

UN POSIBLE CASO DE DIMORFISMO SEXUAL EN “*VENERICARDIA*” *PATAGONICA* (SOWERBY, 1846) (BIVALVIA: CARDITIDAE)

DAMIÁN EDUARDO PÉREZ, MAXIMILIANO JORGE ALVAREZ
& CLAUDIA JULIA DEL RÍO

División Paleoinvertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Av. Ángel Gallardo 470
(C1405DJR), Buenos Aires, Argentina. trophon@gmail.com, maxialvarez82@gmail.com, cdelrio@macn.gov.ar

ABSTRACT – A POSSIBLE CASE OF SEXUAL DIMORPHISM IN ‘*VENERICARDIA*’ *PATAGONICA* (SOWERBY, 1846) (BIVALVIA: CARDITIDAE). ‘*Venericardia*’ *patagonica* is one of the most common bivalve species represented in the late Oligocene–middle Miocene of Patagonia. Previous authors recognized two contrasting morphologies within this species based on sculpture and outline. An Elliptic Fourier Analysis was performed, using the anterior view of 95 specimens. A Principal Component Analysis was carried out with the Fourier coefficients. The results show two well differentiated groups, based on development of the convexity, each of which could correspond to the mature male and female, as is proposed for other carditids. The females have more bulky shells, with maximum convexity at the centre of valves. The males have less bulky shells, with a sharp ventral edge. These differences correlate with sculpture (more pronounced in males) and size of specimens (larger in females).

Key words: Patagonia, Argentina, Miocene, intraspecific variation, Carditidae.

RESUMO – “*Venericardia*”*patagonica* é uma das espécies de bivalves mais comuns presentes no Oligoceno superior–Mioceno médio da Patagônia. Autores prévios reconheceram duas diferentes morfologias dentro dessa espécie a partir de sua ornamentação externa e contorno em vista lateral. Realizaram-se análises de morfometria geométrica, utilizando Contornos Elípticos de Fourier, capturando o contorno da vista anterior das valvas de 95 espécimes e de Componentes Principais dos Coeficientes de Fourier. Os resultados mostraram dois grupos bem diferenciados, baseados na convexidade das valvas, os quais corresponderiam a machos e fêmeas, como é proposto para outros carditídeos. As fêmeas teriam conchas mais volumosas, com sua convexidade máxima próxima ao centro das valvas, enquanto os machos possuem conchas menos abauladas, com a convexidade máxima próxima à margem ventral. Estas diferenças se correlacionam com outras na ornamentação externa (mais pronunciada nos machos) e no tamanho dos exemplares (maior nas fêmeas).

Palavras-chave: Patagônia, Argentina, Mioceno, variação intraespecífica, Carditidae.

INTRODUCCIÓN

“*Venericardia*” *patagonica* (Sowerby, 1846) es una de las especies más comunes de bivalvos en el Neógeno de Patagonia, estando presente en diversos afloramientos de las formaciones San Julián (Oligoceno tardío–Mioceno temprano, Provincia de Santa Cruz), Monte León (Mioceno temprano, Provincia de Santa Cruz) y Carmen Silva (Mioceno temprano-medio, Isla Grande de Tierra del Fuego). La misma fue descripta por G.B. Sowerby I a partir de conchillas colectadas por Charles Darwin, probablemente en la desembocadura del río Santa Cruz (Parras & Griffin, 2009). Estas valvas poseían un gran tamaño, contorno triangular y umbones prominentes. Tiempo después, Philippi (1887) describió a *Cardita inaequalis* (Philippi, 1887), procedente de la misma zona, diferenciable de la especie de Sowerby debido a la presencia de conchillas de menor tamaño y ornamentación externa más pronunciada. Ortmann (1902) redescubrió ambas especies y agregó que *C. inaequalis* poseía costillas radiales más altas y agudas, recorridas por nódulos. A pesar de estas dos morfologías presentes, Ihering (1907) sugirió que ambos

taxones podrían ser sinónimos, lo cual fue seguido por autores recientes (Malumián *et al.*, 1978; del Río, 2004; Griffin & Nielsen, 2008). Del Río (1995) propuso que dentro de la especie *C. inaequalis* existirían dos morfotipos, los cuáles podrían atribuirse a un posible caso de dimorfismo sexual.

Entre los bivalvos, el 96% de las especies presentarían sexos separados, mientras que el 4% restante se ubica en otras categorías (hermafroditismo estricto, consecutivo, protándrico, entre otros) (Coe, 1943). A pesar de esto, el dimorfismo sexual reflejado en la morfología de las conchillas es una rareza dentro del grupo, debido principalmente a la ausencia de estructuras reproductivas secundarias o comportamientos especializados (Kauffman & Buddenhagen, 1969). Sin embargo, existen ejemplos de dimorfismo sexual, como ocurre en las especies *Pinctada imbricata* (Röding, 1798) (Familia Pteriidae), *Nutricula tantilla* (Gould, 1853) y *Turtonia minuta* (Fabricius, 1780) (Familia Veneridae), *Lasaea adansonii* (Gmelin, 1791) (Familia Lasaeidae), *Castalia undosa* (Martens, 1885) (Familia Hyriidae) y el género *Astarte* Sowerby, 1816 (Familia Astartidae) (Hansen, 1953; Olfield, 1955; Kotake & Kawamura, 1957; Kelley,

1980; Alvear *et al.*, 1991). En la familia Carditidae hay algunos casos conocidos, como ocurre en los géneros *Milneria* Dall, 1881 y *Thecalia* Adams & Adams, 1857, donde las hembras poseen un marsupio cubierto por una prolongación del perióstraco, en las cuáles las larvas son incubadas (Yonge, 1969). En el primer caso, el marsupio está constituido por un recurvamiento del margen ventral, mientras que en el segundo la estructura corresponde a la invaginación de la porción más ventral de un espacio intercostal. Otros cardítidos mantienen a las larvas dentro de la cavidad del manto, por ejemplo en varias especies de *Cyclocardia* Conrad, 1867 (Dall, 1903; Jones, 1963; Yonge, 1969; Coan, 1977), *Glans carpenteri* (Lamy, 1921) (Yonge, 1969) y en *Cardita aviculina* Lamarck, 1819 (Schneider, 1993).

