

NOTA PALEONTOLÓGICA

Las limitaciones a la identificación de especies de *Heleobia* Stimpson, 1865 (Gastropoda: Rissoidae) en el registro fósil del Cuaternario tardío y sus implicancias paleoambientales

Claudio G. DE FRANCESCO¹

Introducción

La dificultad para el reconocimiento de especies biológicas a partir de los limitados caracteres morfológicos que se preservan en los fósiles constituye uno de los principales problemas para relacionar la biología con la paleontología. Esta limitación adquiere una importancia significativa en el Cuaternario tardío debido a que la mayoría de las especies representadas son las mismas especies biológicas reconocidas en la actualidad. Por lo tanto, para lograr reconstrucciones paleoambientales confiables es fundamental obtener primero una identificación inequívoca de las especies biológicas (actuales) a partir de los caracteres preservables.

En los caracoles del género *Heleobia* Stimpson, 1865 (Gastropoda: Rissoidae) la morfología de la concha (preservable) no siempre se corresponde con la especie biológica, definida en la actualidad por sus partes blandas (no preservables). Esto se debe a dos causas principales. Por un lado, las especies han sido definidas históricamente con conceptos diferentes (tipológico y biológico) según el marco teórico imperante al momento de su descripción, existiendo en la fauna actual una gran confusión taxonómica. Por otra parte, la marcada variabilidad fenotípica exhibida por estos organismos lleva a la existencia de convergencias en la morfología de la concha entre diferentes especies. Estos caracoles son muy abundantes en secuencias marino-estuarinas y continentales del Cuaternario tardío de América del Sur y su reconocimiento específico resulta de importancia paleoecológica, ya que las especies tienen en la actualidad patrones de distribución influenciados primariamente por la salinidad (De Francesco e Isla, 2003).

El objetivo general de este trabajo es discutir los alcances y las limitaciones de la identificación de especies de *Heleobia* en el registro fósil del Cuaternario tardío y su influencia en la calidad de las reconstrucciones paleoambientales.

La evolución del estudio taxonómico en *Heleobia*

Las primeras especies de *Heleobia* reconocidas en América del Sur (d'Orbigny 1834-1847) fueron descritas exclusivamente a partir de la morfología de la concha, con un enfoque tipológico y ubicadas en géneros europeos como *Paludina* Lamarck, 1799 e *Hydrobia* Hartmann, 1821 y americanos como *Littoridina* Souleyet, 1852 y *Lyrodes* Doering, 1884 (tabla 1). Esta práctica se extendió hasta la mitad del siglo XX (e.g., Strobel, 1874; Doering 1884; Pilsbry, 1911; Haas, 1955). Durante este período, en Argentina se describieron numerosas especies entre las que destacan por su abundancia tanto en ambientes actuales como en estado fósil *Heleobia australis* (d'Orbigny, 1835) y *H. parchappii* (d'Orbigny, 1835). Posteriormente, con énfasis en la variabilidad como un aspecto natural de las poblaciones, se comenzó a observar que la morfología de la concha era fuertemente afectada por factores bióticos y abióticos (e.g. competencia, parasitismo, disponibilidad de recursos, sustrato, salinidad), por lo cual su valor diagnóstico se volvió controversial. Con el advenimiento del concepto biológico de especie (Mayr, 1942) se comenzó a dar una mayor importancia a los caracteres que tuvieran una relación directa con el aislamiento reproductivo. De ahí que a partir de los trabajos de Hubendick (1955) en el lago Titicaca (Bolivia) y de Marcus y Marcus (1963) en el sur de Brasil, el órgano peniano pasó a tener un valor relativo mayor que la concha para definir especies. En Argentina se describieron cuatro especies diferenciadas principalmente por la morfología peniana: *Heleobia rionegrina* (Gaillard, 1974a), *H. tucumana* (Gaillard, 1974b), *H. castellanosae* (Gaillard, 1974b) y *H. conexa* (Gaillard,

¹Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Centro de Geología de Costas y del Cuaternario, Universidad Nacional de Mar del Plata. Casilla de correo 722, 7600 Mar del Plata, Argentina. cgdefra@mdp.edu.ar

1974c). Este cambio de valoración de los caracteres diagnósticos fue, asimismo, la causa de la transferencia del taxón *Littoridina* Souleyet a *Heleobia* (Davis *et al.*, 1982) que ha sido objeto de discusión por algunos investigadores argentinos (e.g., Aguirre y Farinati, 2000).

