



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

**Vinculaciones faunísticas de Patagonia y la
Antártida: ¿mito o realidad?**

Tesis presentada para optar al Título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área
de Ciencias Biológicas

Lic. Matías Ricardo Urcola

Director de tesis: Dr. Diego G. Zelaya

Consejera de Estudios: Dra. Griselda Genovese

Lugar de trabajo: Laboratorio de Malacología, DBBE, FCEN, UBA

Buenos Aires, 2021

Fecha de defensa: 15/02/2022

En memoria de Ricardo “Caito” Urcola, como te extraño abuelito mío.

ÍNDICE

| | |
|--|----|
| RESUMEN | 6 |
| ABSTRACT | 8 |
| AGRADECIMIENTOS | 10 |
| INTRODUCCIÓN GENERAL | 12 |
| Patagonia y Antártida a través del tiempo | 13 |
| La Corriente Circumpolar Antártica | 15 |
| ¿Qué se conoce actualmente sobre las vinculaciones de las faunas de invertebrados marinos bentónicos de Patagonia y Antártida? | 18 |
| ¿Qué factores permiten explicar las similitudes/diferencias faunísticas entre Patagonia y Antártida? | 20 |
| Los bivalvos como herramienta para estudiar las afinidades faunísticas | 21 |
| El conocimiento actual de los bivalvos de Patagonia y Antártida | 21 |
| OBJETIVOS E HIPÓTESIS | 23 |
| Objetivo general | 24 |
| Objetivos específicos | 24 |
| Hipótesis de trabajo | 24 |
| MATERIALES Y MÉTODOS | 26 |
| Área de estudio | 27 |
| Material estudiado | 27 |
| Estudio de material depositado en colecciones | 33 |
| Otra fuente de información | 34 |
| Estudios morfológicos | 34 |
| Análisis estadísticos | 36 |

| | |
|--|-----|
| Distribución de las especies | 37 |
| Estudios moleculares | 37 |
| RESULTADOS | 43 |
| El género <i>Philobrya</i> J.G. Cooper, 1867 en aguas patagónicas y antárticas (Bivalvia: Philobryidae) | 44 |
| Introducción | 44 |
| Sistemática | 46 |
| <i>Philobrya setosa</i> | 46 |
| Especies de <i>Philobrya</i> halladas en el área de estudio | 49 |
| <i>Philobrya quadrata</i> | 49 |
| <i>Philobrya magellanica</i> | 54 |
| <i>Philobrya sublaevis</i> | 58 |
| <i>Philobrya multistriata</i> | 65 |
| <i>Philobrya atlantica</i> | 68 |
| <i>Philobrya wandelensis</i> | 70 |
| <i>Philobrya brattstromi</i> | 74 |
| <i>Philobrya sanjuani</i> | 78 |
| <i>Philobrya alata</i> | 81 |
| <i>Philobrya barbata</i> | 84 |
| <i>Philobrya blakeana</i> | 87 |
| <i>Philobrya olstadi</i> | 92 |
| <i>Philobrya capillata</i> | 96 |
| <i>Philobrya</i> n. sp. | 99 |
| Discusión | 102 |

| | |
|--|-----|
| Otros géneros utilizados previamente para referir a las especies de <i>Philobrya</i> de aguas patagónicas y antárticas | 102 |
| Variaciones en la forma de la conchilla | 103 |
| Otros caracteres de importancia taxonómica | 104 |
| Conclusión | 108 |
| <i>Limopsis marionensis</i> (Bivalvia: Limopsidae): ¿un caso de especiación incipiente en el Océano Austral? | 109 |
| Introducción | 109 |
| Resultados | 110 |
| Descripciones de los grupos | 117 |
| Relaciones morfométricas de la conchilla | 126 |
| Distribución geográfica y batimétrica | 127 |
| Resultados moleculares | 130 |
| Discusión | 131 |
| DISCUSIÓN GENERAL | 135 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 141 |
| APÉNDICES | 165 |
| Apéndice A. Caracteres morfológicos de las especies de <i>Philobrya</i> estudiadas | 166 |
| Apéndice B. Caracteres morfológicos de las subespecies de <i>L. marionensis</i> estudiadas | 168 |

RESUMEN

Patagonia y Antártida estuvieron unidas en el pasado (durante el Mesozoico y gran parte del Cenozoico), y actualmente se encuentran distanciadas geográficamente, separadas por grandes profundidades e incididas por masas de agua con distintas características físicas y químicas. Cuando estas dos áreas estuvieron unidas/próximas entre sí, presentaron una gran similitud de su fauna de invertebrados marinos. Sin embargo, los análisis de las vinculaciones de las faunas actuales resultan menos claros: algunos trabajos sugieren la persistencia de una gran similitud faunística; otros trabajos, en cambio, sugieren que la similitud actual entre estas dos áreas es extremadamente baja. Estas diferencias se evidencian no sólo cuando se consideran distintos *phyla*, sino incluso dentro de un mismo *phylum*, tal como ocurre en el caso de los moluscos. Frecuentemente, estos resultados “contradictorios” aparecen asociados a un conocimiento “diferencial” de los taxones considerados.

La presente Tesis de Doctorado tiene por objetivo refinar el conocimiento sobre las vinculaciones faunísticas actuales entre las aguas patagónicas y antárticas, a partir del estudio de dos grupos particulares de bivalvos: 1) las especies del género *Philobrya*; y 2) la especie *Limopsis marionensis*.

Para abordar este objetivo se estudiaron más de 2.000 ejemplares, incluyendo materiales personalmente recolectados en numerosas localidades patagónicas y antárticas, y material adicional, depositado en 17 colecciones institucionales, incluyendo el material tipo de todas las especies nominales descritas y mencionadas para el área de estudio. Se analizaron caracteres morfológicos de la prodisoconcha y la disoconcha (incluyendo la conformación de la placa charnelar y el periostraco), caracteres morfométricos y datos moleculares (marcadores 28S, ITS y COI). Mediante fotografías con microscopio electrónico de barrido (MEB) se estudiaron y documentaron la ornamentación de las prodisoconchas y la conformación de las charnelas.

Este estudio permitió confirmar la presencia del género *Philobrya* en aguas patagónicas y antárticas. Dentro de este género se reconocieron 14 especies válidas, tres de las cuales resultaron ser taxones nuevos para la ciencia, que fueron descritos en el marco de la presente Tesis de Doctorado. Entre estas especies, se destaca el hallazgo de *P. barbata*, una especie que previamente era sólo conocida de Islas Kerguelen y Macquarie. Otras dos especies de *Philobrya* mencionadas para el área de estudio fueron consideradas sinónimos: *P. unguata* de *P. quadrata*, y *P. crispa* de *P. blakeana*. Por su parte, *P. antarctica* fue considerada un *nomen*

dubium. En la bibliografía consultada, se detectaron siete errores de identificación de especies. El estudio de series ontogenéticas de ejemplares permitió describir por primera vez la variabilidad ontogenética de los dientes de la charnela de la especie tipo del género: *Philobrya setosa*. En esta especie los dientes se encuentran bien desarrollados en los ejemplares más pequeños y, conforme los ejemplares incrementan su tamaño, estos dientes se empiezan a desintegrar, dando lugar – en los ejemplares más grandes – a charnelas completamente adontas. La comparación del material tipo de *P. setosa* y de *Hochstetteria aviculoides* (especie tipo de *Hochstetteria*) permitió confirmar que ambos géneros son diferentes.

El estudio de *L. marionensis* permitió reconocer cinco grupos morfológicos, que fueron considerados diferentes subespecies: *L. marionensis marionensis*, *L. marionensis straminea*, *L. marionensis jousseaumi*, *L. marionensis laeviuscula* y una subespecie nueva para la ciencia. Cada una de estas subespecies estuvo asociada a un área particular del Océano Austral, sin embargo los individuos provenientes de distintas áreas presentaron escasa/nula diferenciación molecular.

La información actualmente disponible revela que ninguna de las especies de *Philobrya* y ninguna de las subespecies de *L. marionensis* consideradas como válidas en este estudio presenta registros documentados que revelen ser taxones compartidos entre Patagonia y Antártida. Estos resultados proveen nuevas evidencias sobre la existencia de una marcada diferenciación en las faunas actuales de estas dos áreas.

PALABRAS CLAVE

Mollusca, Bivalvia, *Philobrya*, *Limopsis*, Océano Austral, biogeografía.

ABSTRACT

Affinities between Patagonia and Antarctica: myth or reality?

Patagonia and Antarctica were united in the past (during the Mesozoic and much of the Cenozoic), and are currently geographically distant, separated by great depths and influenced by waters with different physical and chemical properties. When these two areas were united/close to each other, they presented a high similarity of their marine invertebrate fauna. However, analyzes on the similarities of the current fauna are less clear: some studies suggest the persistence of high faunal similarities; other works, however, suggest that the current similarity between these two areas is extremely low. These differences are evident not only when different *phyla* are considered, but even within the same *phylum*, as in the case of mollusks. Frequently, these “contradictory” results arise in a “differential” knowledge of the taxa considered.

The present Doctoral Thesis aims to refine the knowledge about the current faunal links between Patagonian and Antarctic waters, based on the study of two particular groups of bivalves: 1) the species of the genus *Philobrya*; and 2) *Limopsis marionensis*.

More than 2,000 specimens were studied, including unpublished, personally collected specimens coming from numerous Patagonian and Antarctic localities, and additional material, housed in 17 institutional collections, including the type material of all nominal species described and mentioned for the study area. Morphological characters of the prodissoconch and dissoconch (including the conformation of the hinge plate and the periostracum), morphometric characters and molecular data (28S, ITS and COI markers) were analyzed. By means of photographs with a scanning electron microscope (SEM), the ornamentation of the prodissoconchs and the conformation of the hinges were studied and documented.

This study confirmed the presence of the genus *Philobrya* in Patagonian and Antarctic waters. Within this genus, 14 valid species were recognized, three of which turned out to be new taxa for science, which were described in the framework of this Doctoral Thesis. Among these species, the finding of *P. barbata* stands out, a species that was previously only known from the Kerguelen and Macquarie Islands. Two other *Philobrya* species mentioned for the study area were considered synonymous: *P. unguolata* from *P. quadrata*, and *P. crispa* from *P. blakeana*. For its part, *P. antarctica* was considered a *nomen dubium*. In the bibliography

consulted, seven species identification errors were detected. The study of ontogenetic series of specimens made it possible to describe for the first time the ontogenetic variability of the teeth of the hinge of the type species of the genus: *Philobrya setosa*. In this species the teeth are well developed in the smallest specimens and, as the specimens increase in size, these teeth begin to disintegrate, giving rise – in the largest specimens – to completely adont hinges. Comparison of the type material of *P. setosa* and *Hochstetteria aviculoides* (type species of *Hochstetteria*) confirmed that both genera are different.

The study of *L. marionensis* allowed to recognize five morphological groups, which were considered different subspecies: *L. marionensis marionensis*, *L. marionensis straminea*, *L. marionensis jousseaumi*, *L. marionensis laeviuscula* and a subspecies new to the science. Each of these subspecies was associated with a particular area of the Southern Ocean, however specimens from different areas presented scarce/no molecular differentiation.

The information currently available reveals that none of the *Philobrya* species and none of the *L. marionensis* subspecies considered as valid in this study show documented records that reveal to be shared between Patagonia and Antarctica. These results provide new evidence on the existence of a marked differentiation in the current fauna of these two areas.

KEYWORDS

Mollusca, Bivalvia, *Philobrya*, *Limopsis*, Southern Ocean, biogeography.

AGRADECIMIENTOS

A Diego Zelaya por haber puesto a mi disposición la mayor parte del material de estudio, el lugar de trabajo, y por sus valiosas sugerencias y correcciones que contribuyeron a mejorar la presente Tesis.

A Marina Güller por haberme enseñado y ayudado con todo lo referido a los estudios moleculares realizados en la presente Tesis.

A Griselda Genovese por ser mi Consejera de Estudios y haberme acompañado desde mis inicios académicos.

A Guido Pastorino y Juan López Gappa por haber formado parte de mi Comité de Seguimiento de Tesis.

A Patricia Torres por haberme ayudado con varias de las fotografías que ilustran esta Tesis y por estar siempre presente y disponible para ayudarme de muchas maneras posibles.

A Sebastián Sabatini por sus consejos, ayuda y apoyo.

A Mandy Reid y Alison Miller (AM), Yves Samyn (IRSNB), Alejandro Tablado (MACN), Gustavo Darrigran y Mónica Tassara (MLP), Rachel Petts (MMUM), Virginie Herós, Philippe Maestrati y Manuel Caballer Gutierrez (MNHN), Oscar Gálvez (MNHNCL), Ann-Helen Rønning y Karsten Sund (NHM.UIO), Andreia Salvador, Tom White y Kevin Webb (NHMUK), Rodrigo Salvador y Dionne Ward (NMNZ), Sankurie Pye (NMS), Anna Holmes (NMW), Anna Persson (NRM), Paul Valentich-Scott y Vanessa Delnavaz (SBMNH), Ellen Strong y Yolanda Villacampa (USNM), Thomas von Rintelen y Christine Zorn (ZMB) y Bernhard Hausdorf (ZMH) por haberme proporcionado información y/o fotografías de material que forman parte de esta Tesis.

A mis compañeros de la Facultad por los lindos momentos compartidos.

A mis amigos por llenarme de buena energía, imprescindible en los momentos difíciles.

A mi familia por apoyarme y alentarme en este y en todos mis proyectos. ¡Gracias por hacerme feliz!

La presente Tesis fue financiada por la Universidad de Buenos Aires, a través de una beca de Doctorado personalmente obtenida y un subsidio UBACyT (20020150100195BA) adjudicado

al Dr. Diego Zelaya. Otra fuente de financiación correspondió a un subsidio PICT (2016-2983) adjudicado también al Dr. Diego Zelaya.

Las muestras del Banco Burdwood fueron obtenidas a través de fondos de la Ley Nacional 26875.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Patagonia y Antártida a través del tiempo

Numerosas evidencias geológicas (Harley *et al.* 2013; Ramos y Naipauer 2014; Mundl *et al.* 2015), tectónicas (Fitzgerald 2002; Livermore *et al.* 2005) y paleoclimáticas (Windley 1978) han brindado indicios de que a comienzos del Mesozoico, aproximadamente 250 millones de años antes del presente (Ma), el extremo sur de América del Sur (“Patagonia”), y la Antártida se encontraban unidas, formando parte de un supercontinente: Gondwana (Fig. 1). Este hecho también ha encontrado sustento en el registro fósil, donde una gran cantidad de elementos florísticos y faunísticos, tanto terrestres como marinos, eran compartidos por estas dos áreas durante el Paleozoico y el Mesozoico (*e.g.*: Behrendt y Laudon 1964; Crame 1987; Gelfo *et al.* 2009; Nielsen y Salazar 2011; Leppe *et al.* 2012; Panti *et al.* 2012; Rozadilla *et al.* 2015; Mörs *et al.* 2020).