La investigación de las características sexuales dimórficas en las conchillas de los bivalvos es una preocupación relativamente menor para los neontólogos, quienes pueden reconocer el sexo de los especímenes directamente a través de los órganos reproductivos. Sin embargo, establecer conexiones entre las características conquiológicas y las diferencias sexuales entre especies fósiles puede resultar importante para posteriores análisis paleobiológicos, sistemáticos o bioestratigráficos que dependen de la correcta identificación de especies (Kauffman & Buddenhagen, 1969). Heaslip (1964; 1968; 1969) propuso la posible presencia de dimorfismo sexual entre varios cardítidos alticostados fósiles de América del Norte, el cual estaría expresado según él en la ornamentación externa y la convexidad de las valvas. Para describirlo, el autor empleó un método matemático con el cual se representa la convexidad en vista anterior, graficando en papel semilogarítmico, para cada espécimen, los sucesivos radios desde el extremo del umbón a intervalos regulares (metodología detallada en Heaslip, 1968). Este mismo procedimiento fue el utilizado por del Río (1995), con el cual reconoció dos morfotipos diferenciados principalmente por su convexidad. Hasta el momento, esta metodología es la única desarrollada para describir estos posibles casos de dimorfismo.

Hoy en día, las diferencias de convexidad pueden ser fácilmente descritas a partir del uso de las herramientas desarrolladas en el marco de la Morfometría Geométrica (Adams *et al.*, 2004). El objetivo de este trabajo es cuantificar la variación morfológica en "*Venericardia*" *patagonica* utilizando métodos de contornos, específicamente el análisis elíptico de Fourier, y discutir las causas probables de las diferencias observadas, incluyendo la posibilidad de que se trate de un caso de dimorfismo sexual.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se analizaron un total de 95 valvas de "*Venericardia*" *patagonica* (Sowerby, 1846), procedentes de cabo Tres Puntas y cañadón de los Artilleros (Oligoceno tardío-Mioceno temprano, Formación San Julián, Provincia de Santa Cruz), punta Quilla, Yegua Quemada, Las Cuevas, Monte Entrada y cañadón Misioneros (Mioceno temprano, Formación Monte León, Provincia de Santa Cruz), y Sección

30 (Mioceno temprano-medio, Formación Carmen Silva, Isla Grande de Tierra del Fuego). Para el análisis realizado sólo se consideraron ejemplares adultos, con largos totales entre 13,6 y 47,8 mm (media= 31,76 mm). Un resumen de las características geológicas de los afloramientos de las formaciones San Julián y Monte León se puede encontrar en del Río & Camacho (1998), y de la Formación Carmen Silva en Codignotto y Malumián (1981). Todos los materiales se encuentran depositados en las siguientes instituciones: **MACN-Pi** y ex **CIRGEO-PI**, División Paleoinvertebrados, 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**, Colección Paleoinvertebrados, Museo de Historia Natural, Santiago, Chile; **PRI**, Paleontological Research Institution, Ithaca, New York, Estados Unidos de América; **BNHM**, The Natural History Museum of London, Londres, Reino Unido (CIRGEO-PI 2358, 2370, 2831, 2887 y 2888; CPBA 1594 y 6543, MACN-Pi 358, 362, 365, 2856, 3578, 3583, 3611, 5768, 5769, 5781 y 5782; SGO.Pi 469; PRI-66405; BNHM-L 27955-6).

Las vistas anteriores de cada ejemplar fueron capturadas mediante fotografías digitales (Figura 1D). Las valvas izquierdas fueron espejadas dado el carácter equivalvo del organismo y así el análisis se realizó sólo con las vistas

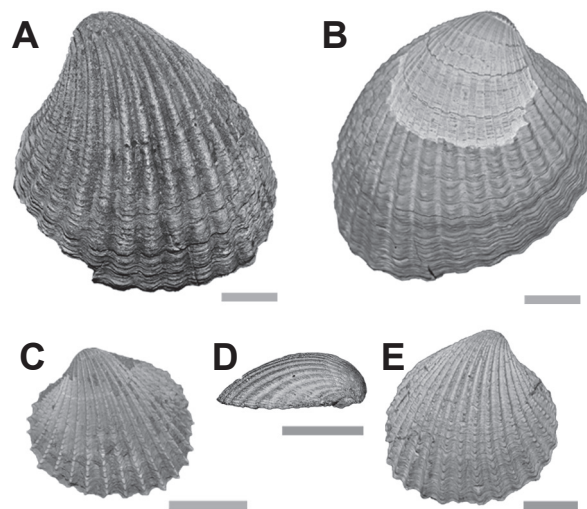


Figura 1. "*Venericardia*" *patagonica* (Sowerby, 1846) ejemplo de vista anterior y diferentes morfologías en vista lateral. **A-B**, morfotipo "A"; **C-E**, morfotipo "B". **A**, MACN-Pi 362, Las Cuevas, Formación Monte León. **B**, MACN-Pi 5768, Playa La Mina, Formación Monte León. **C**, MACN-Pi 365, Yegua Quemada, Formación Monte León. **D**, CPBA 6543, boca del río Santa Cruz, Formación Monte León, vista anterior. **E**, CPBA 15948, Punta Quilla, Formación Monte León. Escalas = 10 mm.

Figure 1. '*Venericardia*' *patagonica* (Sowerby, 1846) example in anterior view and different morphologies in lateral view. **A-B**, morphotype 'A'; **C-E**, morphotype 'B'. **A**, MACN-Pi 362, Las Cuevas, Monte León Formation. **B**, MACN-Pi 5768, Playa La Mina, Monte León Formation. **C**, MACN-Pi 365, Yegua Quemada, Monte León Formation. **D**, CPBA 6543, mouth of Santa Cruz River, Monte León Formation, anterior view. **E**, CPBA 15948, Punta Quilla, Monte León Formation. Scale bars = 10 mm.

derechas. Para la obtención de la forma se aplicó el Análisis de Elípticos de Fourier (AEF) (Kuhl & Giardina, 1982), mediante el programa Shape v1.3 (Iwata & Ukai, 2002), y como método de alineamiento se utilizó el del Primer Armónico. Siguiendo a Crampton (1995), se fijó el número de armónicos en siete, debido a que éstos representan el 99,99% del poder promedio de Fourier. A partir de los coeficientes se obtuvieron 25 variables de forma, las cuales fueron utilizadas para realizar un Análisis de Componentes Principales (ACP).