Estos cambios de concepción sobre la naturaleza de la especie han generado una gran confusión taxonómica, debido a que actualmente coexisten en una misma categoría (especie) entidades definidas con criterios diferentes e incompatibles, siendo una de las limitaciones principales para el reconocimiento de las especies fósiles. Muchas de las especies de *Heleobia* descritas a lo largo del siglo XIX no han sido revisadas posteriormente (véase tabla 1). Por ejemplo, actualmente se desconoce la morfología de las partes blandas de *Heleobia kusteri* (Strobel, 1874), *H. montana* (Doering, 1884) y *H. occidentalis* (Doering, 1884) entre otras, presentando un estatus taxonómico confuso. De hecho, Cazzaniga (1981a) ubicó a *H. kusteri* como *species inquirenda*. Ya Doering (1884) mencionó la similitud de *H. montana* con ejemplares jóvenes de *H. parchappii* (d'Orbigny, 1835). Doering (1884), Weyrauch (1963) y Gaillard y Castellanos (1976) sugirieron que *H. occidentalis* podría representar una variedad geográfica de *H. parchappii*. A partir del concepto biológico de especie, se podría esperar que el conocimiento de las partes blandas de *H. kusteri*, *H. montana* y *H. occidentalis* no revele diferencias significativas con las de *H. parchappii*, con lo cual deberían ser colocadas en sinonimia o, por el contrario, que alguna de estas especies presente diferencias penianas marcadas, que lleven a su validación como taxón específico.

Implicancias paleontológicas

La coexistencia de especies definidas con criterios diferentes (tipológico y biológico) en la sistemática de *Heleobia* constituye una limitante para el reconocimiento de los fósiles y, consecuentemente, para la calidad de las reconstrucciones paleoambientales. Las especies descritas con criterio tipológico pueden ser inferidas a partir de la morfología de la concha con un alto grado de certeza, pero brindan muy poca información paleoecológica. Por ejemplo, un paleontólogo podría identificar a *Heleobia kusteri* a partir de la morfología de la concha pero no podría llevar a cabo ninguna consideración paleoambiental debido al desconocimiento acerca de su ecología y biología, que está íntimamente relacionado con las dudas acerca de su validez como especie biológica. Esta especie, al igual que muchas otras de Argentina [e.g. *Heleobia montana*, *H. occidentalis*, *H. peiranoi* (Weyrauch, 1963), *H. simplex* (Pilsbry, 1911), *H. sublineata* (Pilsbry, AMEGHINIANA 44 (3), 2007

1911)] no han sido reconocidas en trabajos posteriores a los de sus descripciones originales.

En el extremo opuesto, la similitud en la concha de la mayoría de las especies descritas principalmente a partir del órgano peniano, con un concepto biológico (e.g., *Heleobia rionegrina*, *H. tucumana* y *H. castellanosae*), no permite su discriminación en los fósiles o si lo hace es con un bajo grado de certeza. Así, la presencia de *H. tucumana* pasaría inadvertida en el registro fósil, quedando probablemente registrada como *H. parchappii*, debido a la similitud morfológica, según se menciona en su descripción original y se observa en los esquemas que la acompañan (Gaillard, 1974b).

