuos que viven en ambientes infralitorales no se han observado epibiontes, ni organismos incrustantes, salvo serpúlidos aislados.

Coloración. Otro de los atributos considerados, la coloración (tabla 2; figura 3.D), no arrojó diferencias notables entre ambientes infralitorales y playas elevadas.

Tipo de placas. Respecto al tipo de placas (tabla 2; figura 3.E) los resultados obtenidos indican que no existirían diferencias significativas entre las proporciones registradas y los valores teóricos esperados (tabla 3), lo que en concordancia con el grado de articulación de los bivalvos y la proporción de valvas derechas e izquierdas (Gordillo, 1992) ha sido interpretado como un indicador de fidelidad ecológica de estas asociaciones faunísticas.

Tamaño de las placas. Finalmente, respecto al tamaño de las placas (tablas 1 y 2), las placas de mayor tamaño (> 10 mm) fueron encontradas fuera de su ambiente de producción, es decir en paleoplayas elevadas, donde habrían llegado por selección diferencial; mientras que las placas de menor tamaño (≤ 10 mm) aparecieron asociadas a ambientes infralitorales donde el área de producción coincide con el área de sedimentación, por lo que no habrían sufrido transporte lateral fuera de su hábitat. Esta última observación se correlacionaría con un enterramiento repentino de los moluscos (Gordillo, 1993) que evitó que las placas sueltas fueran transportadas por suspensión y alejadas de su hábitat original.

Abundancia relativa

Dado que las asociaciones fósiles pueden estar sujetas a una preservación diferencial u otros sesgos tafonómicos (Kidwell, 2002), para interpretar la abundancia relativa de las distintas clases de moluscos en el registro fósil, y partiendo del supuesto que ésta no ha variado sustancialmente durante el Holoceno, se confrontaron la abundancia relativa de los moluscos que viven en la actualidad con los que vivieron en el pasado. En este último caso se consideraron todos los organismos que vivieron en un intervalo de tiempo en el Holoceno, y no en un momento dado, por lo que la abundancia relativa representa un promedio temporal o tiempo transcurrido en un lapso (*time-averaging*). La abundancia numérica de los bivalvos, gastrópodos y quitones actuales se obtuvo en base a los datos proporcionados en Arntz y Gorny (1996) y Linse (1997) para comunidades bentónicas del Canal Beagle (tabla 4, A-B). Estas proporciones fueron luego comparadas con las proporciones obtenidas para estos mismos grupos, pero en asociaciones fósiles de la misma región (tabla 4, C; Gordillo, 1992). De esta comparación se deduce que tanto en las asociaciones fósiles como en las actuales los bivalvos constituyen el grupo más abundante, mientras que los quitones representan el grupo menos

Tabla 3. Valores de abundancias observadas y esperadas de placas anteriores, intermedias y posteriores de quitones en depósitos holocenos, considerando todas las localidades **(A)**, los depósitos infralitorales **(B)** y el sitio Río Ovando **(C)**. / *Observed and expected abundance values of anterior, intermediate and posterior chiton plates in Holocene deposits, when considering all localities* **(A),** *infralittoral deposits* **(B)** *and the Río Ovando site* **(C)**.

Tipo de Placas	A. Total Localidades		B. Depósitos infralitorales		C. Sitio río Ovando	
	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.
Anterior (I)	37	28	33	26	26	23
Intermedias (II-VII)	155	166	148	159	130	138
Posterior (VIII)	30	28	30	26	28	23
Total placas	222		211		184	
Chi cuadrado	4,06		2,82		1,94	
Valor p	0,13		0,52		0,63	
Nivel signif. α =0.05	NS		NS		NS	

Tabla 4. Abundancia relativa de moluscos actuales (A y B) y holocenos (C) del Canal Beagle / *Relative abundance of modern (A and B) and Holocene (C) molluscs from the Canal Beagle*. Referencias. Los datos de A fueron tomados de Arntz y Gorny (1996), B de Linse (1997) y C de Gordillo (1992). Factor de corrección de 0,5 en (*) bivalvos y de 0,125 (**) en quitones. / *References. Data in A taken from Arntz and Gorny (1996), in B from Linse (1997) and C from Gordillo (1992). Correction factor of 0.5 (*) and 0.125 (**) in Holocene bivalves and chitons, respectively.*

	Moluscos actuales				Moluscos fósiles
Posición respecto al nivel del mar	A Profundidad: 15-480 m		B Profundidad: 25-250 m		C Altura sobre nivel mar 0,5-10 m
Clases de moluscos	Media	Rango	Media	Rango	Media
Bivalvos	82,0%	53,9-98,8	78,3%	31,8-99,1	84,3% *
Gastrópodos	11,8%	0,5-30,8	15,9%	0,9-62,4	15,6%
Quitones	6,2%	0,7-15,4	5,8%	0,01-18,6	0,1% **
Total (N)	1,142		26,003		2,189

numeroso con valores medios menores al 10% respecto a los bivalvos y gastrópodos. Esta similitud en las proporciones de grupos taxonómicos también se ha interpretado, en su conjunto, como un signo de fidelidad ecológica de los moluscos holocenos.