Los ejemplares fueron posteriormente agrupados de acuerdo a dos variables: procedencia estratigráfica y morfología en vista lateral, respondiendo a los dos extremos morfológicos ya conocidos para la especie (Ortmann, 1902; Ihering, 1907). Para la primera quedaron limitadas tres categorías, de acuerdo a las unidades litoestratigráficas de procedencia: “San Julián”, “Monte León” y “Carmen Silva” (Tabla 1). En cuanto a la segunda, se constituyeron dos categorías: Morfotipo “A” (conchillas con costillas radiales menos prominentes y formas más trigonales en vista lateral) y Morfotipo “B” (conchillas con costillas radiales bien marcadas y formas más subcuadradas en vista lateral) (Figuras 1A–E). Entre ambos morfotipos no existen diferencias charnelares. Estas clasificaciones se aplicaron *a posteriori* en el morfoespacio definido por los dos primeros componentes obtenidos en el ACP. Para visualizar y testear la separación entre grupos se realizó un Análisis Discriminante Lineal (ADL) sobre los coeficientes de Fourier. Finalmente, utilizando las fotografías se calculó el tamaño de cada ejemplar como el área del contorno en mm². Tanto este análisis como el ACP antes mencionado fueron realizados utilizando el paquete estadístico PAST v2.15 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

Las valvas analizadas provienen de tres unidades litoestratigráficas y de ocho localidades diferentes. La proporción de ambas morfologías (a partir de la vista lateral)

en la muestra es de 55,8% para el Morfotipo “A”, y 44,2% para el Morfotipo “B” (Tabla 1). Cuando se observa la distribución de los morfotipos discriminada por la procedencia geográfica y estratigráfica de los materiales, no se observa ninguna estructuración. En Monte Entrada y Sección 30, las dos localidades con mayor abundancia de “*Venericardia patagonica*” (25 y 38 ejemplares, respectivamente), ambos morfotipos son hallados en posición de vida y no muestran ninguna tendencia (Tabla 2).

De acuerdo a los resultados del ACP, los tres primeros componentes resultan significativos y explican el 84,02 % de la variación total. El primer componente (PC1) puede ser explicado como el grado de abultamiento (convexidad) de las valvas, y comprende el 58,86 % de la variación total. La convexidad se ve particularmente aumentada desde el punto medio de la altura hacia el umbón (Figura 2A). El segundo componente (PC2; 15,6 % de la variación total) cuantifica la asimetría de los contornos y la posición del ancho máximo de las valvas (Figura 2A). El tercer componente (PC3; 9,6 % de la variación total) explicaría el grado de angulosidad en el extremo ventral de las valvas, por debajo del ancho máximo (Figura 2B).

Al categorizar los ejemplares de acuerdo a su procedencia geográfica y estratigráfica, se puede observar en el ACP que hay un completo solapamiento en la ocupación del morfoespacio por parte de los grupos. Los ejemplares procedentes de Monte León (la categoría más abundante) ocupan prácticamente todo el morfoespacio (Figura 3A).

Cuando se agrupa los individuos de acuerdo a la morfología en vista lateral, se puede observar una buena correspondencia entre éstos y la variación a lo largo del PC1. Los ejemplares pertenecientes al Morfotipo “A” se ubican hacia el extremo positivo del eje, donde se representan las conchillas más abultadas, mientras que los ejemplares pertenecientes al Morfotipo “B” tienden a ubicarse hacia el extremo negativo, con las conchillas de forma menos abultada (Figura 3B). Aplicando esta clasificación como criterio en el ADL se observa una clara separación entre

Tabla 1. Distribución de los morfotipos de acuerdo a su procedencia litoestratigráfica.

Table 1. Distribution of the morphotypes according to their lithostratigraphic origin.

Morfotipo/Procedencia	Monte León	Carmen Silva	San Julián	Totales
A	26	26	1	53 (56%)
B	24	12	6	42 (44%)
	50	38	7	95

Tabla 2. Distribución de los morfotipos en las dos localidades de mayor abundancia.

Table 2. Distribution of the morphotypes in the two most abundant localities.

Morfotipo	Monte Entrada	Sección 30
A	12	26
B	13	12
	25	38

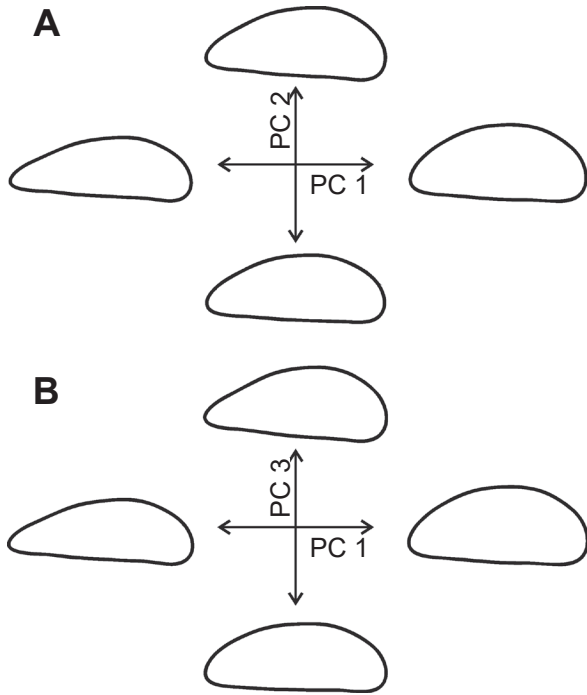


Figura 2. Representación gráfica de los extremos de variación para cada componente principal. **A**, PC1 vs. PC2. **B**, PC1 vs. PC3.