La plasticidad fenotípica añade una complicación extra en el caso de ambientes en los que coexisten dos o más especies. Un ejemplo de este problema lo constituyen los ambientes estuáricos del sudeste de la provincia de Buenos Aires, donde actualmente coexisten *H. australis* y *H. conexa*. Ambas especies se distribuyen de acuerdo con un gradiente salino: *H. australis* se restringe a la zona de mayor influencia marina (6-17‰) asociada a las mareas, mientras que *H. conexa* tiene su máxima abundancia en las zonas más internas (4-7‰) (De Francesco e Isla, 2003). A la vez, ambas especies exhiben variaciones pronunciadas en la reproducción y el crecimiento (De Francesco e Isla, 2004) como también diferencias notorias en la morfología peniana (Gaillard y Castellanos, 1976). Desde un punto de vista biológico ambas especies resultan válidas y útiles como bioindicadores de ambientes de diferente salinidad, por lo tanto su identificación en el registro fósil constituiría una valiosa herramienta para inferir en detalle la dinámica estuárica de estos ambientes en el pasado. Sin embargo, solamente *H. australis* resulta claramente identificada como fósil en sedimentos estuáricos holocenos de la misma área (véase Farinati y Zavala, 1995; De Francesco y Zárate, 1999; Aguirre y Farinati, 2000). Esto podría deberse a la variabilidad morfológica exhibida por *H. australis*, que presenta dos morfos diferentes, que enmascararía la presencia de *H. conexa* en el registro fósil. Por ejemplo, *H. australis* cuya identificación específica está basada exclusivamente en la anatomía peniana, presenta una concha alongada en la laguna costera Mar Chiquita (figuras 1.1-1.2) coincidente con la morfología de esta especie descrita por d'Orbigny (1835) pero exhibe un morfo caracterizado por un mayor ancho relativo de la concha en el estuario del río Quequén Grande (figuras 1.3-1.4), que es convergente con *H. conexa* (figuras 1.5-1.8), una especie que difiere significativamente de *H. australis* en su anatomía peniana. Cabe mencionarse que la morfología de la concha de *H. conexa* es idéntica a la de la especie de Uruguay *H. charruana* (d'Orbigny 1840 en d'Orbigny, 1834-1847) (véase Silva y Davis, 1983). En este caso, al

Tabla 1. Especies de *Heleobia* vivientes descritas para Argentina / *Heleobia extant species described for Argentina*.

Especie	Autor	Denominación original	Distribución	Hábitat
<i>Heleobia australis</i>	d'Orbigny (1835)	<i>Paludina australis</i>	Sur de Brasil hasta San Antonio Oeste (Argentina)	Zona de influencia de las mareas dentro de los estuarios
<i>Heleobia piscium</i>	d'Orbigny (1835)	<i>Paludina piscium</i>	Cuenca del Río de La Plata	Arroyos y ríos de agua dulce o salobre
<i>Heleobia parchappii</i>	d'Orbigny (1835)	<i>Paludina parchappii</i>	Norte y centro de Argentina	Arroyos, ríos, lagos de agua dulce o salobre
<i>Heleobia kusteri</i> *	Strobel (1874)	<i>Hydrobia kusteri</i>	Mendoza y San Juan	Arroyos
<i>Heleobia occidentalis</i> *	Doering (1884)	<i>Hydrobia occidentalis</i>	Santiago del estero, San Juan, San Luis y Mendoza	Aguas salobres
<i>Heleobia montana</i> *	Doering (1884)	<i>Hydrobia montana</i>	Sierra Huasipampa (Córdoba) y sierras de San Luis	Arroyos salobres
<i>Heleobia guaranitica</i>	Doering (1884)	<i>Lyrodes guaranitica</i>	Misiones, Corrientes y Entre Ríos, en afluentes de los ríos Paraná y Uruguay	Arroyos de lecho pedregoso
<i>Heleobia hatcheri</i>	Pilsbry (1911)	<i>Littoridina hatcheri</i>	Mendoza, Río Negro, Neuquén, Chubut y Santa Cruz	Ríos y arroyos, sobre piedras y sedimentos arenosos, sin vegetación
<i>Heleobia simplex</i> *	Pilsbry (1911)	<i>Littoridina simplex</i>	Río Chico, Santa Cruz	Ríos y arroyos
<i>Heleobia sublineata</i> *	Pilsbry (1911)	<i>Littoridina sublineata</i>	Río Chico, Santa Cruz	Ríos y arroyos
<i>Heleobia vianai</i> **	Parodiz (1960a)	<i>Littoridina vianai</i>	La Rioja y Jujuy	Lagunas con alta concentración salina
<i>Heleobia doellojuradoi</i>	Parodiz (1960b)	<i>Lyrodes doellojuradoi</i>	Río Gualeguaychú, Entre Ríos	Río
<i>Heleobia peiranoi</i> *	Weyrauch (1963)	<i>Littoridina peiranoi</i>	Sierra de Timbo, Tucumán	?
<i>Heleobia rionegrina</i>	Gaillard (1974a)	<i>Littoridina rionegrina</i>	Arroyo Valcheta, Río Negro	Arroyo
<i>Heleobia castellanosae</i>	Gaillard (1974b)	<i>Littoridina castellanosae</i>	Localidades de Palermo y Berisso, Buenos Aires	Lagunas artificiales saprotróficas
<i>Heleobia tucumana</i>	Gaillard (1974b)	<i>Littoridina tucumana</i>	Tucumán y Salta	Arroyos de lecho pedregoso sobre algas
<i>Heleobia conexa</i>	Gaillard (1974c)	<i>Littoridina conexa</i>	Estuarios de Mar Chiquita, Quequén Grande y Quequén Salado, Buenos Aires	Zona interna (no mareal) dentro de los estuarios