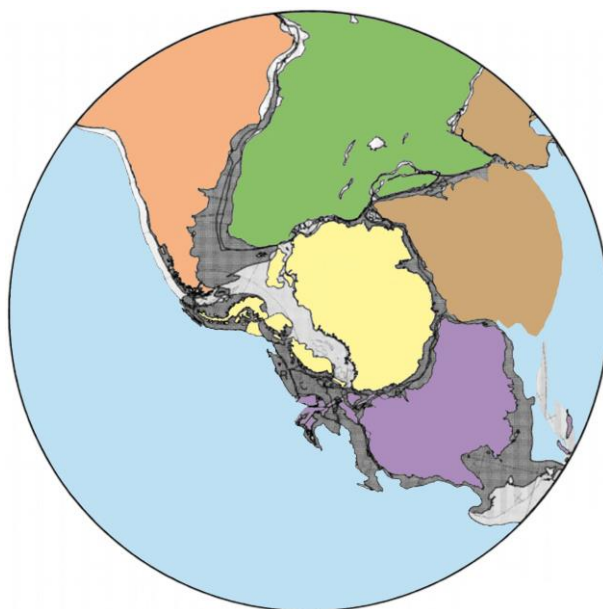


Figura 1. Reconstrucción paleogeográfica del supercontinente Gondwana durante el Jurásico temprano (200 Ma), vista desde el polo sur. El color de cada bloque continental representa su ubicación en los continentes actuales: naranja, América; amarillo, Antártida; verde, África; marrón, Asia y violeta, Oceanía. Las áreas grises representan áreas que en la actualidad forman parte de la corteza oceánica: gris oscuro, área comprendida hasta la actual isobata de 2.000 m y gris claro, área comprendida hasta la actual isobata de 4.000 m (modificado de Lawver *et al.* 1992).

A mediados del Mesozoico (aproximadamente 160 Ma), habría comenzado el proceso de fragmentación gradual del supercontinente Gondwana (Fitzgerald 2002) (Fig. 2). La primera instancia de esa fragmentación involucró la separación de dos grandes bloques continentales, uno formado por Madagascar, India, Antártida Oriental, Australia y Nueva Zelanda; y el otro por

América del Sur y África (Fig. 2A). Este hecho resultó fundamental para la formación del “corredor África-Antártida” (Senkans *et al.* 2019), que posteriormente originaría el Mar de Weddell y las cuencas de Mozambique y Somalí (Fig. 2B). Sin embargo, la separación de ambos bloques no resultó completa ya que mantuvieron una pequeña área de contacto entre Patagonia y la Península Antártica. Durante los 30 Ma subsiguientes la separación de estos dos bloques se habría paulatinamente incrementado, y esto habría resultado en la expansión del fondo marino en tres sitios: entre América del Sur y África, entre India y Antártida y en el margen occidental de Australia. El primero de estos hechos, habría determinado la separación de América del Sur y África, y la concomitante formación del Océano Atlántico Sur (hace aproximadamente 100 Ma; Pérez-Díaz y Eagles 2014) (Fig. 2C). Los otros dos eventos habrían conllevado a la fragmentación del segundo bloque en dos partes: una comprendiendo a Madagascar e India y la otra comprendiendo a la Antártida Oriental, Australia y Nueva Zelanda (Lawver *et al.* 1992). La separación de la Antártida Oriental y Australia habría comenzado hace aproximadamente 95 Ma (Veevers 1986). Finalmente, entre 50 y 20 Ma (Livermore *et al.* 2005) (Figs. 2E, F) ocurrió la separación de Patagonia y la Península Antártica, evento que estuvo asociado con la apertura del Pasaje de Drake.

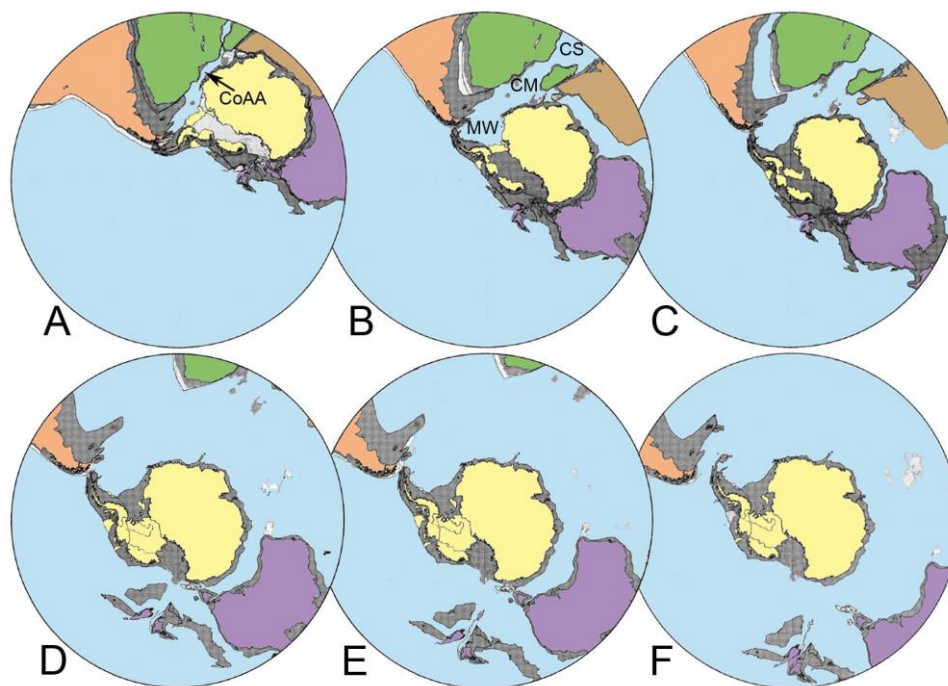


Figura 2. Reconstrucciones paleogeográficas del proceso de fragmentación del supercontinente Gondwana (modificado de Lawver *et al.* 1992). **A:** 160 Ma, **B:** 130 Ma, **C:** 100 Ma, **D:** 70 Ma, **E:** 50 Ma, **F:** 20 Ma. Abreviaturas: CM, Cuenca de Mozambique; CS, Cuenca Somalí; CoAA, corredor África-Antártida; MW, Mar de Weddell.

En la actualidad, Patagonia y Antártida se encuentran separadas por el Pasaje de Drake (Fig. 3), un pasaje de aproximadamente 800 km de ancho (Lamy *et al.* 2015) y profundidades que superan los 4.000 m (Bohoyo *et al.* 2019), que conecta los Océanos Pacífico y Atlántico. Al sur de estos océanos, y rodeando a la Antártida, se ubica el Océano Austral.

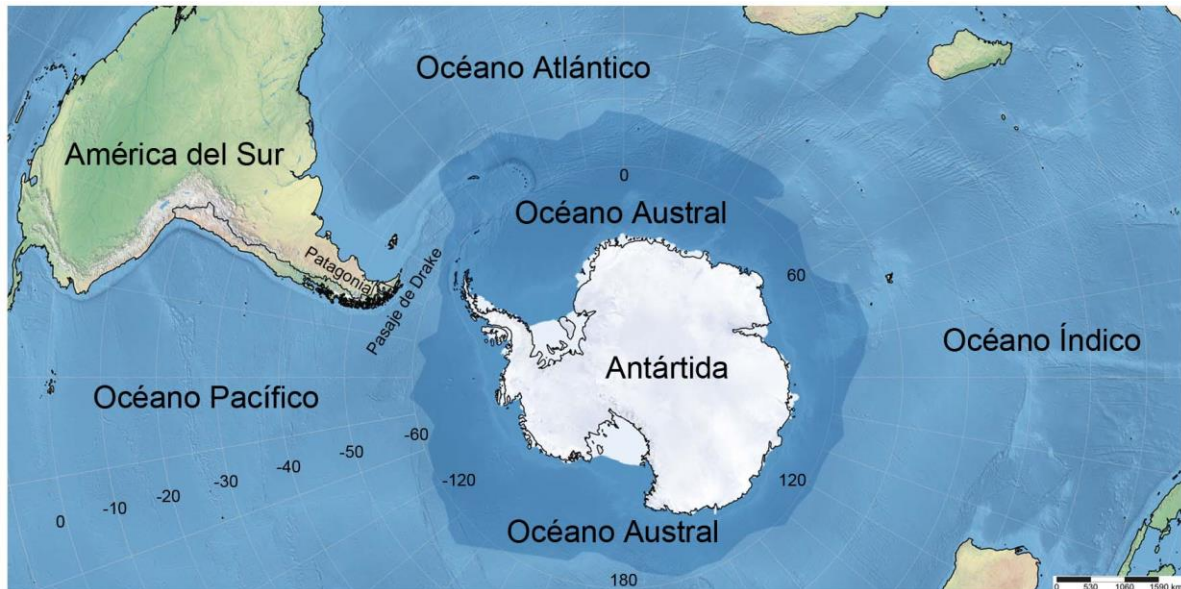


Figura 3. Condición actual de Antártida y Patagonia vista desde el polo sur.

La Corriente Circumpolar Antártica

Actualmente, el Océano Austral se encuentra bajo la influencia de la Corriente Circumpolar Antártica (CCA) (Lyle *et al.* 2007; Böning *et al.* 2008; Hill *et al.* 2013), una corriente marina que transporta aguas frías alrededor de la Antártida, en sentido horario. Dado el gran volumen de agua que transporta la CCA (hasta $173,3 \times 10^6 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$) (Donohue *et al.* 2016), es considerada la mayor corriente marina del mundo (Rintoul 2000; Barker *et al.* 2007; Rintoul y da Silva 2019).

De acuerdo a las evidencias actuales, esta corriente se habría originado entre el Eoceno y el Oligoceno (hace aproximadamente 34 Ma) (Lawver y Gahagan 2003; Barker y Thomas 2004; Barker *et al.* 2007; Pagani *et al.* 2011), luego de la separación de Patagonia y la Antártida Occidental (Livermore *et al.* 2005), asociada con el inicio de la última glaciación en la Antártida (Kennett 1977; Barrett 1996; Coxall *et al.* 2005; Tripathi *et al.* 2005; Ivany *et al.* 2006) y la profundización del Pasaje de Tasmania, que separa Australia de la Antártida (Kennett y Exon 2004; Mackensen 2004; Stickley *et al.* 2004; Scher *et al.* 2015). Dicha

corriente habría adquirido sus condiciones actuales hacia fines del Oligoceno (25-23 Ma), al incrementarse la profundidad del Pasaje de Drake (Kennett y Barker 1990; Lyle *et al.* 2007; Hill *et al.* 2013). La fuerza impulsora de la CCA resultó el Viento de Deriva del Oeste (Trenberth *et al.* 1990; Klinck y Nowlin 2001; Böning *et al.* 2008).

El establecimiento de la CCA originó un patrón de circulación global que favoreció el mantenimiento de hielo en la Antártida y la presencia de aguas “frías” en las zonas periantárticas y subantárticas, a partir de impedir que las masas de agua cálida, tengan incidencia en estas zonas (Kennett 1977; Kvasov y Verbitsky 1981; Barker *et al.* 2007).

La CCA se encuentra delimitada por el Frente Subantártico (FSA) y el Frente Sur de la Corriente Circumpolar Antártica (FSCCA), comprendiendo además en su interior al Frente Polar (FP) (Orsi *et al.* 1995) (Fig. 4). La ubicación de estos tres frentes está fuertemente determinada por la topografía submarina del Océano Austral (Moore *et al.* 1999; Starck *et al.* 2019), e influenciada por factores climáticos ocasionales, estacionales e interanuales (Kim y Orsi 2014).



Figura 4. Ubicación promedio de los tres frentes principales de la CCA: el Frente Subantártico (FSA), el Frente Polar (FP) y el Frente Sur de la Corriente Circumpolar Antártica (FSCCA) (modificado de Orsi *et al.* 1995).

Estos frentes se caracterizan por presentar velocidad de corriente elevada, así como cambios abruptos de temperatura, salinidad y densidad (Moore *et al.* 1999), que contribuyen en el establecimiento de áreas con distintas características ambientales (Sokolov y Rintoul 2009). A su vez, estas áreas se encuentran zonificadas por la presencia de distintas masas de agua que se distribuyen a diferentes profundidades (Fig. 5) (Pardo *et al.* 2012). El FSCCA se ubica sobre un área de surgencia de aguas profundas, provenientes del hemisferio norte, que se denominan Agua Profunda Circumpolar Inferior (APCI) y Superior (APCS). La fuente principal de estas aguas profundas se conoce como Agua Profunda del Atlántico Norte (APAN) (Schmitz 1995), la cual fluye a una profundidad de entre 1.000 y 4.000 m. El FP se ubica sobre un área donde convergen el APCS y el Agua Intermedia Antártica (AIA) que se caracteriza por su baja temperatura (2–4 °C) y baja salinidad (34,2 ‰) debido al aporte de agua dulce proveniente de la fusión del hielo antártico y de las abundantes precipitaciones que ocurren en la zona subantártica (Yao *et al.* 2017). En el área donde se ubica el FSA, el AIA se encuentra con una masa de agua más cálida (5,5–8,5 °C) y salina (34,5 ‰) que se denomina Agua Subantártica (ASA). Las diferencias de salinidad y temperatura entre estas dos masas de agua determinan que el AIA se hunda por debajo del ASA.

Al norte del FSA, aproximadamente entre los 30° y 40° S, se ubica el Frente Subtropical (FST) que es una zona donde convergen el ASA con aguas subtropicales de mayor temperatura (12 °C) y salinidad (34,9 ‰) (Graham y De Boer 2013). Mientras que al sur del FSCCA se ubica la Corriente Costera Antártica (CCoA), que es impulsada por el Viento de Deriva del Este y fluye en sentido inverso al de la CCA. La interacción entre la CCoA, la CCA y la plataforma continental antártica forma los giros de Ross y Weddell en los respectivos mares. Estos giros, que fluyen en el mismo sentido que la CCA, junto con la acción del viento y el aumento de la temperatura durante el verano son responsables de la ruptura de hielo marino (Holland 2001), estableciendo espacios abiertos de agua, rodeados de hielo (polinia). En estas áreas, el agua expuesta a la atmósfera se congela, originando debajo de la superficie una masa de agua muy densa debido a la combinación de baja temperatura (-0,8–0 °C) y alta salinidad (34,6–34,7 ‰): el Agua Antártica de Fondo (AAF) (Ohshima *et al.* 2013).