Figure 2. Graphic representation of the extremes of variation for each principal component. **A**, PC1 vs. PC2. **B**, PC1 vs. PC3.

los individuos (Figura 4). La matriz de confusión resultante indica un porcentaje de reclasificación correcta del 90,53%, con sólo cinco ejemplares del Morfotipo “A” y cuatro del “B” incorrectamente clasificados.

Por otro lado, ambos morfotipos presentan diferencias de tamaño. El Morfotipo “A” presenta tamaños entre 46,4 y 570 mm² (media= 242,62 mm²), y el Morfotipo “B” varía entre 21,1 y 403 mm² (media= 195,53 mm²). Esta diferencia de tamaño resulta significativa (prueba t, p-valor<0,05). La misma diferencia significativa se observa al separar por morfotipos los individuos de las dos localidades con mayor abundancia, Sección 30 y Monte León (en ambos casos prueba t, p-valor<0,05).

DISCUSIÓN

Los ejemplares de “*Venericardia*” *patagonica* pueden separarse en dos morfotipos claramente distinguibles a partir del grado de convexidad de las valvas. Estos morfotipos se corresponden con diferencias en la ornamentación radial y el contorno en vista lateral de las valvas. Estas diferencias no pueden atribuirse a una fuente geográfica/estratigráfica de variación, ya que se hayan representados en todas las unidades, y en la mayoría de los casos en proporciones similares. Esto también permite descartar las fuentes externas que podrían haber generado variación, como por ejemplo tipo de sustrato, temperatura del agua, clima, etc. De acuerdo a sus características charnelares, número de costillas radiales y presencia de área posterior, puede asegurarse que ambos

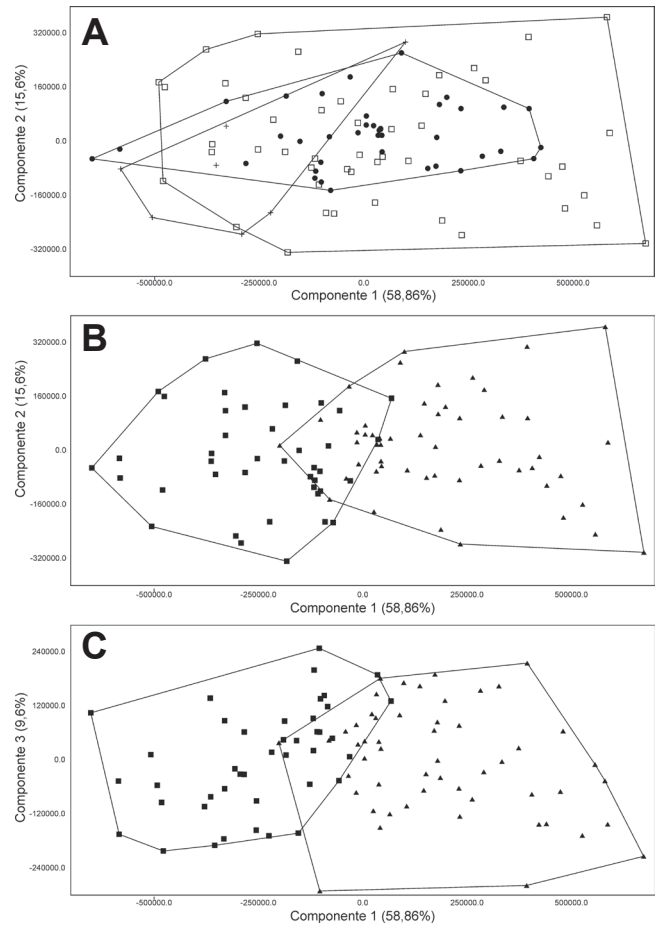


Figura 3. Análisis de Componentes Principales. **A**, distribución de acuerdo a la procedencia geográfica y estratigráfica; **B**, distribución de acuerdo a los morfotipos en vista lateral, PC1 vs. PC2; **C**, distribución de acuerdo a los morfotipos en vista lateral, PC1 vs. PC3. **Símbolos:** **Círculos negros**, Formación Carmen Silva; **Crucos**, Formación San Julián; **Cuadrados blancos**, Formación Monte León; **Triángulos negros**, Morfotipo “A”; **Cuadrados negros**, Morfotipo “B”.

Figure 3. Principal Components Analysis. **A**, distribution by geographic and stratigraphic provenance; **B**, distribution by morphotypes in lateral view, PC1 vs. PC2; **C**, distribution by morphotypes in lateral view, PC1 vs. PC3. **Symbols:** **Black circles**, Carmen Silva Formation; **Crosses**, San Julián Formation; **White squares**, Monte León Formation; **Black triangles**, Morphotype ‘A’; **Black squares**, Morphotype ‘B’.

morfotipos corresponden a una única especie. Del Río (1995) encontró diferencias charnelares entre los ejemplares que analizó, principalmente referidas al grosor de los dientes charnelares, las cuáles no fueron observadas en las charnelas de los ejemplares estudiados. Entre las fuentes de variación intraespecífica causadas por cuestiones intrínsecas de una especie destaca la ontogenia de los organismos (*e.g.* Savazzi, 1982; Seilacher, 1984; Crampton, 1998; Crampton & Maxwell, 2000), pero la utilización de ejemplares adultos permite descartar esta posibilidad. Debido al crecimiento continuo presente en bivalvos (Pannella & MacClintock, 1968), varias especies presentan diferencias en su ontogenia más tardía, dando lugar a formas denominadas gerontes. Estas formas poseen engrosamientos de las valvas, especialmente hacia el margen ventral, en lugar de un aumento en la

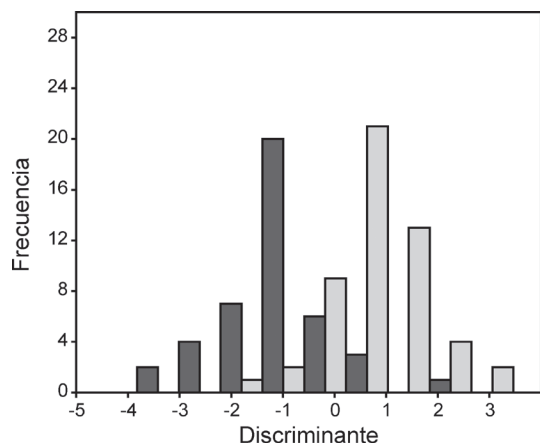


Figura 4. Resultados del Análisis Discriminante Lineal, mostrando la frecuencia de ambas morfologías de acuerdo a los valores del discriminante. **Gris oscuro**, morfotipo “A”, **Gris claro**, morfotipo “B”.