* Especies de las que sólo se conoce la concha / species with only shell data available

** Según Cazzaniga (1981b), *Heleobia vianai* (Parodiz, 1960a) constituye un sinónimo subjetivo de *Heleobia occidentalis* (Doering, 1884) / according to Cazzaniga (1981b), *Heleobia vianai* (Parodiz, 1960a) constitutes a subjective synonym of *Heleobia occidentalis* (Doering, 1884).

igual que para las especies descritas en el siglo XIX, solamente futuros estudios de la anatomía de sus partes blandas permitirán corroborar o refutar sus actuales designaciones como especies diferentes.

De acuerdo con esto, la morfología de la concha no permite una diferenciación específica en este caso, con lo cual la propuesta de Aguirre y Farinati (2000) revalidada por Aguirre y Urrutia (2002) de utilizar los morfos con diferente relación ancho/largo como indicadores de ambientes con diferentes salinidades carece de sustento biológico. La principal diferencia entre los morfos se relaciona con el grado de posible resolución taxonómica que podemos obtener más

que con diferencias en las características ambientales. Así, las inferencias paleoambientales a partir del reconocimiento en el registro fósil de un morfo similar al de *H. australis* viviente en el estuario del río Quequén Grande, que podría corresponder a conchas de *H. australis*, *H. conexa* o *H. charruana* deberían ser más restringidas que en el caso del morfo elongado viviente en la laguna Mar Chiquita, del que se puede asegurar que sólo contiene conchas de *H. australis*. Por ejemplo, en el primer caso sólo se podría inferir un ambiente general de tipo estuárico mientras que en el segundo caso se podría inferir un ambiente de canal de mareas dentro de un estuario, que