Quitones muertos y causas de mortalidad

Si bien en este trabajo no se han analizado las distintas causas que producen la mortalidad de los quitones actuales, los siguientes comentarios brindan información sobre algunos procesos y características que deben considerarse al interpretar el material paleontológico. Resulta común observar, tanto a lo largo de la costa del Canal Beagle como de la costa Atlántica fueguina, quitones muertos, con su típica posición de enroscamiento, que conservan aún sus partes blandas secas, y por lo tanto sus ocho placas imbricadas. Cabe mencionar que las características climáticas de la región producen retardo en los procesos de necrólisis, por lo que las placas pueden permanecer unidas mucho tiempo, incluso años, mientras continúan actuando los distintos agentes externos. Algunas placas de estos quitones comúnmente están rotas y se mantienen unidas sólo por sus partes blandas desecadas. Respecto a las causas de mortalidad, aunque no se descartan otras razones, la sobre exposición al viento y al calor solar durante los períodos de emersión bajo condiciones de mareas bajas excepcionales podrían ocasionar la muerte por desecación. Otras causas de muerte se relacionan con algunos depredadores entre los que figuran los invertebrados (decápodos, asteroideos), los peces, y las aves (gaviotas y ostreros) (Soto, 1996; Yorio y Bertellotti, 2002; Bertellotti *et al.*, 2003). Respecto a las aves, éstas no sólo aprovechan los períodos de emersión de las potenciales presas que viven en el mesolitoral, sino que caminan e introducen su pico para capturar presas subtidales que no quedan expuestas durante las bajas mareas. Es de esperar que estos depredadores, al manipular sus presas, produzcan la rotura de las placas, e incluso disolución parcial (por enzimas) cuando éstas son consumidas junto con las partes blandas. Sin embargo, el estudio de egagrópilas (o "*pellets*") de gaviotas también indica que las placas de quitones pueden aparecer enteras y bien conservadas, (Bertellotti, com. pers., 2005). Esta característica hace que la existencia de eventos de este tipo sea difícil de evaluar en el registro paleontológico, sumado a que los *pellets* se encontrarían próximos a la zona de concentración de conchillas. En relación a los asteroideos del Canal Beagle, Castilla (1985) menciona a *Cosmasterias* sp. como un depredador generalista que incluye quitones en su dieta.

Reconstrucción de la historia post-mortem *de los quitones en sedimentos holocenos de Tierra del Fuego*

En base al material fósil, y considerando además los referentes actuales de Tierra del Fuego (*i.e.*, quitones vivos, quitones muertos recientemente, placas actuales), se intentó reconstruir la sucesión de cambios

que pudo haber sufrido un quitón vivo hipotético hasta el descubrimiento de una de sus placas en los sedimentos holocenos. Se reconocen dos situaciones ambientales diferentes:

Placas encontradas fuera del área de producción. Corresponde a placas que junto a los bivalvos y gastrópodos conforman asociaciones compuestas por elementos alóctonos como es el caso de las paleoplayas elevadas de los sitios Alakush, Península Ushuaia, costa noroeste y costa sur de Isla Gable y San Pablo. Los quitones portadores de estas placas habrían vivido en ambientes marinos someros del mesolitoral o infralitoral (área de producción). Luego de su deceso, probablemente por alguna de las causas mencionadas, habrían tenido lugar los procesos *post-mortem*. En esta etapa, y como resultado de uno o más eventos de alta energía (ej. tormentas), los quitones muertos, o sus placas sueltas, habrían sido transportados fuera de su hábitat original, hacia el área supralitoral donde tuvo lugar la sedimentación. En el caso de quitones enteros, y al estar enroscados, se asemejan a los rodados con forma esférica, por lo que podrían comportarse de manera similar, y rodar fuera del área de producción. Sin embargo, este desplazamiento evidenciaría una abrasión importante (alisamiento de bordes y superficies), fenómeno que no se ha destacado en estas asociaciones. Otras alternativas, que serían más factibles, son el transporte de placas sueltas por suspensión, o por saltación. En el caso de la suspensión, y dada la gran superficie de una placa en relación a su escaso volumen, es posible que sean transportadas por suspensión junto con el agua de una ola, y lleguen a la playa. Otro modo de transporte que permite también que las placas puedan llegar al supralitoral es la saltación debido a la turbulencia en el área de rompiente, sumado a los efectos ocasionados por el viento. Si bien no se cuenta con datos experimentales, algunas de estas placas podrían romperse como consecuencia de eventuales choques o en la caída. Es decir que, sin descartar casos de saltación, la llegada de placas sueltas por suspensión al área de sedimentación, con un rápido enterramiento podría ser el proceso más factible en las asociaciones consideradas donde las placas no evidencian signos de alteración, ni fragmentación.