Figure 4. Results of Lineal Discriminant Analysis, showing frequency of both morphologies according discriminant scores. **Dark grey**, morphotype ‘A’, **Light grey**, morphotype ‘B’.

convexidad hacia el umbón como ocurre en “*V.*” *patagonica* (Alvarez & Pérez, 2016), por lo que esta posible fuente de variación también puede ser descartada.

Heaslip (1968; 1969) describió las mismas diferencias morfológicas observadas en “*Venericardia*” *patagonica* en algunos cardítidos alticostados de América del Norte (especies de los géneros *Rotundicardia* Heaslip, 1968 y *Claibornicardia* Stenzel & Krause, 1957) y las atribuyó a la posible presencia de dimorfismo sexual. Las hembras poseerían conchillas más infladas y costillas radiales con nódulos más simples y menos marcados, mientras que los machos tendrían conchillas menos infladas y costillas radiales recorridas por nódulos más marcados (Figuras 5A–D). Heaslip (1968) llega a esta conclusión a partir de la comparación de la convexidad en las valvas de estas especies con la que él observa en *Cyclocardia borealis* (Conrad, 1831), taxón actual para el cual Dall (1903, p. 1407) describió hábitos incubadores. Jones (1963) indicó la presencia de incubación en otras especies de *Cyclocardia*, mientras que Yonge (1969) y Schneider (1993) mencionaron su ocurrencia en *Glans carpenteri* y *Cardita aviculina*, respectivamente. La especie sudamericana presenta costillas radiales tripartitas, con costillas paracostales poco marcadas y charnelas con bajo desarrollo vertical, características típicas de los cardítidos alticostados, por lo que se encuentra filogenéticamente emparentada con las especies estudiadas por Heaslip (1968).

Las diferencias en cuanto a convexidad podrían ser consecuencia de la presencia de hábitos marsupiales en las hembras, como propuso Heaslip (1968) para los taxones por él analizados. Según Heaslip (1968), la incubación de los huevos y las larvas en la zona umbonal podría correlacionarse con el alto grado de convexidad de las conchillas atribuidas a hembras.

La variación en cuanto a la ornamentación externa es más difícil de explicar. Podría tratarse de un carácter fenotípico ligado genéticamente a la diferenciación sexual, como

propone Kelley (1980) acerca de la presencia de crenulaciones ventrales en *Astarte*, o bien de una consecuencia del hábito incubador. La ornamentación más pronunciada en las posibles hembras, al ser más pesadas (por su abultamiento), se volvería obsoleta, ya que este carácter suele estar relacionado al refuerzo estructural de las conchillas y su participación en el anclaje de las mismas en el sedimento en organismos infaunales (Stanley, 1975). Otra posible causa podría surgir a partir de la energía utilizada por las posibles hembras en la construcción de las conchillas, la cual podría orientarse a la incubación y a generar el abultamiento en lugar de desarrollar la ornamentación (Heaslip, 1969).

En varias especies de bivalvos, las diferencias de género se manifiestan con diferencias de tamaño entre los individuos. El caso extremo es el de algunas ostras, como *Ostrea puelchana* d’Orbigny, 1842 y *Ostrea alvarezzi* d’Orbigny, 1842, donde los machos no suelen sobrepasar los 55 mm de largo, y las hembras pueden fácilmente duplicar o triplicar esas dimensiones (Morriconi & Calvo, 1978; Iribarne *et al.*, 1990). También se han registrado diferencias de tamaño en las especies fósiles *Astarte marylandica* Clark, 1895 (Kauffman & Buddenhagen, 1969), *A. cuneiformis* Conrad, 1840 y *A. thisphila* Glenn, 1904 (Kelley, 1980) y en otras especies actuales del mismo género (Soot-Ryen, 1927). Estos taxones también presentan incubación interna y el mayor tamaño de las hembras podría ser una consecuencia de este comportamiento (Kauffman & Buddenhagen, 1969). Harvey (1995) encontró diferencias significativas entre machos y hembras del cardítido *Carditamera floridana* (con hembras considerablemente más grandes), una especie sin incubación interna pero que mantiene los huevos y las larvas unidos al adulto por un largo período de tiempo. La autora presume que las diferencias de tamaño podrían relacionarse a la presencia de ovoviviparidad previa en la historia del linaje.

Otra discrepancia morfológica notificada en bivalvos para demarcar dimorfismo sexual es la presencia o ausencia de crenulaciones ventrales internas. En algunas especies del género *Astarte* la presencia de éstas permite distinguir a las hembras adultas de los individuos juveniles o masculinos (Kauffman & Buddenhagen, 1969; Kelley, 1980). Del Río (1995) mencionó que las posibles hembras de “*Venericardia*” *patagonica* poseerían crenulaciones ventrales más pronunciadas, pero esta diferencia no se observó en los ejemplares estudiados.

Debido a la identificación de este dimorfismo, las características de “*Venericardia*” *patagonica* quedan mejor definidas y la propuesta de sinonimia realizada por varios autores (Ihering, 1907; Malumián *et al.*, 1978; del Río, 2004; Griffin & Nielsen, 2008) cobra validez. Philippi (1887) y luego Ortmann (1902) describieron a la especie *Cardita inaequalis* utilizando caracteres atribuibles a los posibles machos (Figura 5E), mientras que Sowerby (1846) se basó en un ejemplar con las características de las posibles hembras (Figura 5F). Estas características morfológicas deben ser tenidas en cuenta a la hora de una correcta identificación de los ejemplares de esta especie en futuros análisis donde se la incluya (p. ej., en estudios bioestratigráficos o paleobiogeográficos).