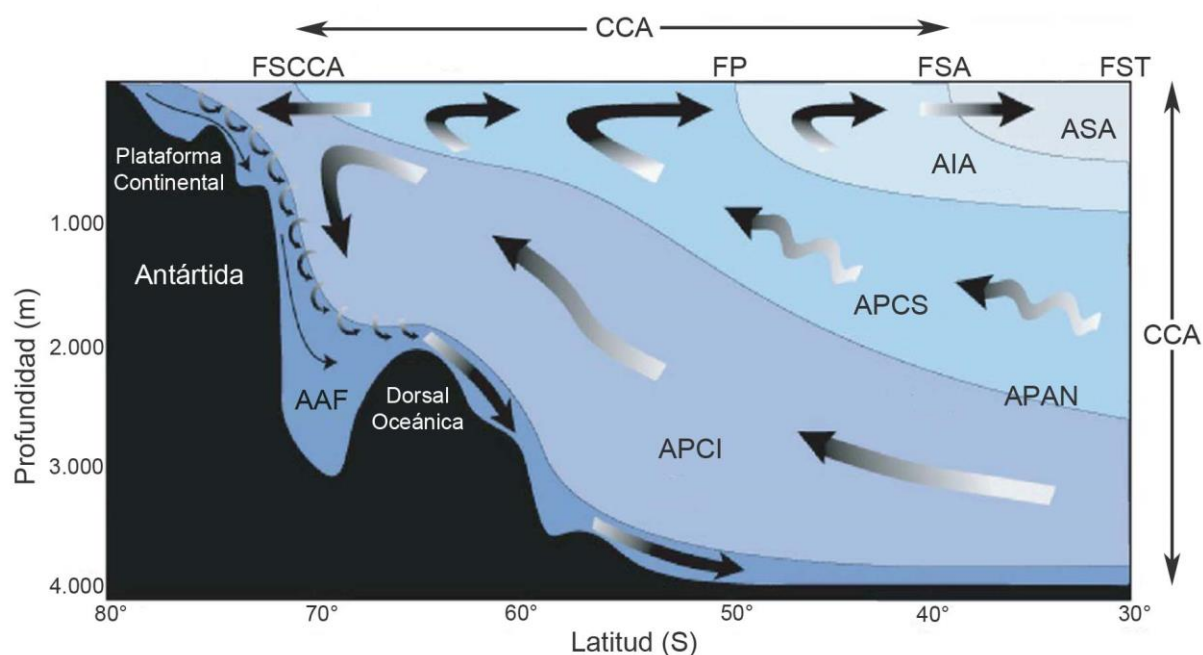


Figura 5. Principales masas de agua de la CCA. Referencias: flechas, dirección, sentido y flujo promedio de circulación de las masas de agua; AAF, Agua Antártica de Fondo; AIA, Agua Intermedia Antártica; APAN, Agua Profunda del Atlántico Norte; APCI, Agua Profunda Circumpolar Inferior; APCS, Agua Profunda Circumpolar Superior; ASA, Agua Subantártica; FP, Frente Polar; FSA, Frente Subantártico; FSCCA, Frente Sur de la Corriente Circumpolar Antártica; FST, Frente Subtropical (modificado de Speer *et al.* 2000).

¿Qué se conoce actualmente sobre las vinculaciones de las faunas de invertebrados marinos bentónicos de Patagonia y Antártida?

Desde las primeras expediciones que se realizaron a la Antártida se ha buscado analizar las vinculaciones actuales de las faunas de invertebrados marinos de aguas antárticas y subantárticas. Esto ha resultado en un considerable número de trabajos “históricos” (*e.g.*: Herdman 1882; Thiele 1912; Knox 1960; Powell 1965; Hedgpeth 1969; Kott 1969; Dell 1972a), en los que sus autores mencionaron una baja similitud entre las faunas de Patagonia y Antártida.

En los últimos años el análisis de las vinculaciones faunísticas entre aguas patagónicas y las aguas antárticas adyacentes ha recibido un nuevo impulso. Varios de los estudios desarrollados, estuvieron basados exclusivamente en caracteres morfológicos de las especies. Algunos de esos trabajos sugirieron la existencia de una elevada afinidad faunística entre estas dos áreas (*e.g.*: Brandt *et al.* 1999 y Linse 2002: Bivalvia; Montiel 2005: Polychaeta; Downey *et al.* 2012: Porifera; Figuerola *et al.* 2014: Cheilostomata; Souto *et al.* 2014: Echinodermata).

Otros, en cambio, sugirieron una baja similitud (*e.g.*: Schrödl 1999: Opisthobranchia; Boschi y Gavio 2005: Decapoda; Doti *et al.* 2005: Asellota; Moyano 2005: Bryozoa; Ramos-Esplá *et al.* 2005: Ascidiacea; Zelaya 2005a: Bivalvia; Soto Ángel y Peña Cantero 2017: Hydrozoa). Estos resultados, aparentemente discrepantes, no evidencian un correlato temporal (a lo largo de los años), ni tampoco representan patrones diferenciales que se relacionen con distintos grupos taxonómicos (notar, por ejemplo, las conclusiones de Linse (2002) *vs.* Zelaya (2005a) para los bivalvos). Por el contrario, las diferencias parecerían más bien originarse en el grado diferencial de conocimiento que existe de los distintos grupos taxonómicos y, dentro de un mismo grupo taxonómico, en cuáles y cuántas son las especies consideradas. Muchos de los trabajos antes mencionados estuvieron basados en la bibliografía (la cual muchas veces contiene errores en la identificación de los taxones) y en criterios no siempre claramente explicitados, para considerar (o dejar de considerar) las distintas especies.

En las últimas décadas, el uso de técnicas moleculares aplicadas al estudio de los invertebrados del Océano Austral, ha buscado brindar nuevas evidencias para entender las vinculaciones de Patagonia y Antártida. Algunos de estos estudios también ha dado cuenta de la existencia de algunas especies compartidas entre ambas áreas (*e.g.*: Janosik *et al.* 2011: *Odontaster meridionalis*; Moore *et al.* 2018: *Glabraster antarctica*); otros estudios, de pares de especies distintas en cada una de esas áreas (*e.g.*: Díaz *et al.* 2011: *Sterechinus*; González-Wevar *et al.* 2016: *Nacella*; Poulin *et al.* 2014: *Nacella*, *Sterechinus*, *Parborlasia* y *Yoldia*). Un aporte considerable que devino de los estudios moleculares fue el hecho de entender que varios taxones que históricamente habían sido interpretados como especies ampliamente distribuidas, en realidad comprendían complejos de especies (*e.g.*: Hunter y Halanych 2008: “*Astrotoma agassizii*”; Thornhill *et al.* 2008: “*Parborlasia corrugatus*”; Krabbe *et al.* 2010: “*Colossendeis megalonyx*”; Havermans *et al.* 2011: “*Orchomenella cavimanus*”; Sands *et al.* 2015: “*Ophiura lymani*”; González-Wevar *et al.* 2019: “*Aequiyoldia eightsi*”); con especies diferentes en las aguas patagónicas y antárticas. En otros casos, el reconocimiento de especies diferentes en estas dos áreas fue “simplemente” el resultado del desarrollo de estudios taxonómicos específicos, que contemplaron caracteres previamente no considerados, o al menos no en detalle (*e.g.*, Barnich *et al.* 2006: *Harmothoe* (Polychaeta); O’Loughlin y Ahearn 2008: *Psolidium* (Holothuroidea); Urcola y Zelaya 2018: *Cyamiocardium* (Bivalvia); Cano-Sánchez y López-González 2019: *Pallenopsis* (Pycnogonida); Peña Cantero 2020: *Acryptolaria* (Hydrozoa)). Sin embargo, y hasta el momento, los estudios moleculares y

taxonómicos-morfológicos que abordaron el estudio de invertebrados de Patagonia y Antártida representan una fracción mínima de la diversidad total de estas dos áreas.

Los tiempos de divergencia entre los linajes de Patagonia y Antártida, estimados a partir de aplicar la técnica de reloj molecular, oscilan entre 1 y 14,5 Ma (Poulin *et al.* 2014). Estos tiempos sugieren que la divergencia de la fauna de aguas patagónicas y antárticas es relativamente reciente, y que la misma habría ocurrido mucho después de la separación de Patagonia y Antártida Occidental (50–20 Ma) y del establecimiento de la CCA (aproximadamente 34 Ma).

¿Qué factores permiten explicar las similitudes/diferencias faunísticas entre Patagonia y Antártida?

Tres elementos principales han sido frecuentemente utilizados para explicar la presencia de diferentes faunas en Patagonia y la Antártida: el tiempo transcurrido desde la separación de estas dos áreas (Crame 1999; Hunter y Halanych 2008), las grandes profundidades que existen actualmente entre estas dos áreas (Carcelles 1953; Clarke y Crame 1989; Clarke *et al.* 2005; Aronson *et al.* 2007) y el efecto de la CCA, particularmente del FP (*e.g.*: Patarnello *et al.* 1996; Crame 1999; Fraser *et al.* 2012; González-Wevar *et al.* 2012, 2016; Poulin *et al.* 2014). Sin embargo, la CCA ha sido concebida por otros autores (*e.g.*: Clarke *et al.* 2005; Waters 2008; Leese *et al.* 2010) como un agente capaz de contribuir a la dispersión de organismos marinos bentónicos, tanto de larvas como de ejemplares adultos, particularmente de aquellos organismos que viven asociados a sustratos flotantes, tales como macroalgas, restos de madera o piedra pómez (Helmuth *et al.* 1994; Ó Foighil *et al.* 1999; Barnes y Fraser 2003; Nikula *et al.* 2010; Fraser *et al.* 2011; Thatje 2012; Cumming *et al.* 2014; Puccinelli *et al.* 2018); contribuyendo así a la existencia de elementos faunísticos compartidos entre Patagonia y la Antártida. Esta dispersión podría ocurrir de manera continua a lo largo del tiempo, como parte del flujo “normal” de esta corriente, o bien como consecuencia de fenómenos oceanográficos temporales o estacionales, tales como la formación ocasional de remolinos (“eddies”) (Thatje y Fuentes 2003; Arntz *et al.* 2005; Clarke *et al.* 2005; Glorioso *et al.* 2005; González-Wevar *et al.* 2012) y las oscilaciones periódicas en la posición del FP. Estas últimas pueden determinar desplazamiento de hasta 150 km de la posición promedio de dicho frente (Klinck y Nowling 2001). Otros mecanismos de dispersión que han sido mencionados para invertebrados bentónicos en el Océano Austral, y que potencialmente

podrían también contribuir a la existencia de elementos faunísticos compartidos entre Patagonia y Antártida, son el transporte por parte de otros organismos animales (Domaneschi *et al.* 2002) y el transporte antropogénico (*e.g.*: agua de lastre e incrustaciones de organismos en embarcaciones) (Tavares y de Melo 2004; Lee y Chown 2007; Aronson *et al.* 2011; Cárdenas *et al.* 2020).

Los bivalvos como herramienta para estudiar las afinidades faunísticas

Entre los bivalvos existen especies con diferentes modos de vida (Stanley 1970): algunas especies viven enterradas en el sustrato (organismos infaunales); otras especies viven apoyadas sobre el lecho marino u otros organismos que se encuentran sobre el fondo del mar (organismos epifaunales). Dentro de este último grupo, algunas especies son de vida libre, y otras viven adheridas a algún sustrato.

Además, entre los bivalvos existen especies con diferentes estrategias del desarrollo (Ó Foighil 1989): algunas especies liberan larvas, que pueden permanecer en la superficie o en la columna de agua, por períodos de tiempos variables. En otras especies, en cambio, el desarrollo embrionario/larval ocurre parcial o completamente dentro del individuo materno, en este último caso liberándose directamente individuos que sufren el proceso de metamorfosis y asentamiento (desarrollo directo).

En las aguas de Patagonia y Antártida, se ha documentado la presencia de bivalvos con todos estos modos de vida y de desarrollo (Pearse *et al.* 1991; Hain y Arnaud 1992; Calvo *et al.* 1998; Navarte y Kroeck 2002; Ituarte 2009; Zelaya e Ituarte 2009; Lau *et al.* 2018; Urcola y Zelaya 2018).

El conocimiento actual de los bivalvos de Patagonia y Antártida

Patagonia y Antártida son concebidas como dos áreas dotadas de alta diversidad de bivalvos (Gerdes y Montiel 1999). Zelaya (2005a) reconoció un total de 170 especies para Patagonia, Islas Malvinas, Islas del Arco de Scotia, Península Antártica y Mar de Weddell; y ese número se incrementa a 379 especies cuando se considera además el resto de la Antártida y las otras islas subantárticas presentes en el Océano Austral (Linse *et al.* 2006).

Entre las familias de bivalvos más diversificadas en la actualidad en las aguas patagónicas y antárticas se encuentran: Cuspidariidae, Cyamiidae, Limidae, Limopsidae, Philobryidae y Sareptidae (Clarke *et al.* 2007).

En aguas antárticas y subantárticas, el nivel de endemismo en bivalvos es elevado. Griffiths *et al.* (2009) mencionaron que 915 de las 1.318 especies de bivalvos consideradas en su estudio, se encontraban restringidas a solo una de las 29 regiones del hemisferio sur, incluidas las regiones de Patagonia, Sudáfrica, Tasmania, Nueva Zelanda, islas subantárticas y Antártida.

Zelaya (2005a) halló para las islas del Arco de Scotia una elevada similitud faunística de bivalvos con la Península Antártica y el Mar de Weddell (49 a 85%), una baja similitud con Patagonia e Islas Malvinas (12 a 32%), y una muy baja similitud entre Patagonia e Islas Malvinas respecto a Península Antártica y Mar de Weddell (10 a 17%).

Los géneros *Philobrya* y *Limopsis* representan taxones compartidos entre Patagonia y Antártida, y algunas especies de estos géneros (*e.g.*, *P. sublaevis*, *P. wandelensis* y *L. marionensis*) han sido mencionadas como presentes en ambas áreas (Linse 1999). Estos hechos vuelven propicios a dichos taxones para desarrollar estudios acerca del grado de vinculación faunística que existe en la actualidad entre Patagonia y la Antártida.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general

La presente Tesis de Doctorado tiene como objetivo refinar el conocimiento sobre las vinculaciones faunísticas actuales de las aguas patagónicas y antárticas, a partir de los siguientes:

Objetivos específicos

- 1) Desarrollar la revisión sistemática de las especies de *Philobrya* presentes en el área de estudio, a fin de poder reanalizar si los rangos de distribución geográfica de las especies, reflejan las condiciones ambientales actuales del Océano Austral.
- 2) Reanalizar si “*Limopsis marionensis* Smith, 1885”, actualmente concebida como una especie distribuida desde Patagonia hasta la Antártida, efectivamente es un taxón ampliamente distribuido o, de manera alternativa, si dicho taxón comprende un complejo de especies, que involucran especies “crípticas”.