Placas encontradas en el área de producción. Corresponde a las placas que junto a otros moluscos conforman asociaciones autóctonas o para-autóctonas como los depósitos de Lago Roca, Río Lapataia y Río Ovando. Estas asociaciones se corresponden con ambientes marinos infralitorales, con sedimentos finos (Gordillo, 1992, 1999). Respecto a la causa de mortalidad de los moluscos holocenos hallados en el sitio Río Ovando, ésta fue considerada en Gordillo (1993) y se atribuye a un fenómeno de "mortalidad en masa" quizás asociado a una tempestad y/o cambios hidrológicos (ej. aumento de aguas salobres, y/o cambios bruscos de temperatura). En base a los atributos tafonómicos y paleontológicos, las placas de los quitones analizados mantienen coherencia con la interpretación de un desarrollo en ambientes infralitorales, y una muerte súbita o enterramiento repentino. Estas placas no habrían estado expuestas, y se habrían depositado dentro de su ambiente original. En algunos casos podrían haber sido removidas, con breve exposición, pero dentro de este mismo ambiente. Finalmente, el ambiente dulceacuícola circundante a estos yacimientos sería el principal responsable de los cambios de pH que ocasiona la disolución de las placas.

Conclusiones

El análisis de los atributos tafonómicos y paleontológicos de los quitones del Holoceno de Tierra del Fuego indica que la condición tafonómica de una placa de quitón es el resultado de un conjunto complejo de fenómenos que involucra razones biológicas, ecológicas y ambientales. Del análisis realizado se desprende además que las placas de quitones holocenos tienen un buen potencial de preservación, por lo que para explicar su escasa abundancia relativa se descarta la hipótesis tafonómica. Esta escasez puede explicarse en base a razones ecológicas. En base a este trabajo se concluye que los quitones holocenos de la región considerada constituyen buenos indicadores paleoecológicos y paleoambientales, ya que mantienen fidelidad ecológica respecto a las paleocomunidades de las cuales derivan, y permiten evaluar los procesos *post-mortem* probablemente acontecidos antes de su descubrimiento en el registro fósil.

Agradecimientos

A M. Bertellotti (CENPAT, CONICET) por la información brindada sobre quitones actuales. A N.E. Vaccari (CIPAL, CONICET) por su colaboración en el proceso de digitalización del material estudiado. A S. Coelho Rodrigues, cuyos comentarios en la revisión han enriquecido el presente trabajo.

Bibliografía

Aguirre, M. 1990. Asociaciones de moluscos bentónicos marinos del Cuaternario Tardío en el Noreste Bonaerense. *Ameghiniana* 27: 161-177.

Arntz, W. y Gorny, M. 1996. Cruise report of the Joint Chilean-German-Italian Magullan "Victor Hensen" Campaign in 1994. *Berichte zur Polarforschung* 190: 1-113.

Bertellotti, M., Pagnani, G. y Dorio, P. 2003. Comportamiento de alimentación de la gaviota cocinera (*Larus dominicanus*) durante la temporada no reproductiva en playas arenosas de Península Valdés, Argentina. *Hornero* 18: 37-42.

Brattström, B. y Johanssen, A. 1983. Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna of Chile. Report 49 of the Lund University Chile Expedition 1948-49. *Sarsia* 68: 289-339.

Brenchley, P.J. y Harper, D.A.T. 1998. *Palaeoecology. Ecosystems, environments and evolution*, Chapman & Hall, 432 pp.

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

Bujalesky, G. 1998. Holocene coastal evolution of Tierra del Fuego, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 11: 247-282.

Castellanos, Z.A. 1988. *Catálogo descriptivo de la malacofauna marina magallánica*. 1. Comisión Investigaciones Científicas de Buenos Aires, 41 pp.