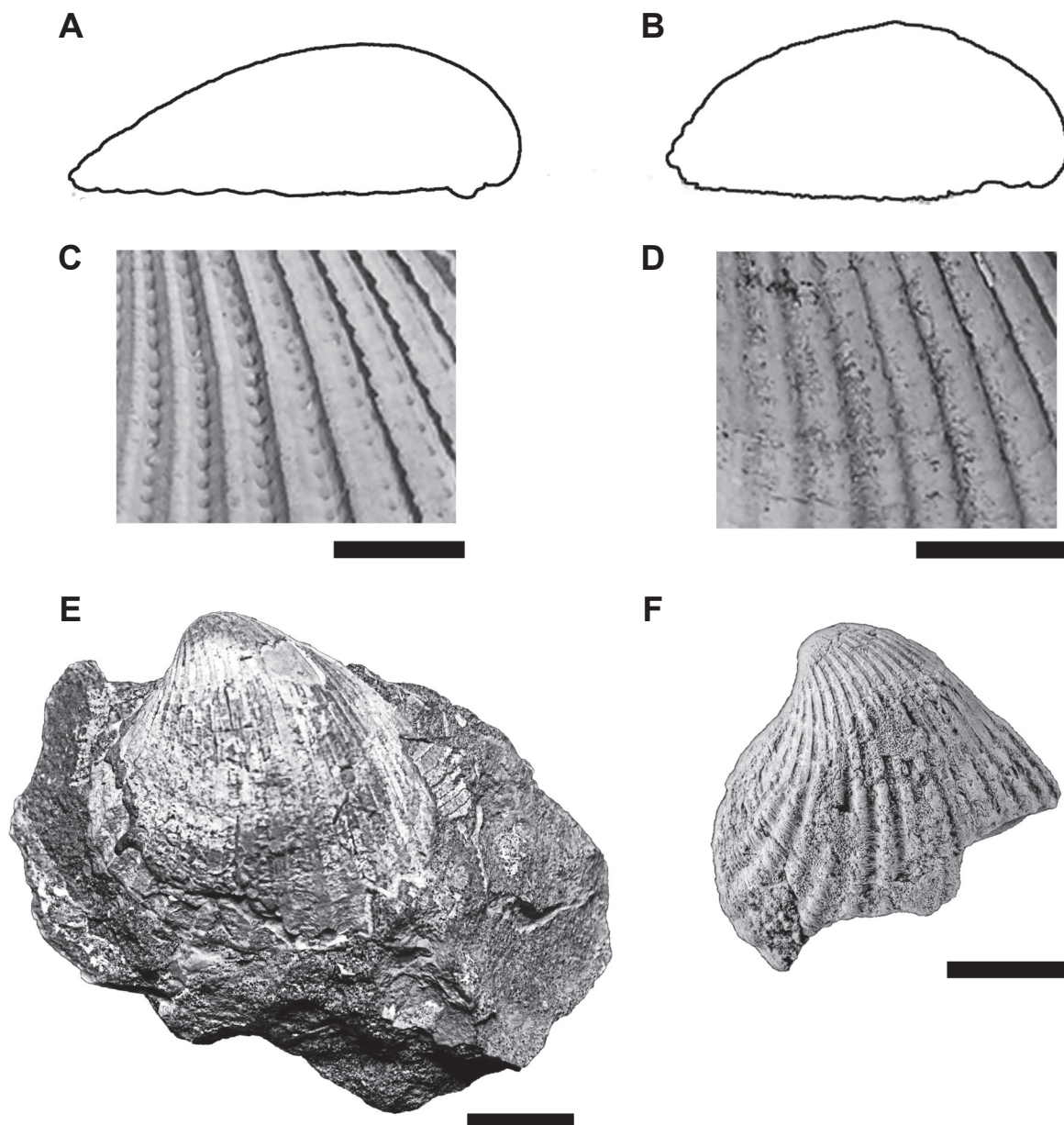


Figura 5. “*Venericardia patagonica*” (Sowerby, 1846) diferencias entre ambos morfotipos. **A,C,E**, morfotipo macho. **B,D,F**, morfotipo hembra. **A**, CIRGEO-Pi 2831, vista lateral del contorno, Sección 30, Formación Carmen Silva; **B**, MACN-Pi 3538, vista lateral del contorno, Puerto Santa Cruz, Formación Monte León; **C**, PRI-66405, detalle de la ornamentación externa, Boca del río Santa Cruz, Formación Monte León; **D**, CIRGEO-Pi 2888, detalle de la ornamentación externa, Sección 30, Formación Carmen Silva; **E**, SGO.Pi 469, Holotipo “*Cardita inaequalis*”, “Santa Cruz”, Formación Monte León; **F**, BNHM-L 27955-6, holotipo “*Cardita patagonica*”, “Santa Cruz”, Formación Monte León. Escalas = 10 mm.

Figure 5. ‘*Venericardia patagonica*’ (Sowerby, 1846) differences between both morphotypes. **A,C,E**, male morphotype. **B,D,F**, female morphotype. **A**, CIRGEO-Pi 2831, outline lateral view, Sección 30, Carmen Silva Formation; **B**, MACN-Pi 3538, outline lateral view, Puerto Santa Cruz, Monte León Formation; **C**, PRI-66405, external sculpture detail, mouth of Santa Cruz River, Monte León Formation; **D**, CIRGEO-Pi 2888, external sculpture detail, Sección 30, Carmen Silva Formation; **E**, SGO.Pi 469, Holotype of ‘*Cardita inaequalis*’, ‘Santa Cruz’, Monte León Formation; **F**, BNHM-L 27955-6, Holotype of ‘*Cardita patagonica*’, ‘Santa Cruz’, Monte León Formation. Scale bars = 10 mm.