Hipótesis de trabajo

- A) Existe una cierta vinculación faunística entre las asociaciones de moluscos presentes en Patagonia y la Antártida, que refleja una historia evolutiva en común de estas dos áreas y/o las condiciones oceanográficas actuales reinantes en el Océano Austral, que determina -por ejemplo- la existencia de representantes de un mismo género en ambos sitios. Aunque,
- B) debido al aislamiento geográfico y batimétrico actual que existe entre Patagonia y la Antártida, y el extenso período temporal en que dichas condiciones han permanecido prácticamente inalteradas, la fauna (= taxones) presente en cada una de estas áreas es diferente, involucrando la existencia de “especies crípticas”; y esta diferenciación faunística sería independiente del modo de vida (libre/bisado, infaunal/epibentónico) y las características del desarrollo (con o sin estadios larvales libres) de los taxones examinados. Sin embargo,
- C) aquellas especies que presentan desarrollo indirecto (con larvas libres) y/o que luego de su asentamiento viven “adheridas” (bisadas) sobre otros organismos presentan, dentro de cada una de estas áreas, rangos de distribución geográfica más amplios que las especies con desarrollo directo (sin larvas libres) que, luego de asentadas,

presentan un modo de vida libre; reflejando así la mayor capacidad dispersiva del primer grupo de especies. De esta manera, los patrones de distribución geográfica de especies reflejarían los patrones actuales de circulación de las masas de agua en el Océano Austral, y determinaría que,

- D) algunos elementos faunísticos típicos de Patagonia y de la Antártida puedan dispersarse de manera natural por la Corriente Circumpolar Antártica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio comprende el extremo sur de América del Sur (“Patagonia”), incluyendo las costas atlántica (al sur de 43°S) y pacífica (al sur de 41°S), el Estrecho de Magallanes y el Canal Beagle; la Isla de los Estados, las Islas Malvinas, el Banco Burdwood, el Banco Discovery, las islas del Arco de Scotia (Shag Rocks, Islas Georgias del Sur, Islas Sandwich del Sur, Islas Orcadas del Sur, Islas Shetland del Sur) y la Península Antártica (Fig. 6).

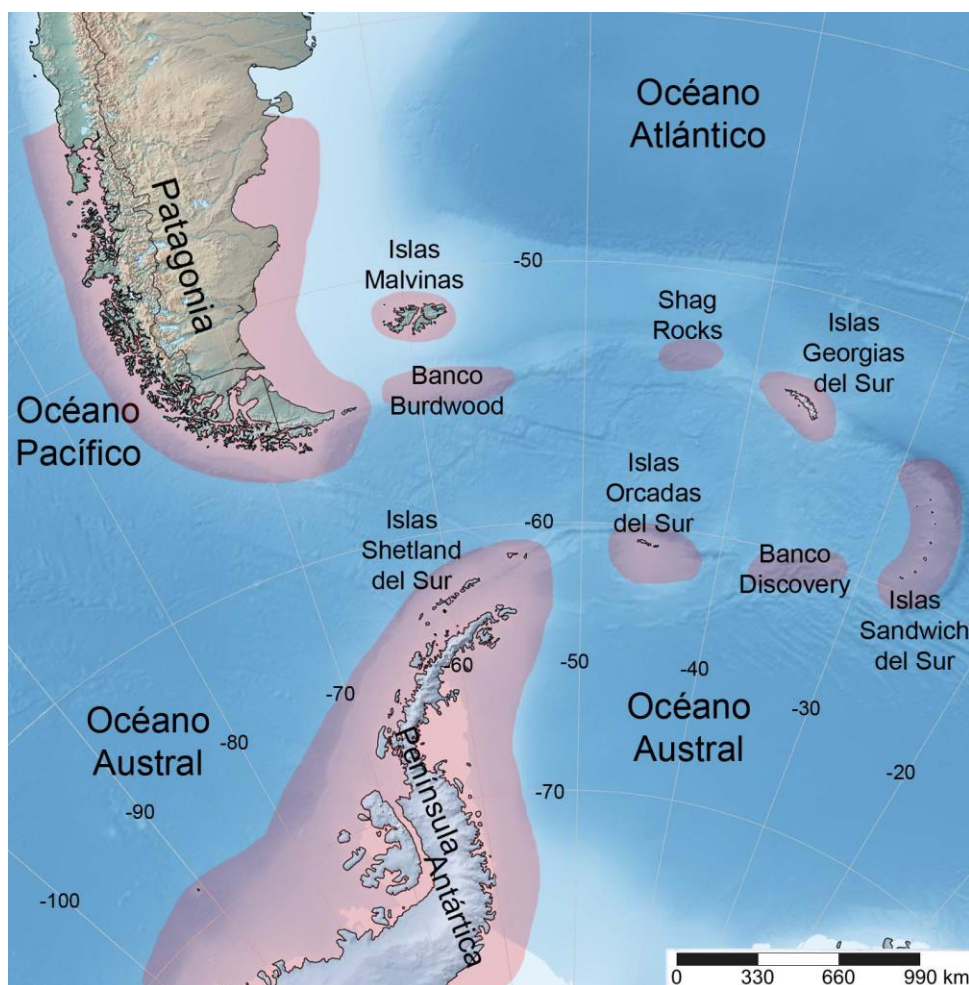


Figura 6. Área de estudio.

Material estudiado

La principal fuente de información para este estudio proviene del material recolectado durante varios viajes y expediciones desarrollados en el área de estudio (Tabla 1); a bordo del B.I.P. *Holmberg*, R.V. *Polarstern*, A.R.A. *Alférez Sobral*, A.R.A. *Puerto Deseado*, guardacostas GC-189 *Prefecto García* y botes semirrígidos.

La recolección del material se realizó mediante el uso de diferentes redes de arrastre: “rastra grande”, “rastra chica” y una pequeña red de mano (Fig. 7). La rastra grande consiste en una red de 80 x 90 cm, y 10 mm de diámetro de malla; la rastra chica consiste en una red de 40 x 50 cm, con malla de 2 mm de diámetro de poro; y la red de mano mide 30 x 30 cm, con malla de 1 mm de diámetro de poro.

Las especies más grandes de moluscos se separaron de manera “manual”. El resto de la muestra, se tamizó con un tamiz de 2 mm de diámetro de malla; y la fracción retenida en el tamiz, donde se encontraban aún los moluscos de menor tamaño, y que no pudieron ser separados a “simple vista”, se fijó en una solución de formol 5% (en agua de mar). En el laboratorio las especies más pequeñas de moluscos se separaron del sedimento bajo microscopio estereoscópico.

Los bivalvos destinados para estudios moleculares se abrieron al momento de ser recolectados, y se conservaron en etanol 96%.

Para cada uno de los lotes estudiados se informa el número de ejemplar/es (ej./ejs.) y/o valva/s (vl./vls.).

Tabla 1. Sitios muestreados en los que se recolectó material de *Limopsis* y/o *Philobrya*.

| Área | Sitio | Coordenadas geográficas | Profundidad (m) | Embarcación |
|------------------------|----------------------------|----------------------------|-----------------|------------------------------|
| Costa atlántica | Frente a Puerto San Julián | 49°16'S 65°22'O | 100 | A.R.A. <i>Alférez Sobral</i> |
| Costa atlántica | Puerto Deseado | 47°45,42'S 65°52,60'O | Sin dato | Bote semirrígido |
| Costa atlántica | Puerto Deseado | 47°45,54'S 65°52,20'O | Sin dato | Bote semirrígido |
| Costa atlántica | Puerto Deseado | 47°45,41'S 65°52,64'O | Sin dato | Bote semirrígido |
| Costa atlántica | Puerto Deseado | 47°47,3'S 65°52,5'O | 8–9 | Bote semirrígido |
| Costa atlántica | Puerto Deseado | 47°46,9'S 65°52,8'O | 6 | Bote semirrígido |
| Costa atlántica | Puerto Deseado | 47°45,3'S 65°52,9'O | Intermareal | |
| Estrecho de Magallanes | Seno Ballena | 53°39,85'S 72°30,44'O | 50 | Bote semirrígido |
| Estrecho de Magallanes | Seno Ballena | 53°38,79'S 72°24,38'O | 60 | Bote semirrígido |

Tabla 1 (cont.)

| | | | | |
|------------------------|-----------------|-----------------------|-------|--|
| Estrecho de Magallanes | Bahía Nash | 53°42'S 72°21'O | 30 | Bote semirrígido |
| Estrecho de Magallanes | Isla Carlos III | [53°39'S 72°20'O] | 50 | Bote semirrígido |
| Estrecho de Magallanes | Isla Carlos III | 53°39,97'S 72°16,35'O | 25 | Bote semirrígido |
| Estrecho de Magallanes | Cabo Holand | 53°48,63'S 71°37,46'O | 15–25 | Bote semirrígido |
| Estrecho de Magallanes | Bahía Rosa | 53°52,75'S 71°13,33'O | 25–30 | Bote semirrígido |
| Estrecho de Magallanes | Canal David | 53°38,48'S 72°22,86'O | 40 | Bote semirrígido |
| Canal Beagle | Dos Lomos | 54°51'S 68°19'O | 5–10 | Bote semirrígido |
| Canal Beagle | Pozo Ángel | 54°50'S 68°14'O | 21 | Bote semirrígido |
| Canal Beagle | Punta Segunda | 54°52'S 68°07'O | 21–23 | Bote semirrígido |
| Canal Beagle | Punta Segunda | 54°52'S 68°18'O | 74–98 | Bote semirrígido |
| Canal Beagle | Bahía Ushuaia | 54°50'S 68°15'O | 18–21 | Bote semirrígido |
| Canal Beagle | Bahía Ushuaia | 54°49'S 68°16'O | 24–32 | Bote semirrígido |
| Canal Beagle | Isla Despard | 54°52'S 68°11'O | 64–73 | Bote semirrígido |
| Canal Beagle | Bahía Lapataia | 54°51'S 68°29'O | 20–31 | Bote semirrígido |
| Canal Beagle | Monte Moat | 55°02'S 66°42'O | 15–20 | A.R.A. <i>Alfárez</i> <i>Sobral</i> |
| Canal Beagle | Isla Gable | 54°55'S 67°21'O | 15–20 | A.R.A. <i>Alfárez</i> <i>Sobral</i> |
| Canal Beagle | Isla Becasses | 54°57'S 67°01'O | 30–40 | A.R.A. <i>Alfárez</i> <i>Sobral</i> |
| Canal Beagle | Cabo San Pío | 55°03'S 66°37'O | 30–35 | A.R.A. <i>Alfárez</i> <i>Sobral</i> |
| Canal Beagle | Puerto Carelo | 54°52'S 68°13'O | 12–20 | Bote semirrígido |
| Canal Beagle | Cabo San Pío | 55°06'S 66°29'O | 65–80 | A.R.A. <i>Alfárez</i> <i>Sobral</i> |

Tabla 1 (cont.)

| | | | | |
|---------------------|--------------------------|-------------------------|------|---|
| Canal Beagle | Isla Conejo | 54°50,88'S 68°14,67'O | 16 | Bote semirrígido |
| Canal Beagle | Punta Segunda | 54°51,27'S 68°02,12'O | 14 | Bote semirrígido |
| Canal Beagle | Punta Segunda | 54°50,9'S 68°02,8'O | 12 | Bote semirrígido |
| Canal Beagle | Isla Marian | 54°51,55'S 68°13,52'O | 10 | Bote semirrígido |
| Tierra del Fuego | Bahía Buen Suceso | 54°47,9'S 64°14,7'O | 18 | A.R.A. <i>Alfárez</i> <i>Sobral</i> |
| Tierra del Fuego | Este de Tierra del Fuego | 54°08,76'S 64°57,60'O | 110 | A.R.A. <i>Alfárez</i> <i>Sobral</i> |
| Tierra del Fuego | Este de Tierra del Fuego | 53°00,688'S 65°47,140'O | 294 | A.R.A. <i>Puerto</i> <i>Deseado</i> |
| Tierra del Fuego | Este de Tierra del Fuego | 53°31,80'S 63°58,92'O | 281 | A.R.A. <i>Puerto</i> <i>Deseado</i> |
| Isla de los Estados | Puerto Parry | 54°46,69'S 64°22,99'O | 35 | A.R.A. <i>Alfárez</i> <i>Sobral</i> |
| Isla de los Estados | Puerto Vancouver | 54°52,44'S 64°03,37'O | 271 | A.R.A. <i>Puerto</i> <i>Deseado</i> |
| Isla de los Estados | Puerto Vancouver | 54°47,68'S 64°04,24'O | 43,5 | GC-189 <i>Prefecto</i> <i>García</i> |
| Isla de los Estados | Puerto Basil Hall | 54°50,96'S 63°52,01'O | 330 | A.R.A. <i>Puerto</i> <i>Deseado</i> |
| Isla de los Estados | Bahía San Antonio | 54°43,80'S 64°29,93'O | 139 | A.R.A. <i>Puerto</i> <i>Deseado</i> |
| Isla de los Estados | San Juan del Salvamento | 54°37,08'S 63°51,76'O | 117 | A.R.A. <i>Puerto</i> <i>Deseado</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°29,64'S 56°08,13'O | 290 | R.V. <i>Polarstern</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°30,22'S 56°08,20'O | 286 | R.V. <i>Polarstern</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°29,803'S 58°23,804'O | 139 | GC-189 <i>Prefecto</i> <i>García</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°11,54'S 58°19,88'O | 90 | A.R.A. <i>Puerto</i> <i>Deseado</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°23,82'S 58°30,53'O | 135 | A.R.A. <i>Puerto</i> <i>Deseado</i> |

Tabla 1 (cont.)

| | | | | |
|------------------------|------------------------|-------------------------|---------|------------------------------|
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°23,32'S 59°41,18'O | 65 | A.R.A. <i>Puerto Deseado</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°31,68'S 61°27,98'O | 137 | A.R.A. <i>Puerto Deseado</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°29,74'S 60°12,59'O | 95 | A.R.A. <i>Puerto Deseado</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°35,39'S 58°37,85'O | 140 | A.R.A. <i>Puerto Deseado</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°28,83'S 59°11,67'O | 122 | A.R.A. <i>Puerto Deseado</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°16,67'S 59°57,79'O | 96 | A.R.A. <i>Puerto Deseado</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°28,49'S 60°56,46'O | 102 | A.R.A. <i>Puerto Deseado</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°30,39'S 59°38,65'O | 105 | A.R.A. <i>Puerto Deseado</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°45,556'S 59°53,197'O | 187 | A.R.A. <i>Puerto Deseado</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°45,58'S 59°52,14'O | 182 | A.R.A. <i>Puerto Deseado</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°53,218'S 59°48,900'O | 785 | A.R.A. <i>Puerto Deseado</i> |
| Banco Burdwood | Banco Burdwood | 54°24,21'S 59°32,49'O | 86 | A.R.A. <i>Puerto Deseado</i> |
| Shag Rocks | Shag Rocks | 53°23,80'S 42°42,03'O | 313 | R.V. <i>Polarstern</i> |
| Islas Georgias del Sur | Islas Georgias del Sur | 54°30'S 35°50'O | 94 | B.I.P. <i>Holmberg</i> |
| Islas Sandwich del Sur | Islas Sandwich del Sur | 59°54,98'S 32°28,33'O | 518–521 | R.V. <i>Polarstern</i> |
| Banco Discovery | Banco Discovery | 60°08,16'S 34°55,59'O | 374 | R.V. <i>Polarstern</i> |
| Islas Orcadas del Sur | Islas Orcadas del Sur | 60°59,19'S 42°27,42'O | 402 | R.V. <i>Polarstern</i> |