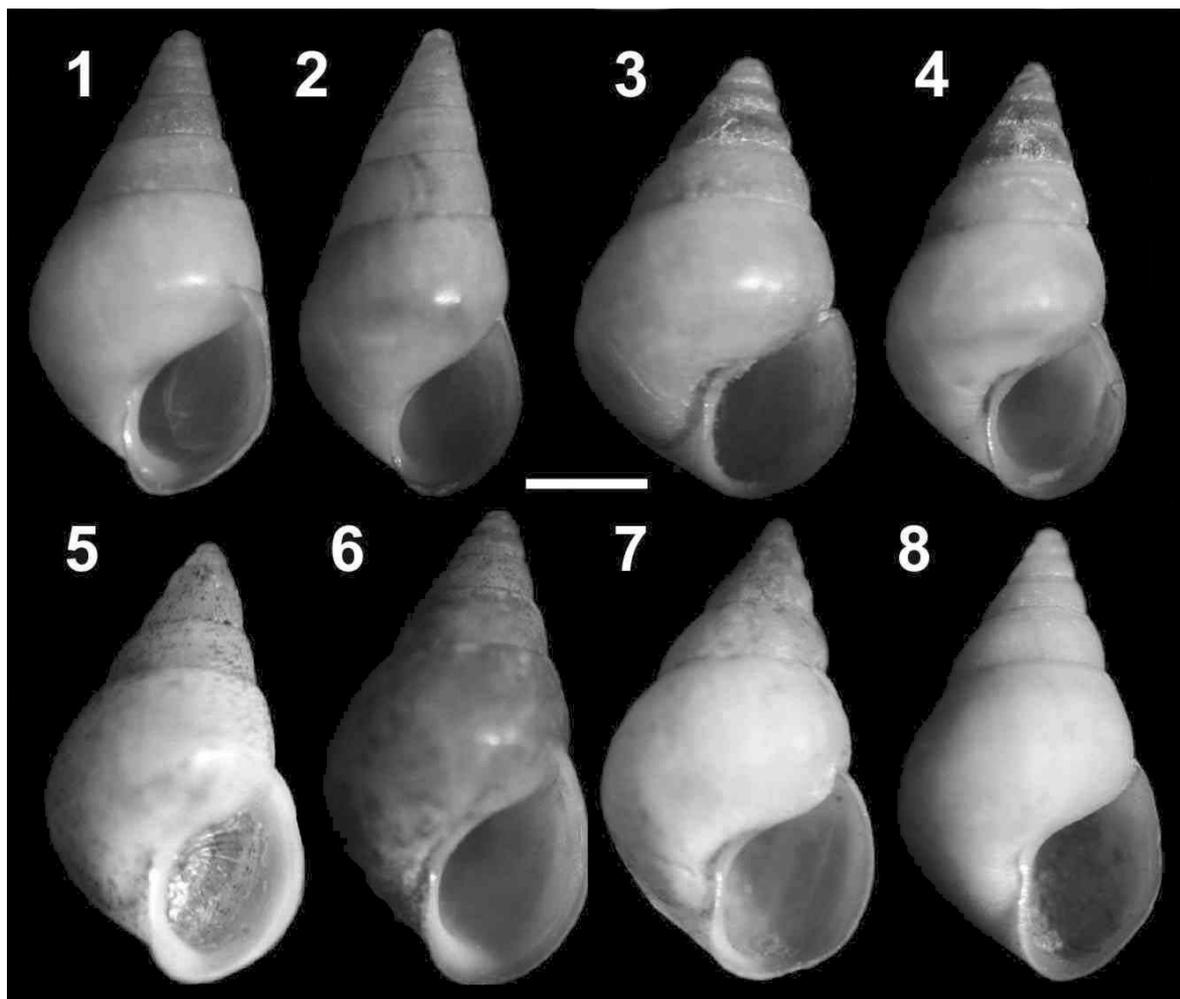


Figura 1. Variabilidad de la concha en poblaciones naturales de *Heleobia* (la identificación específica se basó exclusivamente en la morfología del órgano peniano). Escala gráfica= 1 mm / *shell variability in natural populations of Heleobia (specific identity was based exclusively on penian morphology)*. Scale bar equals 1 mm. **1-4, *Heleobia australis*** (d'Orbigny, 1835), **1-2**, laguna costera Mar Chiquita (provincia de Buenos Aires); **3-4**, estuario del río Quequén Grande (provincia de Buenos Aires); **5-8, *Heleobia conexa*** (Gaillard, 1974c); **5-6**, laguna costera Mar Chiquita (provincia de Buenos Aires); **7-8**, estuario del río Quequén Grande (provincia de Buenos Aires).

tendría mucha utilidad para reconocer los alcances máximos del nivel del mar en el pasado. Desafortunadamente, la variabilidad morfológica impone una restricción taxonómica que limita la calidad de las reconstrucciones paleoambientales que se pueden realizar a partir de estas especies. Ante la incertidumbre impuesta por la morfología, resulta más válido limitar el alcance de las aproximaciones uniformistas que intentar hacer coincidir la especie fósil con una determinada especie biológica actual.