Castilla, J.C. 1985. Food webs and functional aspects of the kelp, *Macrocystis pyrifera*, community in the Beagle Channel, Chile. En: W.R. Siegfried, P.R. Condy y R-M. Laws (eds.), *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*: 407-414.

Coronato, A., Rabassa, J., Borromei, A., Quatroccio, M. y Bujalesky, G. 1999. Nuevos datos sobre el nivel relativo del mar durante el Holoceno en el Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. *1º Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología* (Santa Rosa, La Pampa), *Actas* 1: 27-28.

Dávid, Á. 2001. Macrobioerosion in the shells of Early-Miocene oysters of two localities-a comparison (Hegyesko road cut, Szarvasko and abandoned limestone quarry, Nagyvisnyó; Bükk Mountains, Hungary). *Malacological Newletter* 19: 5-12.

Dell, R.K. 1971. The marine Mollusca of the Royal Society Expedition to Southern Chile, 1958-1959. *Records of the Dominion Museum* 7: 155-233.

Farinati, E.A. 1985. Paleontología de los sedimentos marinos holocenos de los alrededores de Bahía Blanca, provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 21: 211-222.

Farinati, E.A. 1995. El género *Chaetopleura* Schuttleworth, 1853 (Mollusca, Polyplacophora) en sedimentos holocenos de Bahía Blanca, Argentina. *Ameghiniana* 32: 267-270.

Farinati, E. y Aliotta, S. 1998. La disolución como atributo tafonómico distintivo en concentraciones esqueléticas del Pleistoceno marino de Bahía Blanca. *7º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Bahía Blanca), *Resúmenes*: p. 98.

Farinati, E.A., Spagnuolo, J.O. y Aliotta, S. 2002. Bioerosion and dissolution of molluscs in Holocene deposits in the Bahía Blanca Estuary, Argentina. En: M. De Renzi, M.V. Pardo Alonso y M. Belinchón (eds.), *Current Topics on Taphonomy and Fossilization*, 193-197.

Fernández-López, S.R. 2000. *Temas de Tafonomía*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, 1-167.

Feruglio, E. 1950. Descripción Geológica de La Patagonia. *Publicaciones Especiales de Yacimientos Petrolíficos Fiscales* 3: 1-431.

Figueiras, A. 1961. Contribución al conocimiento de la malacofauna Holocena del Uruguay. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica de Uruguay* 1: 15-21.

Figueiras, A. 1962. Sobre nuevos hallazgos de moluscos subfósiles de la Transgresión Querandina. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica de Uruguay* 1: 53-68.

Figuerero, M. y Mengoni Goñalons, G. 1986. Excavaciones arqueológicas en la Isla Salmón, Parque Nacional Tierra del Fuego. Programa de Estudios Prehistóricos (CONICET-UBA), *Informes de Investigación* 4: 1-95.

Glover, C. y Kidwell, S. 1993. Influence of organic matrix on the post-mortem destruction of molluscan shells. *The Journal of Geology* 101: 729-747.

Gordillo, S. 1991. Paleoecología de moluscos marinos del Holoceno Medio de Isla Gable, Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. *Ameghiniana* 28: 127-133.

Gordillo, S. 1992. [*Tafonomía y Paleoecología de moluscos bivalvos del Holoceno del Canal Beagle, Tierra del Fuego*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, 286 pp., Inédita.]

Gordillo, S. 1993. Mortalidad súbita de moluscos subfósiles en Tierra del Fuego. En: *Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar* (Puerto Madryn, Chubut), *Resúmenes* 76.

Gordillo, S. 1999. Holocene molluscan assemblages in the Magellan region. *Scientia Marina* 63 (Supl. 1): 15-22.

Gordillo, S., Coronato, A. y Rabassa, J.O. 1990. Paleoecology and geomorphological evolution of a fjord during the Late-Glacial and the Early Middle Holocene of Tierra del Fuego. En: F. Isla (ed.), *The Quaternary of Tierra del Fuego (Argentina), Field guide International Symposium Quaternary Shorelines, Evolution, Processes and Future Changes*, IGCP-274: 23-29.

Gordillo, S., Bujalesky, G., Pirazzoli, P.A., Rabassa, J.O. y Saliège, J.F. 1992. Holocene raised beaches along the northern coast of the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 99: 41-54.

Gordillo, S., Coronato, A. y Rabassa, J.O. 1993. Late Quaternary evolution of a subantarctic paleofjord, Tierra del Fuego. *Quaternary Science Reviews* 12: 889-897.