Tabla 1 (cont.)

| | | | | |
|-----------------------|-----------------------|-------------------------|-----|-----------------------|
| Islas Orcadas del Sur | Islas Orcadas del Sur | 60°40,99'S 46°14,56'O | 104 | A.R.A. Puerto Deseado |
| Islas Orcadas del Sur | Islas Orcadas del Sur | 60°42,33'S 46°01,34'O | 85 | A.R.A. Puerto Deseado |
| Islas Orcadas del Sur | Islas Orcadas del Sur | 60°53'S 42°35'O | 487 | A.R.A. Puerto Deseado |
| Islas Orcadas del Sur | Islas Orcadas del Sur | 60°55'S 44°04'O | 256 | A.R.A. Puerto Deseado |
| Islas Orcadas del Sur | Islas Orcadas del Sur | 61°19'S 43°13'O | 499 | A.R.A. Puerto Deseado |
| Islas Orcadas del Sur | Islas Orcadas del Sur | 61°00'S 46°44'O | 609 | A.R.A. Puerto Deseado |
| Islas Orcadas del Sur | Islas Orcadas del Sur | 61°25'S 42°55'O | 589 | A.R.A. Puerto Deseado |
| Islas Orcadas del Sur | Islas Orcadas del Sur | 60°53'S 44°33'O | 218 | A.R.A. Puerto Deseado |
| Península Antártica | Península Antártica | 63°36,2'S 64°21,8'O | 355 | A.R.A. Puerto Deseado |
| Península Antártica | Península Antártica | 64°09,947'S 64°27,258'O | 565 | A.R.A. Puerto Deseado |
| Península Antártica | Península Antártica | 65°36,5'S 66°38,8'O | 168 | A.R.A. Puerto Deseado |
| Península Antártica | Península Antártica | 64°24,7'S 64°19,2'O | 165 | A.R.A. Puerto Deseado |

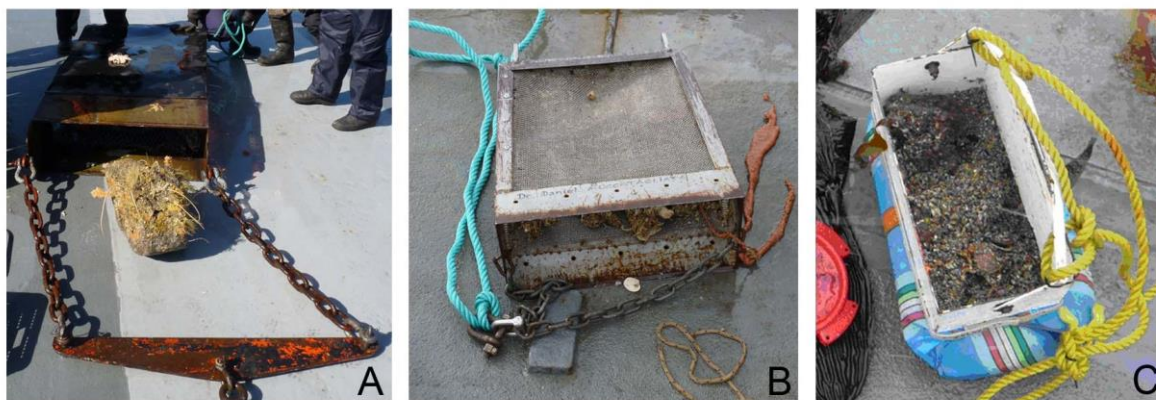


Figura 7. Redes de arrastre utilizadas en los muestreos. **A:** rastra grande, **B:** rastra chica, **C:** red de mano.

Estudio de material depositado en colecciones

Una fuente complementaria de información para este estudio provino del material depositado en varias colecciones institucionales (Tabla 2). Estos repositorios han permitido verificar las identificaciones previas (por parte de otros autores) de varios de los taxones aquí considerados, como así también – en el caso del material tipo – comprender el concepto original de las distintas especies nominales aquí referidas.

Tabla 2. Colecciones de instituciones consultadas.

| | |
|---------|--|
| AM | Australian Museum, Sidney |
| IRSNB | Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruselas |
| MACN | Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires |
| MLP | Museo de La Plata, La Plata |
| MMUM | Manchester Museum, University of Manchester, Manchester |
| MNHN | Muséum National d’Histoire Naturelle, París |
| MNHNCL | Museo Nacional de Historia Natural de Chile, Santiago |
| NHM.UIO | Naturhistorisk Museum Universitetet i Oslo, Oslo |
| NHMUK | Natural History Museum, Londres |
| NMNZ | Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa, Wellington |
| NMS | National Museum of Scotland, Edimburgo |

Tabla 2 (cont.)

| | |
|-------|--|
| NMW | National Museum Wales, Cardiff |
| NRM | Naturhistoriska riksmuseet, Estocolmo |
| SBMNH | Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Bárbara |
| USNM | National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C. |
| ZMB | Museum für Naturkunde, Berlín |
| ZMH | Zoologisches Museum Hamburg, Hamburgo |

Otra fuente de información

Se consideraron las descripciones originales de todas las especies aquí referidas. Esta información resultó particularmente fundamental en aquellos casos en que el material tipo no se encuentra preservado, y cuando las especies carecían de registros posteriores a la descripción original, o bien habían sido frecuentemente confundidas en la literatura.

Estudios morfológicos

Utilizando un calibre vernier (en el caso de *Limopsis*) o un micrómetro montado sobre el ocular de un microscopio estereoscópico (en el caso de *Philobrya*), se obtuvieron las siguientes medidas de la conchilla (Fig. 8): longitud (L), distancia anteroposterior máxima (*i.e.*, considerando la posición de la boca y el ano de los animales); altura (A), distancia dorsoventral máxima, perpendicular a la longitud; convexidad (C), distancia máxima a través de las valvas articuladas; convexidad de la valva ($\frac{1}{2}C$), distancia máxima entre valvas aisladas (esta última medida solo se informa en el caso de haber contado únicamente con valvas desarticuladas). Se calcularon las relaciones morfométricas A/L y C/A (o, eventualmente, $\frac{1}{2}C/A$), y se informan los valores medios, desviación estándar y el número de ejemplares medidos (n) para cada especie de *Philobrya* y cada grupo de *Limopsis* reconocidos.

En las *Philobrya*, se midió también el ángulo umbonal, definido según Malchus (2006), la extensión de las series anterior y posterior de dientes G1b (para luego calcular su relación) y el ángulo determinado por dichas series de dientes (Fig. 8E). Estas mediciones se realizaron en fotografías digitales de las conchillas, mediante el software PhotoShop CS4. Las mediciones de la extensión de las series anterior y posterior de dientes G1b y el ángulo que

forman dichas series de dientes, se realizaron sobre el extremo distal de las series de dientes, y se utilizaron ejemplares con perfecto estado de conservación de ambas series de dientes.

En el caso de las *Limopsis*, se midió el espacio edéntulo (*E*), definido éste como el espacio entre las series anterior y posterior de dientes G2; y la longitud máxima de las setas periostracales. Para esto último se consideraron las setas mejor conservadas del margen ventral de la conchilla de los ejemplares más grandes disponibles.

La longitud de la prodisoconcha se consideró como la máxima distancia anteroposterior, paralela al eje recto de la charnela; y se midió mediante un micrómetro ocular montado en un microscopio estereoscópico.

La morfología de la conchilla se ilustró con fotografías digitales. Detalles de la ornamentación de la conchilla, la conformación de la charnela y la ornamentación de la prodisoconcha se estudiaron y fotografiaron con microscopio estereoscópico y con microscopio electrónico de barrido (MEB). Para esto último, las valvas se limpiaron en una solución de hipoclorito de sodio, se montaron en tacos y se metalizaron con oro-paladio, previamente a ser colocadas en el MEB.

La nomenclatura de los dientes de la charnela de las especies se basó en Malchus y Warén (2005) (en el caso de *Limopsis*), y en Malchus y Sartori (2013) (en el caso de *Philobrya*).

En los apéndices A y B se resumen los caracteres morfológicos utilizados para distinguir las diferentes especies de *Philobrya* y subespecies de *L. marionensis*.

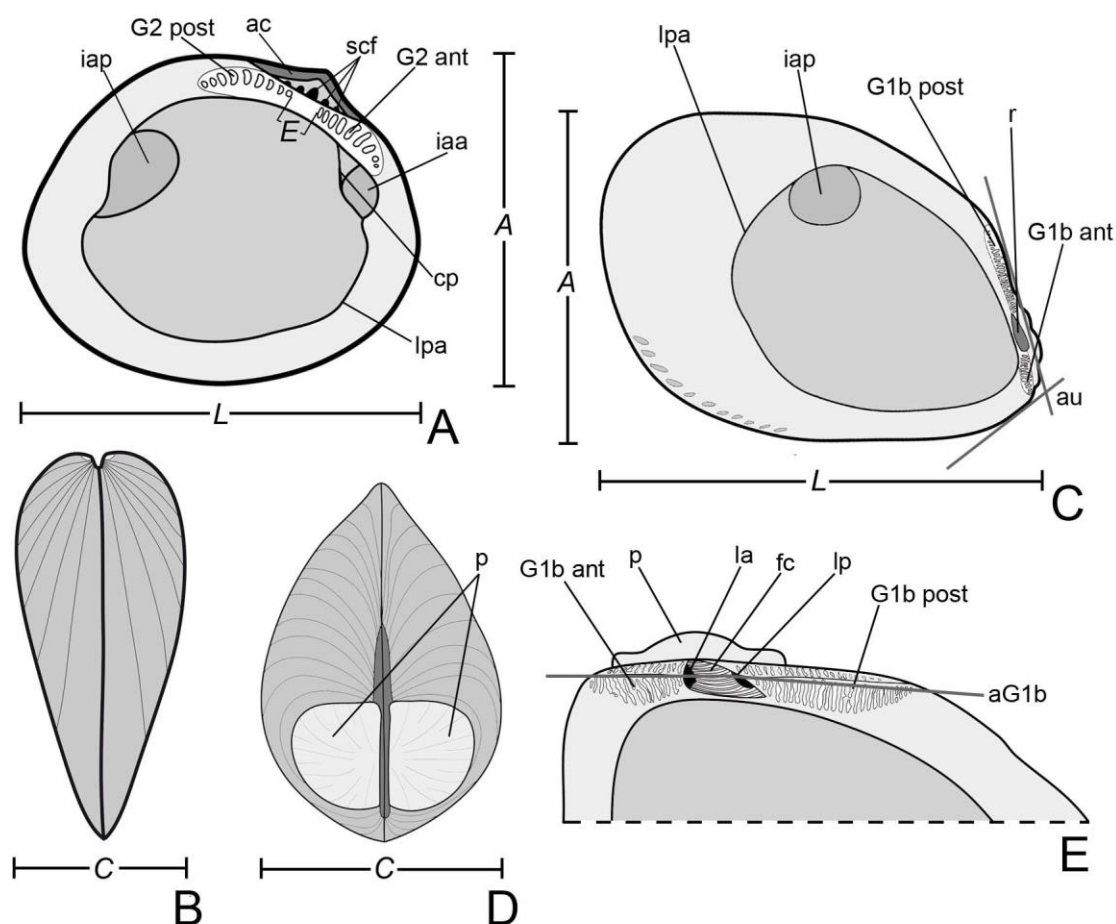


Figura 8. Orientación, medidas morfométricas y caracteres estudiados de las conchillas de *Limopsis* (A, B) y *Philobrya* (C, D, E). **A, C:** vistas internas de la valva izquierda, **B:** vista posterior, **D:** vista anterodorsal, **E:** detalle de la charnela. Abreviaturas: A, altura de la conchilla; ac, área cardinal; aG1b, ángulo entre las series anterior y posterior de dientes G1b; au, ángulo umbonal; C, convexidad de la conchilla; cp, cresta posterior; E, longitud del espacio edéntulo; fc, porción fibrosa central del ligamento; G1b ant, serie anterior de dientes G1b; G1b post, serie posterior de dientes G1b; G2 ant, serie anterior de dientes G2; G2 post, serie posterior de dientes G2; iaa, impronta del músculo aductor anterior; iap, impronta del músculo aductor posterior; L, longitud de la conchilla; la, porción lamelar anterior del ligamento; lp, porción lamelar posterior del ligamento; lpa, línea paleal; p, prodisoconcha; r, resilífero; scf, subcapas fibrosas del ligamento.

Análisis estadísticos

Se midió la altura (A), convexidad (C) y longitud (L) de 108 ejemplares de *L. marionensis*: 13 de ellos correspondientes al grupo 1; 2 ejemplares del grupo 2; 37 ejemplares del grupo 3; 39 ejemplares del grupo 4; y 17 ejemplares del grupo 5. Debido al reducido número de ejemplares disponibles del grupo 2, este grupo no fue tenido en cuenta en los análisis estadísticos.

Para examinar las relaciones entre las variables de la conchilla, se graficaron A en función de L y C en función de L , y se realizaron regresiones lineales para cada uno de los grupos. Se informan los valores de r^2 como una medida de la bondad de ajuste al modelo lineal.

Se calcularon y representaron las medias de las relaciones morfométricas A/L y C/L y sus respectivas desviaciones estándar para cada uno de los grupos. Para probar la existencia de posibles diferencias en estas relaciones entre los grupos se realizaron ANOVAs de un factor para cada una de las relaciones, para lo cual previamente se probaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de las varianzas. Además, se realizaron pruebas *post hoc* de Tukey para analizar la posible existencia de diferencias significativas entre grupos. Estos análisis se realizaron utilizando el software Origin 8.0.

Distribución de las especies

A partir del material personalmente estudiado, se confeccionaron mapas de registros para cada una de las especies. Estos mapas fueron elaborados mediante la herramienta en línea Simplemappr (Shorthouse 2010). En dichos mapas se incluyeron también los registros bibliográficos previos. Estos últimos fueron divididos en dos categorías: una primera categoría incluyó a aquellos trabajos en los que resultó posible verificar la correcta identificación del material mencionado, por ejemplo, por presentar dichos trabajos una fotografía o dibujo del material estudiado (“registro bibliográfico verificado”); y una segunda categoría en los que, por ausencia de evidencia adicional, no resultó posible verificar la correcta identificación del material referido (“registro bibliográfico no verificado”). Cuando la fuente bibliográfica solo hacía referencia al nombre de un sitio, dicho lugar se georreferenció utilizando los mapas de Google-Earth; en estos casos, la latitud y longitud se indicaron con “[]”.