CONCLUSIONES

En este trabajo se corroboran por medio de herramientas morfogeométricas los resultados preliminares obtenidos por del Río (1995). Se concluye entonces que “*Venericardia patagonica*” es una especie dimórfica cuyos morfotipos podrían corresponderse a machos y hembras de una misma

especie. Como sucede con otros cardítidos fósiles del Hemisferio Norte, el posible dimorfismo sexual se encontrará expresado principalmente en la convexidad de las valvas debido a la presencia inferida de hábitos marsupiales. Otras diferencias morfológicas entre posibles machos y hembras las constituyen la mayor demarcación de la ornamentación externa en los machos y el mayor tamaño de las conchillas

en las hembras. Si bien el uso de la metodología de AEF para el estudio de la variación de la forma en bivalvos se encuentra en cierta medida difundido, su aplicación en este tipo de variación posiblemente asociada a dimorfismo sexual resulta novedosa. De esta forma queda planteada una nueva metodología para su estudio en otros bivalvos que presentan hábitos incubadores y podrían poseer dimorfismo sexual.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los técnicos y curadores quienes permitieron el acceso a las colecciones: M. Longobucco (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina) y M. Tanuz (Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Buenos Aires, Argentina). También deseamos agradecer a M. Griffin (Museo de La Plata, La Plata, Argentina) por facilitarnos fotografías del ejemplar BNHM-L 27955-6, a los revisores F. Cabrera y F. Márquez y al editor S. Martínez por sus valiosos comentarios.

REFERENCIAS

- Adams, H. & Adams, A. 1857. *The Genera of recent mollusks arranged according to their organization*. London, Reeve and Benham, 661 p.
- Adams, D.C.; Rohlf, F.J. & Slice, D.E. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’. *Italian Journal of Zoology*, **71**:5–16. doi:10.1080/11250000409356545
- Alvarez, M.J. & Pérez, D.E. 2016. Gerontic intraspecific variation in the Antarctic bivalve *Retrotapes antarcticus*. *Ameghiniana*, **53**:485–494. doi:10.5710/AMGH.05.12.2015.2947
- Alvear, W.; Silva Costa, A.; Colusso, A. & Dal Bo, C. 1991. Sexual dimorphism in *Castalia undosa undosa* Martens, 1827 (Bivalvia: Hyriidae). *The Veliger*, **34**:229–231.
- Clark, W.B. 1895. *Contributions to the Eocene fauna of the Middle Atlantic Slope*. Baltimore, John Hopkins University, p. 3–6 (Circular 15).
- Coan, E.V. 1977. Preliminary review of the Northwest American Carditidae. *The Veliger*, **19**:375–386.
- Codignotto, J.O. & Malumíán, N. 1981. Geología de la región al norte del paralelo 54°S de la Isla Grande de Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **36**:44–88.
- Coe, W.R. 1943. Sexual differentiation in mollusks. I. Pelecypods. *The Quarterly Review of Biology*, **18**:154–164. doi:10.1086/394673
- Conrad, T.A. 1831. Descriptions of fifteen new species of Recent and three of fossil, chiefly from the Coast of the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **6**:256–268.
- Conrad, T.A. 1838. *Fossils of the Tertiary Formations of the United States*. Philadelphia, J. Dobson, 80 p.
- Conrad, T.A. 1840. New fossil shells from N. Carolina. *The American Journal of Science and Arts*, **39**:387–388.
- Conrad, T.A. 1867. Description of a new genus of Astartidae. *American Journal of Conchology*, **3**:191.
- Crampton, J.S. 1995. Elliptic Fourier analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia*, **28**:179–186. doi:10.1111/j.1502-3931.1995.tb01611.x
- Crampton, J.S. 1998. Ontogenetic variation and inoceramid morphology: a note on early Coniacian *Cremnoceramus bicorrugatus* (Cretaceous Bivalvia). *Acta Geologica Polonica*, **48**:367–376.
- Crampton, J.S. & Maxwell, P.A. 2000. Size: all it’s shaped up to be? Evolution of shape through the lifespan of the Cenozoic bivalve *Spissatella* (Crassatellidae). In: E.M. Harper; J.D. Taylor & J.A. Crame (eds.) *Evolutionary biology of the Bivalvia*, London, Geological Society of London, p. 399–423 (Special Publication 177). doi:10.1144/GSL.SP.2000.177.01.27
- d’Orbigny, A. 1842. Voyage dans l’Amérique meridionale exécuté pendant les années 1826–1833. *Paleontologie et Géologie*, **3**:1–152.
- Dall, W.H. 1881. American work in the department of recent Mollusca during the year 1880. *The American Naturalist*, **15**:704–718. doi:10.1086/272902
- Dall, W.H. 1903. Contributions to the Tertiary fauna of Florida with special reference to the Silex Beds of the Caloosahatchie River. Part IV. *Transactions of the Wagner Free Institute of Science of Philadelphia*, **3**:1219–1654.
- del Río, C.J. 1995. Sexual dimorphism in the Tertiary carditid *Venericardia inaequalis* (Philippi, 1887) (Argentina). *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, **225**:103–112.
- del Río, C.J. 2004. Tertiary marine molluscan assemblages of Eastern Patagonia (Argentina): a biostratigraphic analysis. *Journal of Paleontology*, **78**:1097–1122. doi:10.1017/S0022336000043912
- del Río, C.J. & Camacho, H.H. 1998. Tertiary Nuculoids and Arcoids of Eastern Patagonia (Argentina). *Palaeontographica Abteilung A*, **250**:47–88.
- Fabricius, O. 1780. Fauna Groenlandica: systematicae sistens animalia Groenlandiae occidentalis hactenus indagata, quod nomen specificum. *Hafniae et Lipsiae*, **16**:1–480.
- Glenn, L. 1904. Pelecypoda. In: *Miocene*. Baltimore, Maryland Geological Survey, p. 274–401.
- Gmelin, J.F. 1791. *Caroli a Linné, Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio Decima Tertia, Aucta, Reformata. Tomo 1, Parte 6, p. 3021–3910.
- Gould, A.A. 1853. Descriptions of shells from the Gulf of California and the Pacific coasts of Mexico and California. *Journal of the Boston Society of Natural History*, **6**:374–407.
- Griffin, M. & Nielsen, S. 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. doi:10.1017/S1477201907002374
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST. Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**. Disponible en http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm; acceso 08/08/2017.
- Hansen, B. 1953. Brood protection and sex ratio of *Transennella tantilla* (Gould), a Pacific bivalve. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*, **115**:313–324.
- Harvey, M. 1995. *Reproduction in Carditamera floridana* (Conrad) (Bivalvia: Carditidae). Department of Biological Science, Florida State University, Ph.D. Thesis, 89 p.
- Heaslip, W.G. 1964. *Sexual dimorphism in alticostate venericards*. Tulsa, Geological Society of America, 78 p. (Special Paper 76).
- Heaslip, W.G. 1968. Cenozoic evolution of the alticostate venericards in Gulf and East Coastal North America. *Palaeontographica Americana*, **6**:55–135.
- Heaslip, W.G. 1969. Sexual dimorphism in bivalves. In: G.E.G. Westermann (ed.) *Sexual dimorphism in fossil Metazoa and taxonomic implications*, Prague, International Union of Geological Sciences, p. 61–75 (Series A 1).