Consideraciones finales

En general ha prevalecido en los paleontólogos una visión tipológica de las especies de *Heleobia* del AMEGHINIANA 44 (3), 2007

Cuaternario tardío, similar a la utilizada en las ciencias biológicas a lo largo del siglo XIX. Sin embargo, esta visión resulta inadecuada porque las especies también están representadas en la actualidad, con lo que el concepto que se debe utilizar es el biológico (las claves de identificación que usualmente se emplean fueron confeccionadas para organismos vivos). La tarea del paleontólogo debería consistir, en este caso, en lograr establecer indicadores morfológicos confiables en la biota actual que permitan la identificación de las mismas especies en el registro fósil, ya que el objetivo que se persigue es el de realizar inferencias paleoambientales a partir de la ecología de las especies actuales. Para ello es necesario dar un mayor énfasis a los estudios actualistas. La situación en Argentina es particularmente crítica, dado

que históricamente los estudios paleontológicos han precedido a los biológicos y las inferencias paleoambientales se efectuaron a partir de información ecológica recopilada en otras regiones geográficas (principalmente del Hemisferio Norte).

Sin embargo aún cuando existan datos actuales no necesariamente se soluciona el problema de la identificación específica. Como se demostró en el ejemplo de las poblaciones de *Heleobia* del sudeste bonaerense, en ocasiones resulta imposible transferir la información directamente de la especie actual a la especie fósil debido a la imposibilidad de identificar inequívocamente la especie biológica a partir de los caracteres preservables. En estos casos debe limitarse el alcance de las aproximaciones uniformistas pudiéndose sólo hacer inferencias generales.

Agradecimientos

Agradezco a A.R. Prieto y G.S. Hassan por los valiosos aportes y sugerencias realizados sobre el manuscrito original que contribuyeron a mejorarlo sustancialmente. A S. Martínez y M.C. Pons da Silva, quienes arbitraron el trabajo, por sus comentarios constructivos y estímulo. Este trabajo fue financiado por CONICET mediante un subsidio de ingreso a carrera de investigador (Res. 1273/04).