Estudios moleculares

Se extrajo el ADN total del músculo aductor de 19 ejemplares de *Limopsis*, utilizando un protocolo estándar de proteinasa K/bromuro de cetiltrimetilamonio (CTAB). Para comprobar la calidad de la extracción, se realizó una electroforesis en gel de agarosa al 1%, la cual se tiñó con bromuro de etidio y se visualizó bajo luz ultravioleta.

Fragmentos del marcador ribosómico de la subunidad mayor 28S y la región de espaciadores transcritos internos ITS1-5.8S-ITS2 (ITS) se amplificaron mediante la técnica de PCR, utilizando los pares de cebadores universales LSU5/D3R (Littlewood 1994) e ITS4/ITS5 (White *et al.* 1990), respectivamente.

La amplificación de marcadores mitocondriales resultó extremadamente complicada. Se intentaron amplificar fragmentos del gen de la citocromo oxidasa I (COI), del gen de la subunidad menor del ribosoma (16S) y del gen del citocromo b, utilizando respectivamente los siguientes pares de cebadores universales: HCO2198/LCO1490 (Folmer *et al.* 1994), 16Sar/16Sbr (Palumbi 1996) y UCYTB144F/UCYTB272R (Merritt *et al.* 1998). Aunque se ensayó con una amplia variedad de reacciones, en varias condiciones de temperatura y mezcla de productos de PCR, e incluso se realizaron extracciones adicionales de ADN mediante métodos basados en la precipitación salina (salting-out) y Chelex, no hubo diferencia en el resultado de la PCR. Solo se lograron amplificar con éxito cuatro ejemplares para COI. Según la información de la base de datos Barcode of Life (BOLD), las secuencias obtenidas para otros ejemplares de *Limopsis* (en estudios previos), han dado una calidad media a baja al amplificar COI.

El material amplificado se envió para secuenciar en ambas direcciones a MacroGen Inc. (Corea). Los detalles sobre los ejemplares secuenciados se indican en la Tabla 3. Las secuencias se recortaron y refinaron utilizando como guía los cromatogramas, antes de la construcción del cóntigo en MEGA v.10.0.5 (Kumar *et al.* 2018). Las alineaciones se realizaron con Clustal W utilizando el mismo software. Se consideraron también para el análisis secuencias adicionales de otros Limopsidae disponibles en GenBank (los números de acceso de dichas secuencias se informan en la Tabla 3). La mayoría de estas secuencias no están publicadas y sólo han sido brevemente discutidas en Brandt *et al.* (2007). La forma de referirse a estos taxones en la Tabla 3 sigue los nombres y “grupos” indicados en GenBank.

Se analizaron las alineaciones individuales de 28S e ITS, así como un conjunto concatenado de ambos genes (en el caso de los ejemplares para los que ambos marcadores estuvieron disponibles). Se realizaron reconstrucciones filogenéticas de máxima verosimilitud (MV) en MEGA v.10.0.5 (Kumar *et al.* 2018), mediante búsqueda heurística. La Inferencia Bayesiana (IB) se realizó en MrBayes v.3.2 (Ronquist *et al.* 2012), con cuatro corridas simultáneas de 100 generaciones cada una y una frecuencia de muestreo de 100, ó hasta que la desviación estándar promedio de las frecuencias divididas alcanzó $\leq 0,005$. Los resultados se resumieron

en un consenso de la regla de la mayoría del 50%, utilizando un valor de *Burn-in* del 10%. El modelo evolutivo que mejor se ajusta se obtuvo en jModelTest v.2.1.10 (Darriba *et al.* 2012). Se seleccionó el modelo evolutivo TIM1+I+G para el conjunto de datos de 28S, y TVM+G para el ITS y conjuntos de datos concatenados. El soporte de ramas se evaluó a través de 1.000 réplicas de bootstrap en MV y considerando probabilidades posteriores en IB.

En un intento por obtener información molecular complementaria, se amplificaron 5 marcadores diferentes no anclados de repetición de secuencia simple (ISSR): (CA)₆R, (CT)₈A, (AC)₈G, (AG)₈Y, y (GA)₈C. De estos, los dos primeros arrojaron solo dos bandas sin variabilidad entre los ejemplares estudiados; y (AC)₈G produjo siete bandas conservadas entre seis ejemplares que pudieron amplificarse con éxito. (AG)₈Y resultó en numerosas bandas, con variación aleatoria entre ejemplares, de las cuales no se pudo inferir segregación de especies. Aunque se pudieron amplificar con éxito 14 ejemplares con (GA)₈C, con más de 15 bandas para cada ejemplar, la mayoría de estos se conservaron, lo que tampoco arrojó un patrón útil para la distinción de especies. Por lo tanto, los ISSRs tampoco resultaron informativos.

Tabla 3. Material de *Limopsis* considerado en los estudios moleculares. Las cruces indican las secuencias obtenidas en este estudio. Para las secuencias provenientes de GenBank se indican los números de repositorio correspondientes.

| Material | Ejemplar voucher | Localidad | 28S | ITS | CO1 |
|----------|---------------------|---|-----|-----|-----|
| Grupo 1 | 1 | Islas Príncipe Eduardo; 46°48,210'S 37°59,103'E; 126 m | X | X | |
| Grupo 3 | 1 | Banco Burdwood; 54°45,556'S 59°53,197'O; 187 m | X | X | X |
| Grupo 3 | 2 | Banco Burdwood; 54°53,218'S 59°48,900'O; 785 m | X | X | |
| Grupo 3 | 3 | Banco Burdwood; 54°29,803'S 58°23,804'O; 139 m | X | | |
| Grupo 3 | 4 | Este de Tierra del Fuego; 54°07,688'S 65°47,140'O; 294 m | X | X | X |
| Grupo 4 | 1 | Península Antártica; 64°24,7'S 64°19,2'O; 165 m | X | X | |

Tabla 3 (cont.)

| | | | | | |
|---------------------------|-------|--|----------|----------|---|
| Grupo 4 | 2 | Península Antártica; 64°24,7'S 64°19,2'O; 165 m | | | X |
| Grupo 4 | 3 | Península Antártica; 64°24,7'S 64°19,2'O; 165 m | | | X |
| Grupo 4 | 4 | Península Antártica; 64°09,947'S 64°27,258'O; 565 m | X | | |
| Grupo 5 | 1 | Islas Orcadas del Sur; 60°53'S 42°35'O; 487 m | X | X | |
| Grupo 5 | 2 | Islas Orcadas del Sur; 60°55'S 44°04'O; 256 m | X | | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 214,1 | Islas Sandwich del Sur | AY319784 | | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 214,3 | Islas Sandwich del Sur | AY319791 | | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 468,1 | Islas Sandwich del Sur | AY319783 | AY319809 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 468,2 | Islas Sandwich del Sur | AY319785 | AY319819 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 468,3 | Islas Sandwich del Sur | AY319793 | | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 468,4 | Islas Sandwich del Sur | AY319782 | AY319812 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 468,5 | Islas Sandwich del Sur | AY319786 | AY319817 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 468,8 | Islas Sandwich del Sur | AY319788 | AY319813 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 663,1 | Islas Sandwich del Sur | AY319797 | AY319820 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 663,2 | Islas Sandwich del Sur | AY319787 | AY319814 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 663,3 | Islas Sandwich del Sur | AY319792 | AY319818 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 663,4 | Islas Sandwich del Sur | AY319796 | AY319816 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 663,5 | Islas Sandwich del Sur | AY319794 | AY319810 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 678,2 | Islas Orcadas del Sur | AY319789 | AY319815 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 678,3 | Islas Orcadas del Sur | AY319790 | | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 678,4 | Islas Orcadas del Sur | | AY319811 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 874,1 | Islas Sandwich del Sur | AY319795 | | |
| " <i>L. marionensis</i> " | P1C | Isla Marion | AY319798 | | |
| " <i>L. marionensis</i> " | P2A | Isla Marion | AY319799 | | |

Tabla 3 (cont.)

| | | | | |
|---------------------------|---------|------------------------|----------|----------|
| " <i>L. marionensis</i> " | P2B | Isla Marion | AY319800 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 56,1 | Península Antártica | | AY319821 |
| " <i>L. marionensis</i> " | 222,1 | Península Antártica | AY319778 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 228,1 | Península Antártica | AY319777 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 350,1 | Islas Sandwich del Sur | AY319780 | AY319822 |
| " <i>L. marionensis</i> " | 356,1 | Islas Sandwich del Sur | AY319781 | AY319824 |
| " <i>L. marionensis</i> " | 357,1 | Islas Sandwich del Sur | AY319779 | AY319823 |
| " <i>L. marionensis</i> " | 56,3 | Península Antártica | AY319770 | AY319830 |
| " <i>L. marionensis</i> " | 56,4 | Península Antártica | AY319774 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 369,1 | Islas Sandwich del Sur | | AY319828 |
| " <i>L. marionensis</i> " | 369,2 | Islas Sandwich del Sur | | AY319826 |
| " <i>L. marionensis</i> " | 369,3 | Islas Sandwich del Sur | AY319771 | AY319829 |
| " <i>L. marionensis</i> " | 369,4 | Islas Sandwich del Sur | | AY319825 |
| " <i>L. marionensis</i> " | 369,5 | Islas Sandwich del Sur | AY319775 | AY319827 |
| " <i>L. marionensis</i> " | 473,3 | Islas Sandwich del Sur | AY319776 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 473,5 | Islas Sandwich del Sur | AY319772 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | Lmar369 | Islas Sandwich del Sur | AY319773 | |
| " <i>L. marionensis</i> " | 567,1 | Banco Burdwood | AY321303 | |
| <i>L. enderbyensis</i> | 628,1 | Islas Georgias del Sur | AY321301 | AY321305 |
| <i>L. lilliei</i> | 613,2 | Islas Georgias del Sur | AY319805 | |
| <i>L. lilliei</i> | 613,3 | Islas Georgias del Sur | AY319806 | |
| <i>L. lilliei</i> | 627,1 | Islas Georgias del Sur | AY319802 | |
| <i>L. lilliei</i> | 627,2 | Islas Georgias del Sur | AY319803 | |
| <i>L. lilliei</i> | 627,3 | Islas Georgias del Sur | AY319804 | |
| <i>L. lilliei</i> | 640,1 | Islas Georgias del Sur | AY319808 | |
| <i>L. lilliei</i> | 648,1 | Islas Georgias del Sur | AY319801 | AY321304 |
| <i>L. lilliei</i> | 744,1 | Islas Georgias del Sur | AY319807 | |

Tabla 3 (cont.)

| | | | |
|---------------------|-----------------|---------------------|----------|
| <i>L. tenella</i> | 197,1 | Península Antártica | AY321302 |
| <i>Limopsis</i> sp. | BivAToL- 213 | Filipinas | KC429422 |

RESULTADOS

EL GÉNERO *PHILOBRYA* J.G. COOPER, 1867 EN AGUAS PATAGÓNICAS Y ANTÁRTICAS (BIVALVIA: PHILOBRYIDAE)

INTRODUCCIÓN

El género *Philobrya* J.G. Cooper, 1867 comprende un grupo de pequeños bivalvos epibisados, que habita principalmente en las altas latitudes del hemisferio sur, donde se encuentra representado desde el intermareal hasta las grandes profundidades (Coan y Valentich-Scott 2012). En las aguas patagónicas y antárticas es considerado uno de los géneros más diversificados de bivalvos (Linse 2004; Zelaya 2005a; Jackson *et al.* 2015), comprendiendo 15 especies nominales descritas del área de estudio de la presente Tesis: *Philobrya antarctica* (Philippi, 1868); *Philobrya quadrata* (Pfeffer en Martens y Pfeffer, 1886); *Philobrya unguolata* (Pfeffer en Martens y Pfeffer, 1886); *Philobrya atlantica* Dall, 1895; *Philobrya magellanica* (Stempell, 1899); *Philobrya sublaevis* Pelseneer, 1903; *Philobrya wandelensis* Lamy, 1906; *Philobrya multistriata* Lamy, 1908; *Philobrya blakeana* (Melvill y Standen, 1914); *Philobrya olstadi* (Soot-Ryen, 1951), *Philobrya brattstromi* Soot-Ryen, 1957; *Philobrya capillata* Dell, 1964; *Philobrya crispa* Linse, 2002; *Philobrya sanjuani* Urcola y Zelaya, 2021; *Philobrya alata* Urcola y Zelaya, 2021. Las descripciones originales de varias de estas especies estuvieron basadas en uno o unos pocos ejemplares, y en algunos casos no se sabe más de estas especies más allá de su descripción original. A estos hechos se suma que, en algunos casos, el material tipo no se encuentra preservado; y al escaso conocimiento que existe sobre la variabilidad intraespecífica de la mayoría de las especies. Lo previo redundaba en lo complicado de entender con precisión el concepto original y delimitar las diferentes especies (Soot-Ryen 1960). Además, existe un complejo uso de distintos géneros por parte de diferentes autores para referir a las mismas especies.

Bernard (1897) realizó una revisión de las especies de *Philobrya* que se conocían hasta fines del siglo XIX, enfatizando que ciertos aspectos de la disoconcha (forma y ornamentación), la charnela (series de dientes y ligamento), y la prodisoconcha (tamaño y ornamentación) presentan importancia taxonómica, y describiendo la forma en que dichos caracteres varían a lo largo de la ontogenia. Sin embargo, hoy en día varias de estas especies fueron excluidas del género *Philobrya* (Finlay 1926; Spencer *et al.* 2009; Huber 2010; Urcola y Zelaya 2021).

Pfeffer (en Martens y Pfeffer, 1886) propuso el género *Philippiella* para ubicar a dos especies nuevas provenientes de Islas Georgias del Sur: *P. quadrata* y *P. ungulata*. Hedley (1916) describió otras tres especies bajo este género: *P. bagei*, *P. hamiltoni* y *P. orbiculata*. A partir de combinar las características de estas especies con la información previamente brindada por Pfeffer para las especies por él descritas, Hedley (1916) mencionó que *Philippiella* se caracteriza por presentar una conchilla de gran tamaño, lisa, cubierta por un grueso periostraco que se extiende del margen de la conchilla, formando pliegues radiales y comarginales en cuya intersección se desarrollan setas largas y delgadas, y la charnela edéntula. Esta última característica fue utilizada por el autor para diferenciar a *Philippiella* de *Philobrya*, un género para el cual describió la presencia de dos series de dientes en la charnela.

Soot-Ryen (1951) agregó en *Philippiella* a las especies antárticas: *Philobrya limoides* E.A. Smith, 1907, *Philobrya tumida* Thiele, 1912, *P. sublaevis* y *P. olstadi*.

De manera alternativa, Powell (1958) utilizó el género *Hochstetteria* Vélain, 1876 para ubicar a *Philobrya limoides* y *Philippiella bagei*, un género en el que además ubicó a *Philobrya wandelensis*, y una especie nueva por él descripta: *Hochstetteria obesa*.