- Ihering, H. von. 1907. Les Mollusques fossiles du Tertiaire et du Cretacé Supérieur de l' Argentine. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, **14**:1–611.
- Iribarne, O.; Pascual, M. & Zampatti, E. 1990. An uncommon oyster breeding system in a Late Tertiary Patagonian species. *Lethaia*, **23**:153–156. doi:10.1111/j.1502-3931.1990.tb01356.x
- Iwata, H. & Ukai, Y. 2002. SHAPE: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptical Fourier descriptors. *Journal of Heredity*, **93**:384–385.
- Jones, G.F. 1963. Brood protection in three Southern California species of the pelecypod *Cardita*. *The Wasman Journal of Biology*, **21**:141–148.
- Kauffman, E. & Buddenhagen, C.H. 1969. Protandric sexual dimorphism in Paleocene *Astarte* (Bivalvia) of Maryland. In: G.E.G. Westermann (ed.) *Sexual dimorphism in fossil Metazoa and taxonomic implications*, Prague, International Union of Geological Sciences, p. 76–93 (Series A 1).
- Kelley, P.H. 1980. Sexual dimorphism in Miocene Coastal Plain *Astarte* populations. *Journal of the Mississippi Academy of Sciences*, **25**:4–13.
- Kotake, N. & Kawamura, M. 1957. Experimental studies on the propagation of the pearl oyster, *Pinctada martensii* – IV. Sexual difference in the external shape of the shell. *Japan Society of Science and Fisheries Bulletin*, **23**:287–289.
- Kuhl, F.P. & Giardina, C.R. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing*, **18**:236–258. doi:10.1016/0146-664X(82)90034-X
- Lamarck, J.P.B.A. 1819. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Paris, Verdière, 232 p.
- Lamy, E. 1921. Révision des Carditacea vivants du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. *Journal of Conchylology*, **66**:218–276.
- Malumián, N.; Camacho, H.H. & Gorroño, R. 1978. Moluscos del Terciario inferior (“Magallaniense”) de la Isla Grande de Tierra del Fuego, República Argentina. *Ameghiniana*, **15**:265–284.
- Martens, E.C. 1885. Uebersicht der von Herrn Dr. Alfred Stübel im nördlichen Theil von Süd-Amerika gesammelten Binnen-Conchyliden. *Conchologische Mittheilungen*, **2**:155–179.
- Morriconi, E. & Calvo, J. 1978. Ciclos reproductivos y alternancia de sexos en *Ostrea puelchana*. *Physis*, **38**:1–17.
- Olfield, I.S. 1955. Observation on the anatomy and mode of life of *Lasaea rubra* (Montagu) and *Turtonia minuta* (Fabricius). *Proceedings of the Malacological Society of London*, **31**:226–249.
- Ortmann, A.E. 1902. Tertiary Invertebrates. In: W.B. Scott (ed.) *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia 1896–1899*, J. Pierpoint Morgan Publishing Foundation, p. 32–45.
- Pannella, G. & MacIntock, C. 1968. Biological and environmental rhythms reflected in molluscan shell growth. *Journal of Paleontology*, **42**:64–80.
- Parras, A. & 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. 1887. *Fósiles terciarios y cuaternarios de Chile*. Leipzig, Brockhaus, 256 p.
- Röding, P.F. 1798. *Museum Boltenianum sive catalogus cimeliorum e tribus regnis naturae quae olim collegerat. Joa. Fried. Bolten M.D. p.d. Pars Secunda Continens conchyliis sive testacea univalvia, bivalvia et multivalvia*. Hamburg, Typis Johan, 199 p.
- Savazzi, E. 1982. Adaptations to tube dwelling in the Bivalvia. *Lethaia*, **15**:275–297. doi:10.1111/j.1502-3931.1982.tb00650.x
- Schneider, J. 1993. Brooding of larvae in *Cardita aviculina* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Carditidae). *The Veliger*, **36**:94–95.
- Seilacher, A. 1984. Constructional morphology of bivalves: evolutionary pathways in primary versus secondary soft-bottom dwellers. *Palaeontology*, **27**:207–237.
- Soot-Ryen, T. 1927. Studies of the shell proportions of some Norwegian Mytilidae. *Nyt Magazin för Naturvidenskabene*, **65**:321–338.
- Sowerby, G.B. 1846. Description of the Tertiary fossils shells from South America. In: C. Darwin (ed.) *Geological Observations on the volcanic Islands and parts of South America visited during the voyage of H.M.S. “Beagle”*, Old Bailey, p. 249–264.
- Sowerby, J. 1816. *The Mineral Conchology of Great Britain*. London, B. Meredith, 251 p.
- Stanley, S. 1975. Adaptive themes in the evolution of the Bivalvia (Mollusca). *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **3**:165–212. doi:10.1146/annurev.ea.03.050175.002045
- Stenzel, H.B. & Krause, E.K. 1957. Subgenus *Claibornicardia*. In: H.B. Stenzel; E.K. Krause & T.S. Twining (eds.) *Pelecypoda from the type locality of the Stone City beds (Middle Eocene) of Texas*, Austin, Bureau of Economic Geology, The University of Texas, p. 1–237 (Publication 5704).
- Yonge, C.M. 1969. Functional morphology and evolution within the Carditacea (Bivalvia). *Journal of Molluscan Studies*, **38**:493–527. doi:10.1093/oxfordjournals.mollus.a065067

Received in December, 2016; accepted in May, 2017.