Bibliografía

- Aguirre, M.L. y Farinati, E.A. 2000. Aspectos sistemáticos, de distribución y paleoambientales de *Littoridina australis* (D'Orbigny, 1835) (Mesogastropoda) en el Cuaternario marino de Argentina (Sudamérica). *Geobios* 33: 569-597.
- Aguirre, M.L. y Urrutia, M.I. 2002. Morphological variability of *Littoridina australis* (d'Orbigny, 1835) (Hydrobiidae) in the Bonaerensian marine Holocene (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 183: 1-23.
- Cazzaniga, N.J. 1981a. Notas sobre hidróbidos argentinos. III (Gastropoda Rissoidea) *Strobiliella*, un nuevo género de la Patagonia. *Neotrópica* 27: 3-10.
- Cazzaniga, N.J. 1981b. Sobre la identidad de *Littoridina vianai* Parodiz, 1960 (Gastropoda Hydrobiidae). *Neotrópica* 27: 178.
- Davis, G.M., Mazurkiewicz, M. y Mandracchia, M. 1982. *Spurwinkia*: Morphology, systematics, and ecology of a new genus of North American marshland Hydrobiidae (Mollusca: Gastropoda). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 134: 143-177.
- De Francesco, C.G. e Isla, F.I. 2003. Distribution and abundance of hydrobiid snails in a mixed estuary and a coastal lagoon, Argentina. *Estuaries* 26: 790-797.
- De Francesco, C.G. e Isla, F.I. 2004. The life cycle and growth of *Heleobia australis* (d'Orbigny, 1835) and *H. conexa* (Gaillard, 1974) (Gastropoda: Rissooidea) in Mar Chiquita coastal lagoon (Argentina). *Journal of Molluscan Studies* 70: 173-178.
- De Francesco, C.G. y Zárate, M.A. 1999. Análisis tafonómico de *Littoridina* (Gastropoda: Hydrobiidae) en perfiles holocenos del río Quequén Grande (provincia de Buenos Aires): significado paleobiológico y paleoambiental. *Ameghiniana* 36: 297-310.
- Doering, A. 1884. Apuntes sobre la fauna de moluscos de la República Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)* 7: 457-474.
- d'Orbigny, A. 1835. Synopsis terrestrium et fluviatilium molluscorum, in suo per Americam meridiionalem itinere. *Magasin de Zoologie* 5: 1-44.
- d'Orbigny, A. 1834-1847. *Voyage dans L'Amérique Méridionale, Tome 5, Part 3, Mollusques*. Paris, pp. 377-408.
- Farinati, E.A. y Zavala, C. 1995. Análisis tafonómico de moluscos y análisis de facies en la serie holocena del río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires, Argentina. *6º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew) Actas*: 117-122.
- Gaillard, M.C. 1974a. Una nueva especie de *Littoridina* de Valcheta, Río Negro (Gastr. Prosobr.). *Neotrópica* 20: 7-8.
- Gaillard, M.C. 1974b. Sobre nuevas *Littoridina* de la República Argentina (Moll. Hydrobiidae). *Neotrópica* 20: 140-143.
- Gaillard, M.C. 1974c. Una nueva *Littoridina* de albufera (Moll.: Hydrobiidae). *Neotrópica* 20: 104-106.
- Gaillard, M.C. y Castellanos, Z.A. 1976. Moluscos Gasterópodos, Hydrobiidae. En: R.A. Ringuelet (ed.), *Fauna de agua dulce de la República Argentina*, Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura (Fecic), 15: 1-39.
- Haas, F. 1955. The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937, 17: Mollusca: Gastropoda. *Transactions of the Linnean Society of London, series 3*: 275-308.
- Hartmann, J.D.W. 1821. System der Erd- und Flußschnecken der Schweiz. Mit vergleichender Aufzählung aller auch in den benachbarten Ländern, Deutschland, Frankreich und Italien sich vorfindenden Arten. *Neue Alpina, Eine Schrift der Schweizerischen Naturgeschichte, Alpen- und Landwirthschaft Gewidmet, Winterthur* 1: 194-268.
- Hubendick, B. 1955. The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937, 18: The anatomy of the Gastropoda. *Transactions of the Linnean Society of London, series 3*: 309-327.
- Lamarck, J.B.P.A. 1799. Prodrôme d'une nouvelle classification des coquilles, comprenant une rédaction appropriée des caractères génériques, et l'établissement d'un grand nombre de genres nouveaux. *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle de Paris* 1: 63-91.
- Marcus, E. y Marcus, E. 1963. Mesogastropoden von der Küst São Paulos. *Abhandlungen. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. Akademie der Wissenschaften und der Literature, Mainz* 1: 105 pp.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York, 334 pp.
- Parodiz, J.J. 1960a. Una nueva especie de *Littoridina* (Gastr. Prosobr.) en agua salada, de La Rioja. *Neotrópica* 6: 89-90.
- Parodiz, J.J. 1960b. Neotype for *Lyrodes guaranitica* Doering and description of a new species. *The Nautilus* 74: 23-25.
- Pilsbry, H.A. 1911. Non-marine mollusca of Patagonia. En: W.B. Scott (ed.), *Reports of The Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899*, 3: 566-602.
- Silva, M.C.P. da y Davis, G.M. 1983. d'Orbigny's type specimens of *Paludestrina* (Gastropoda: Prosobranchia) from southern South America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 135: 128-146.
- Souleyet, L. 1852. *Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette La Bonite commandée par M. Vaillant, Zoologie, Tome Deuxième (Mollusques)*, Paris, 664 pp.
- Stimpson, W. 1865. Researches upon the Hydrobiinae and allied forms: chiefly made upon materials in the Museum of the Smithsonian Institution. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 201: 59 pp.
- Strobel, P. 1874. *Materiali per una Malacostatica di terra e di acqua dolce dell'Argentina meridionale*. Biblioteca Malacologica 4: 79 pp. Pisa.
- Weyrauch, W.K. 1963. Cuatro nuevas especies de Hydrobiidae de Argentina y Perú. *Acta Zoológica Lilloana* 19: 243-259.

Recibido: 21 de abril de 2006.

Aceptado: 29 de noviembre de 2006.