Gordillo, S., Coronato, A. y Rabassa, J.O. 2005. Late Quaternary micromollusc assemblages from the southernmost tip of South America: a paleoenvironmental history after the Last Glacial Maximum. *Berichte zur Polarforschung* 507: 58-62.

Isaji, S. 1993. Formation of organic sheets in the inner shell layer of *Geloina* (Bivalvia: Corbiculidae): an adaptive response to shell dissolution. *The Veliger* 36: 166-173.

Kidwell, S. 2002. Ecological fidelity of abundance data from time-averaged fossil assemblages: good news from the dead. En: M. De Renzi *et al.* (eds.), *Current Topics on Taphonomy and Fossilization*, 173-178.

Kidwell, S.M. y Bosence, D.W.J. 1991. Taphonomy and time-averaging of shelly faunas. En: P.A. Allison y D.E.G. Briggs (eds.), *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*, Plenum Press, New York, 115-209.

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

Lescinsky, H., Edinger, E. y Risk, M. 2002. Mollusc shell encrustation and bioerosion rates in a modern epeiric sea: taphonomy experiments in the Java Sea, Indonesia. *Palaios* 17: 171-191.

Linse, K. 1997. Die Verrbreitung epibenthischer Mollusken im chilenischen Beagle-Kanal. *Berichte zur Polarforschung* 228: 1-131.

Meldahl, K.H. 2001. Shells. En: D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (eds.), *Paleobiology II*, A synthesis, Blackwell Publishing, 262-264.

Ojeda, F.P. y Santelices, B. 1984. Invertebrate communities in holdfasts of the kelp *Macrocystis pyrifera* from southern Chile. *Marine Ecology Progress Series* 16: 65-73.

Okusu, A., Schwabe, E., D.J. Eernisse y Giribet, G. 2003. Towards a phylogeny of chitons (Mollusca, Polyplacophora) based on combined analysis of five molecular loci. *Organisms, Diversity and Evolution* 3: 281-302.

Pastorino, G., 1989. Lista preliminar de moluscos cuaternarios de algunos yacimientos de Río Negro y Chubut, Argentina. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica de Uruguay* 7: 129-137.

Pojeta, J., Taylor, J. y Darrough, G. 2005. *Matthevia* (Polyplacophora) invades the Ordovician: the first reported post-cambrian occurrence. *Journal of Paleontology* 79: 1021-1027.

Puchalski, S. 2003. Taphonomy of *Mopalia muscosa* and *Katharina tunicata* (Phylum Mollusca, class Polyplacophora) from Cattle Point and False Bay, San Juan Island, Washington, USA. 2003 Seattle Annual Meeting, *Geological Society of America Abstracts* 35: 496.

Rabassa, J., Heusser, C. y Stuckenrath, R. 1986. New data on Holocene sea transgression in the Beagle Channel Tierra del Fuego, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 4: 291-309.

Sirenko, B.I. 1993. Revision of the system of the order Chitonida (Mollusca: Polyplacophora) on the basis of correlation between the type of gills arrangement and the shape of the chorion processes. *Ruthenica* 3: 93-117. (En ruso, Resumen en inglés).

Soto, R. 1996. Estructura gremial de un ensamble de depredadores de la zona intermareal rocosa en Chile central. *Investigaciones Marinas* 24: 97-105.

Spagnuolo, J., Farinati, E. y Aliotta, S. 2000. Tafonomía de *Brachidontes rodriguezi* (Bivalvia) de cordones costeros holocenos de Argentina. *Profil*, Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Stuttgart, Band 18, CD-ROM 76: 1-6.

Stempien, J.A. 2005. Brachyuran Taphonomy in a Modern Tidal-Flat Environment: Preservation Potential and Anatomical Bias. *Palaios* 20: 400-410.

Vendrasco, M.J. y Runnegar, B. 2004. Late Cambrian and Early Ordovician stem group chitons (Mollusca: Polyplacophora) from Utah and Missouri. *Journal of Paleontology* 78: 675-689.

Yorio, P. y Bertellotti, M. 2002. Espectro trófico de la gaviota cocinera (*Larus dominicanus*) en tres áreas protegidas de Chubut, Argentina. *Hornero* 17: 91-95.

Zuschin, M., Stachowitschm, M. y Stanton, R.J., Jr. 2003. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. *Earth-Science Reviews* 63: 33-82.

Recibido: 13 de octubre de 2005
Aceptado: 3 de mayo de 2007.