Dell (1964) estudió varias especies de Philobryidae presentes en aguas antárticas y subantárticas. Como parte de ese estudio, Dell (1964) reconoció 10 especies válidas de *Philobrya*, y consideró a *P. ungulata* como sinónimo de *P. quadrata*, y a *P. limoides*, *P. bagei* y *P. orbiculata* como sinónimos de *P. sublaevis*; además, los géneros *Philippiella* y *Hochstetteria* que habían sido utilizados previamente para estas especies los consideró sinónimos de *Philobrya*.

Jackson *et al.* (2015) realizaron el primer estudio molecular de las Philobryidae, y su radiación en el Océano Austral. En dicho estudio consideraron cinco especies de *Philobrya*, reconociendo que este género (como actualmente definido) es parafilético, y que algunas especies comprenden en realidad a complejos de especies.

El objetivo de este estudio es revisar los caracteres diagnósticos del género *Philobrya* y, a partir de dicha información, realizar la revisión sistemática de las especies referidas en la bibliografía previa bajo el género *Philobrya* para aguas patagónicas y antárticas adyacentes, a fin de definir cuántas y cuáles son las especies válidas, y brindar precisiones sobre sus rangos de distribución geográfica y batimétrica.

SISTEMÁTICA

Philobryidae Bernard, 1897

Philobrya J.G. Cooper, 1867

Especie tipo: *Bryophila setosa* Carpenter, 1864 (por monotipia)

Comentarios: Carpenter (1864), Bernard (1897) y Tevesz (1977) describieron e ilustraron para *Philobrya setosa* (la especie tipo de género) la presencia de dos series de dientes irregulares, elongados y delicados, perpendiculares a la placa charnelar. De acuerdo a Malchus (2006) estos elementos corresponden a dientes G1b, encontrándose los dientes G2 ausentes en *Philobrya*. El estudio del material tipo y ejemplares adicionales de *P. setosa* (Fig. 9A, C – F) revela que estos dientes (G1b anteriores y posteriores) están efectivamente bien desarrollados en ejemplares de pequeño tamaño (de hasta 3,0 mm de L; Fig. 9C, D). Sin embargo, en ejemplares mayores de 4,3 mm de L, estos dientes se tornan apenas visibles o incluso desaparecen por completo (Fig. 9F). Una condición intermedia se observó en un ejemplar de 3,6 mm de L, en la que los dientes se encuentran parcialmente desintegrados (Fig. 9E). Este hecho revela que en la medida en que los ejemplares de *P. setosa* incrementan su tamaño sufren una reducción/pérdida de los dientes G1b; y este hecho no parece estar directamente correlacionado con la condición juvenil/adulta de los ejemplares. Howard (1953) mencionó la presencia de crías incubadas en el interior de ejemplares de *P. setosa* de aproximadamente 2,7 mm de L, un tamaño similar al de los ejemplares que aún tienen dientes bien desarrollados. De manera alternativa, la reducción/pérdida de dientes podría estar correlacionada con ejemplares gerónticos. La presencia de series anterior y posterior de dientes G1b descritos para *P. setosa* también se observaron en todas las especies de las aguas patagónicas y antárticas que se describen a continuación. La talla a la cual estos dientes desaparecen varía entre las distintas especies, de hecho, en algunas de las especies estudiadas los dientes G1b se observaron en todo el rango de tallas disponible. Esto induce a pensar que: i) en algunos taxones, estos dientes podrían no perderse en los ejemplares más grandes o, ii) de manera alternativa, que algunas de las especies podrían alcanzar una talla máxima mayor que la aquí considerada.

Además de variar en la talla en que se pierden los dientes G1b, en el material estudiado se reconocieron variaciones interespecíficas en la relación entre la extensión de las series anterior y posterior de dientes, y en el ángulo que forman las dos series de dientes.

En *P. setosa* el resilífero es elongado, proyectado posteriormente, y sobre el mismo se aloja un ligamento compuesto por dos porciones lamelares (una anterior y otra posterior) separadas por una porción fibrosa central (Fig. 9D). Estas características se observaron también en todas las especies aquí estudiadas, aunque la extensión del resilífero resultó un carácter variable entre las distintas especies.

Hasta el momento, sólo un reducido número de trabajos han considerado la anatomía de especies de *Philobrya* (Pelseneer 1903; Burne 1920; Thiele 1923; Morton 1978). Entre los caracteres reconocidos como distintivos de este género se encuentran la presencia de un único músculo aductor (el posterior) y un pequeño músculo retractor bisal (anterior), dos caracteres cuya presencia fue confirmada aquí para *P. setosa* y todas las especies estudiadas de aguas patagónicas y antárticas. La impronta del músculo aductor de *P. setosa* es de contorno subcircular, poco notoria, y ubicada en el tercio posterior de las valvas, desplazada dorsalmente. Esta condición es coincidente con lo observado en la mayoría de las especies aquí estudiadas. Sin embargo, en algunas especies la impronta del músculo aductor aparece desplazada anteriormente, adquiriendo incluso una posición central/subcentral (aunque siempre desplazada dorsalmente).

La conchilla de *P. setosa* es mitiliforme, una característica que también aparece en algunas de las especies aquí estudiadas. Aunque, otras especies de aguas patagónicas y antárticas presentan conchillas modioliformes u ovaladas. Malchus (2006) describió la presencia de un ángulo umbonal de 90 a 120°. Sin embargo, en algunas de las especies consideradas en este estudio se halló un ángulo ligeramente menor a 90°.

Philobrya setosa presenta el periostraco grueso, amarillo pálido, que se extiende más allá del margen de la conchilla, formando prominentes pliegues radiales y comarginales; y proyectado en setas largas y delgadas. La mayoría de las especies aquí estudiadas, presentan variaciones interespecíficas en el grosor, coloración y extensión del periostraco. Además, los pliegues radiales y comarginales exhiben diferentes grados de desarrollo, e incluso en algunas especies estos pliegues están ausentes. Las setas periostracales presentan variaciones en grosor y longitud, e incluso algunas especies carecen de estas estructuras.

Philobrya setosa (Fig. 9A) presenta grandes similitudes en la forma general de la conchilla, las características del periostraco y morfología de la charnela con *Hochstetteria aviculoides* Vélain, 1877 (Fig. 9B) [especie tipo de *Hochstetteria*, según Kobelt 1881]. De hecho, varios autores (entre ellos: Bernard 1897; Dell 1964, 1990; Tevesz 1977) consideraron a

Hochstetteria como un sinónimo de *Philobrya*. Sin embargo, *Hochstetteria* difiere de *Philobrya* por presentar dos músculos aductores: uno anterior y otro posterior (Figs. 9H, I). Esta característica permite concluir que *Hochstetteria* y *Philobrya* merecen ser considerados dos géneros diferentes, y que todas las especies presentes en aguas patagónicas y antárticas corresponden al segundo de estos géneros.

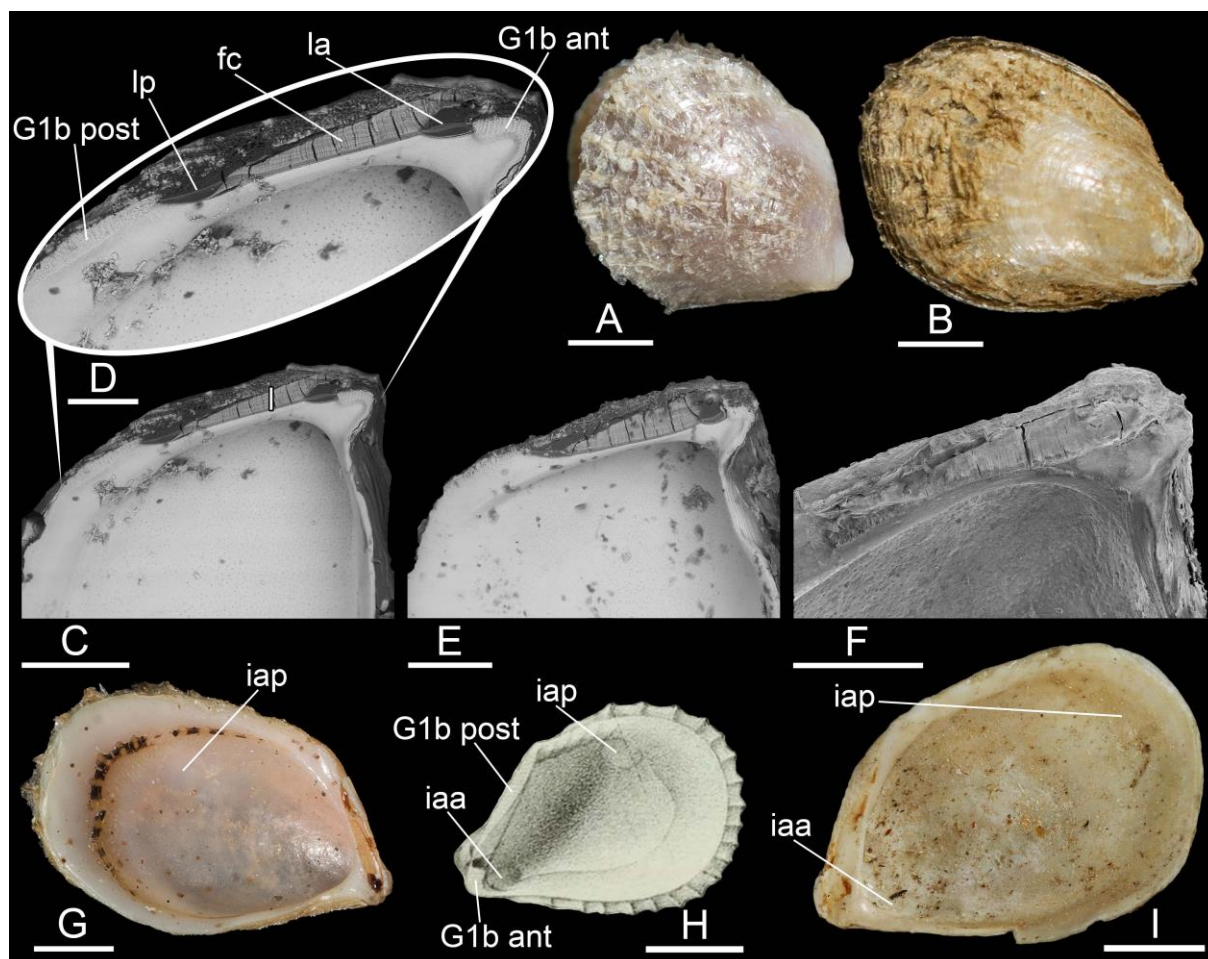


Figura 9A, C–G: *Philobrya setosa*. **A, F, G:** Sintipos, $L = 4,3$ mm y $4,5$ mm (USNM 16187) (dientes G1b ausentes); **C, D:** ejemplar de Isla San Clemente, Estados Unidos, $L = 2,9$ mm (SBMNH 124769) (notar los dientes G1b bien desarrollados); **E:** ejemplar de Del Monte, Estados Unidos, $L = 3,6$ mm (SBMNH 107633) (notar los dientes G1b parcialmente desintegrados). **B, H, I: *Hochstetteria aviculoides*.** **B, I:** Sintipos (MNHN-IM-2000-34175); **H:** ejemplar ilustrado por Vélain (1877: lám. 5, fig. 4). (**A, B**) vistas externas valva derecha con periostraco, (**C–F**) detalles de la charnela valva izquierda, (**G**) vista interna valva izquierda, (**H, I**) vistas internas valva derecha. Abreviaturas: fc, porción fibrosa central del ligamento; G1b ant, serie anterior de dientes G1b; G1b post, serie posterior de dientes G1b; iaa, impronta del músculo aductor anterior; iap, impronta del músculo aductor posterior; l, ligamento; la, porción lamelar anterior del ligamento; lp, porción lamelar posterior del ligamento. Escalas: **A, B, G–I** = 1 mm; **C, E, F** = 500 μ m; **D** = 200 μ m.

Especies de *Philobrya* halladas en el área de estudio

Philobrya quadrata (Pfeffer en Martens y Pfeffer, 1886)

(Figuras 10, 11)

Philippiella quadrata Pfeffer en Martens y Pfeffer, 1886: 119, 120, lám. 4, figs. 6a, b.

Philippiella ungulata Pfeffer en Martens y Pfeffer, 1886: 120, 121, lám. 4, fig. 7.

Localidades tipo: Islas Georgias del Sur, [54°29'S 36°33'O].

Material examinado: **Islas Georgias del Sur**: 54°30'S 35°50'O, 94 m (1 ej.). **Banco Burdwood**: 54°16,67'S 59°57,79'O, 96 m (2 ej. y 2 vls.), 54°23,32'S 59°41,18'O, 65 m (7 ej. y 4 vls.), 54°24,21'S 59°32,49'O, 86 m (6 ej. y 7 vls.).

Distribución: Banco Burdwood (este estudio) e Islas Georgias del Sur (Pfeffer en Martens y Pfeffer 1886; este estudio) (Fig. 10); 65–94 m. La especie fue también mencionada del este de Tierra del Fuego (Dell 1964), Islas Malvinas (Dell 1964), Isla Marion (Dell 1964; Branch *et al.* 1991) y Mar de Amundsen (Moreau *et al.* 2013), aunque estos registros no pudieron ser verificados (ver “comentarios”).

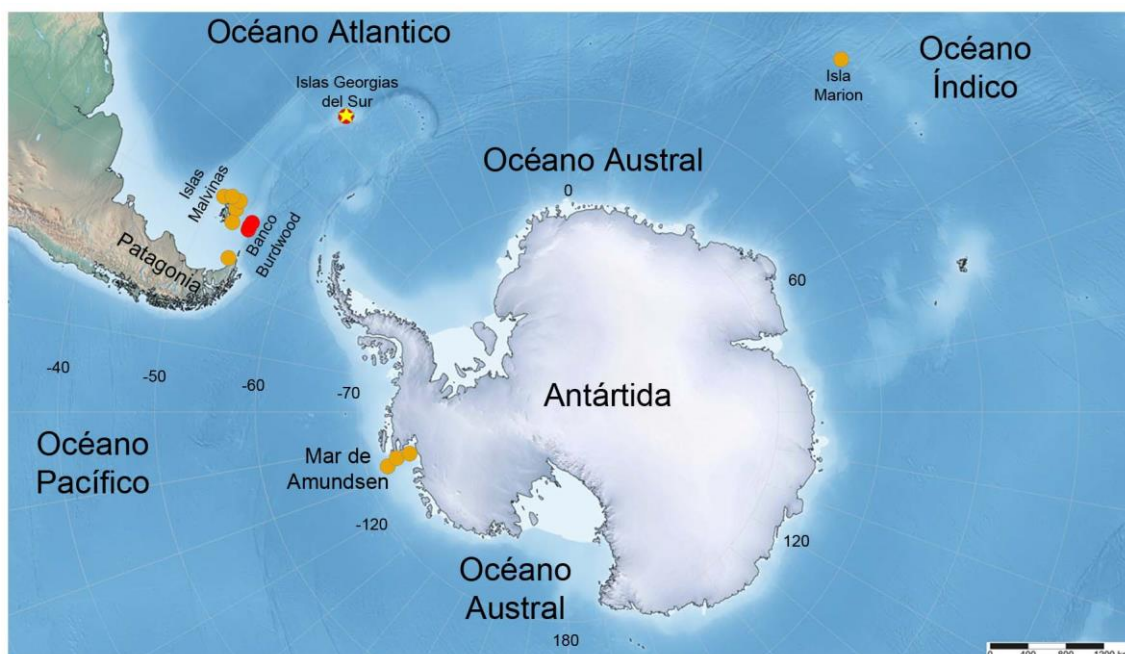


Figura 10. Registros de *Philobrya quadrata*. Localidades tipo (estrella), material examinado (círculos rojos) y registros bibliográficos no verificados (círculos naranjas).

Redescripción: Conchilla pequeña para el género (L máxima observada = 5,3 mm), ovalada ($A/L = 0,93 \pm 0,04$; $n = 10$), comprimida ($C/A = 0,56 \pm 0,06$; $n = 10$), equivalva, delicada. Área dorsal estrecha, aunque bien diferenciada. Umbos prominentes en los ejemplares más grandes, ubicados en el extremo anterior. Ángulo umbonal: 85 a 95° ($n = 11$). Margen dorsal comprendiendo una porción anterior larga y recta, que asciende verticalmente y una porción posterior curvada e insensiblemente conectada con el margen posterior. Margen ventral prácticamente recto en los ejemplares más pequeños, cóncavo en los ejemplares más grandes, como consecuencia del desarrollo del surco bisal.

Prodisoconcha oval, más alta en su extremo posterior que en el anterior, de 315 a 385 μm de longitud ($n = 4$), elevada de la disoconcha; con engrosamientos anterodorsal y posterodorsal. Superficie microscópicamente punteada, describiendo una serie de arcos que irradian desde el ápice de la prodisoconcha y se cruzan en ángulo recto formando un patrón quincuncial.

Disoconcha blanquecina, opaca, de apariencia lisa, sólo ornamentada con débiles estrías radiales (35–45).

Periostraco grueso, amarillo pajizo, liso; extendiéndose más allá de los márgenes de la conchilla (hasta 1 mm en los ejemplares más grandes).

Superficie interna de la conchilla y márgenes lisos. Impronta del músculo aductor ubicada en la mitad antero-posterior de las valvas.

Dientes G1b preservados en ejemplares de hasta 2 mm de L . Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 160 a 165° ($n = 5$). Serie anterior un cuarto de la extensión de la serie posterior. En ejemplares mayores de 3 mm de L ya no resulta posible reconocer los dientes. Resilífero elongado.

Comentarios: El material tipo de *P. quadrata* depositado originalmente en el ZMH (Dell 1964) se encuentra perdido desde comienzos del siglo XX (Thiele 1912). Por dicho motivo, el concepto original de esta especie sólo puede ser definido sobre la base de su descripción original.

Pfeffer (en Martens y Pfeffer 1886) describió dos especies de Islas Georgias del Sur: *Philippiella quadrata* (Fig. 11A, I) y *P. ungulata* (Fig. 11J). Estas especies fueron diferenciadas por: 1) la forma general de la conchilla (“subcuadrada” en *P. quadrata* vs. “subcircular” en *P. ungulata*), 2) las características del margen ventral (“notoriamente

cóncavo” en *P. ungulata* vs. “ligeramente cóncavo” en *P. quadrata*) y 3) el umbo (marcadamente recurvado en *P. ungulata* vs. ligeramente arqueado en *P. quadrata*). A partir de las medidas provistas en su descripción, la conchilla de *P. ungulata* resulta además más inflada que la de *P. quadrata* ($C/A = 0,57$ vs. $0,44$, respectivamente). Las descripciones de estos dos taxones estuvieron basadas en un único ejemplar de cada una. Al considerar una serie de ejemplares (este estudio), de un amplio rango de tallas ($1,9\text{--}5,3$ mm L), se hace evidente que la forma general de la conchilla y las características del margen ventral son caracteres que presentan una considerable variabilidad, incluso entre ejemplares de una misma localidad. Las características del umbo podrían/parecerían estar asociadas a la convexidad del margen ventral, producto de la profundización del surco bisal. Estos hechos llevan a poner en juicio el uso de estos caracteres para diferenciar ambos taxones, motivo por el cual son aquí considerados como sinónimos (aunque la convexidad de la conchilla de los ejemplares aquí estudiados es más parecida a lo mencionado por Pfeffer (en Martens y Pfeffer 1886) para *P. ungulata*). *Philobrya quadrata* se reconoce por su conchilla ovalada, ornamentada con estrías radiales muy débiles, solo visibles cuando se observa a más de 35 aumentos; y cubierta de periostraco liso; con la prodisoconcha pequeña para el género, y microscópicamente punteada.

La figura original de Pfeffer (en Martens y Pfeffer 1886) de *P. ungulata* (Fig. 11J) consiste en una valva interna, la cual presenta una forma similar a la de *P. magellanica* (Fig. 13F–K). Sin embargo, *P. magellanica* presenta el periostraco con pliegues radiales mientras que en *P. ungulata* (considerada aquí un sinónimo de *P. quadrata*) el periostraco es liso (ver comparación adicional de estas especies bajo *P. magellanica*).

Soot-Ryen (1951) identificó un ejemplar de *Philobrya* proveniente de Islas Georgias del Sur como *Philippiella ungulata*, aunque comentó que *P. quadrata* y *P. ungulata* se encuentran sumamente relacionadas, y que podrían incluso representar “formas” de una única especie. Dell (1964) a partir del estudio de ejemplares proveniente de Islas Georgias del Sur, Islas Malvinas e Isla Marion, consideró a *P. ungulata* como sinónimo de *P. quadrata*. Dell (1964) utilizó la ornamentación de la prodisoconcha para definir a *P. quadrata*. Sin embargo, la presencia de ornamentaciones microscópicamente punteadas no es un carácter exclusivo de esta especie, sino que aparece también en otras especies del área de estudio (*e.g.*, *P. magellanica*, *P. wandelensis*, *P. sanjuani*, *P. capillata*).

Melvill y Standen (1907) identificaron como *Philobrya quadrata* ejemplares recolectados en las Islas Orcadas del Sur. Sin embargo el estudio de este material (NMS Z 1921.143.699) revela la presencia de una conchilla mitiliforme, con setas periostracales cortas y anchas, dispuestas en líneas radiales. Estas características permiten concluir que dicho material no corresponde realmente a *P. quadrata* sino a *P. olstadi* (ver comentarios adicionales bajo esta especie).

Hain (1990: 84, lám. 12, figs. 3a, b) identificó ejemplares provenientes del Mar de Weddell como *Philobrya* cf. *quadrata*. Sin embargo, al comparar el ejemplar ilustrado por dicho autor con los ejemplares del presente estudio, se observa que: el ejemplar estudiado por Hain resulta más ovalado, presenta el umbo considerablemente más ancho y la prodisoconcha considerablemente más grande. Además, en el ejemplar ilustrado por Hain, el margen dorsal se encuentra uniformemente arqueado, mientras que en los ejemplares aquí estudiados, el margen dorsal se encuentra diferenciado en dos porciones una anterior larga y recta y una porción posterior curvada. Las características anteriormente reseñadas, sugieren que el ejemplar de Hain correspondería en realidad a *P. tumida* (Fig. 38), una especie mencionada para el Mar de Weddell por Engl (2012).

Philobrya quadrata fue mencionada también para Isla Marion (Dell 1964; Branch *et al.* 1991) y Mar de Amundsen (Moreau *et al.* 2013). Sin embargo, el no haber tenido acceso a estos materiales me impide corroborar sus identidades, por lo tanto, estos registros se consideran dudosos y no fueron tenidos en cuenta al momento de determinar la distribución de esta especie.

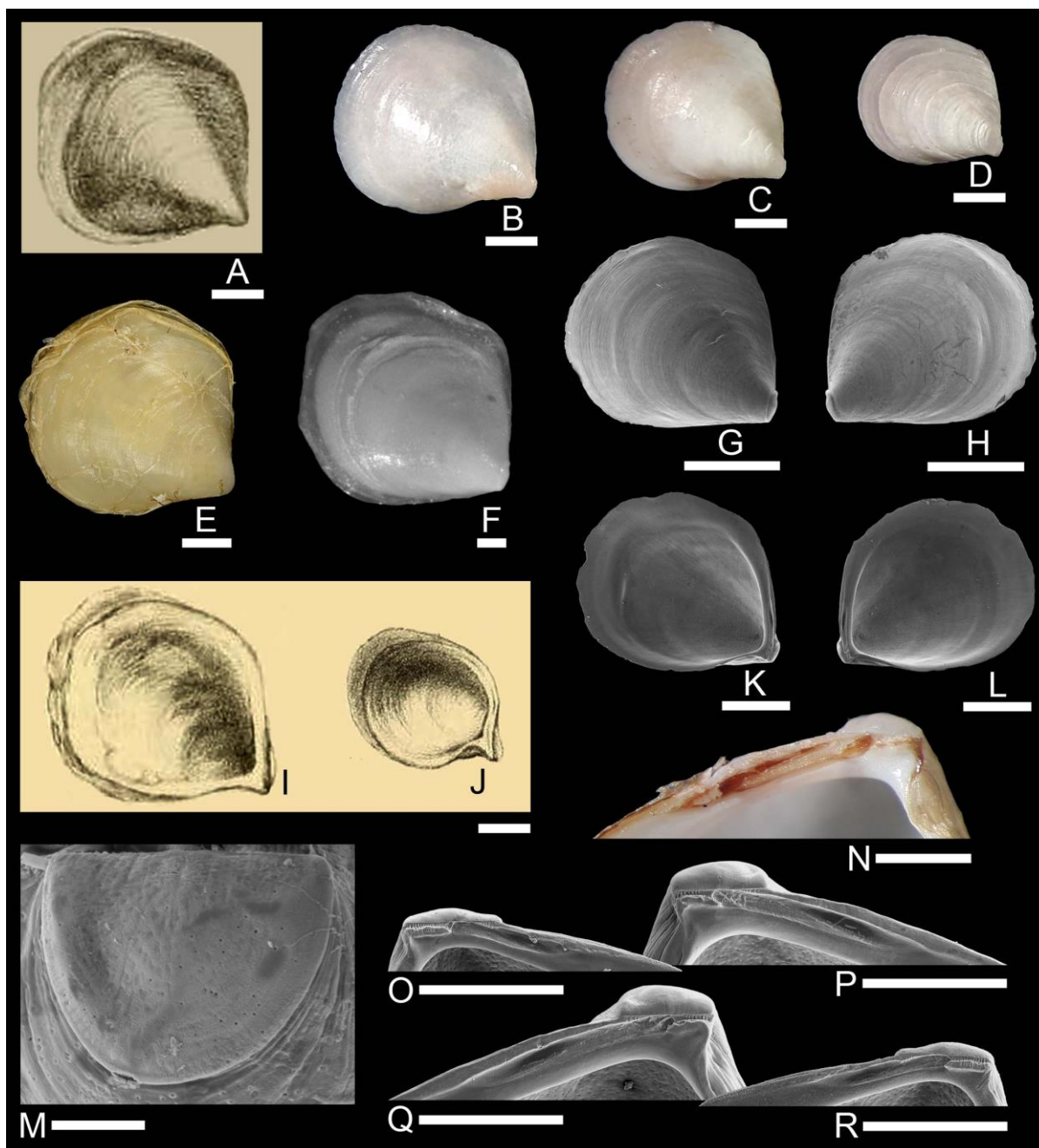


Figura 11. *Philobrya quadrata*. **A, I:** ilustración original de *Philippiella quadrata*; **B–D, N:** ejemplares de Banco Burdwood, 65 m; **E:** ejemplar de Banco Burdwood, 65 m; **F:** ejemplar de Islas Georgias del Sur, 94 m; **G, H, K–M, O–R:** ejemplares de Banco Burdwood, 86 m; **J:** ilustración original de *Philippiella unguata*. (**A, E, F**) vistas externas valva derecha con periostraco, (**B–D, G**) vistas externas valva derecha sin periostraco, (**H**) vista externa valva izquierda sin periostraco, (**I–K**) vistas internas valva izquierda, (**L**) vista interna valva derecha, (**M**) detalle de prodisoconcha, (**O, P**) detalles de la charnela valva derecha (**O:** ejemplar de 1,9 mm L, **P:** ejemplar de 3,0 mm L), (**N, Q, R**) detalles de la charnela valva izquierda (**R:** ejemplar de 1,9 mm L, **Q:** ejemplar de 3,0 mm L). Escalas: **A–L** = 1 mm; **M** = 100 µm; **N–R** = 200 µm.

Philobrya magellanica (Stempell, 1899)

(Figuras 12, 13)

Avicula (Meleagrina) magellanica Stempell, 1899: 230, figs. 13–15.

Stempellaria magellanica: Clasing 1918: 22.

Philobrya antarctica: Forcelli 2000: 147, fig. 472 (*non* Philippi, 1868).

Philobrya capillata: Linse 2002: fig. 9.1.2-15; Jackson *et al.* 2015: figs. 2E, 3E (*non* Dell, 1964).

Localidades tipo: Punta Arenas, [53°10'S 70°54'O], 10 brazas [18,3 m] y Bahía San Nicolás, [53°50'S 71°07'O], 15 brazas [27,4 m], Estrecho de Magallanes.

Material examinado: Fotografías de un sintipo de Punta Arenas (ZMB-Moll 51991). **Santa Cruz**: Puerto Deseado, 47°45,30'S 65°52,90'O, intermareal (7 vls.), 47°45,41'S 65°52,64'O, sin registro batimétrico (1 ej.), 47°45,42'S 65°52,60'O, sin registro batimétrico (1 ej.), 47°45,54'S 65°52,20'O, sin registro batimétrico (1 ej.), [47°45'S 65°55'O], sin registro batimétrico (1 ej.), 47°46,90'S 65°52,80'O, 6 m (1 ej. y 1 vl.), 47°47,30'S 65°52,50'O, 8–9 m (1 ej. y 7 vls.). **Estrecho de Magallanes**: Punta Arenas, [53°10'S 70°54'O], sin registro batimétrico (MACN-In 12342-1: 1 ej.); Canal David, 53°38,48'S 72°22,86'O, 40 m (10 ej. y 1 vl.); Bahía Nash, 53°42'S 72°21'O, 30 m (1 ej.); Cabo Holand, 53°48,63'S 71°37,46'O, 15–25 m (1 ej.); Bahía Rosa, 53°52,75'S 71°13,33'O, 25–30 m (2 vls.). **Canal Beagle**: Dos Lomos, 54°51'S 68°19'O, 5–10 m (1 ej.); Bahía Ushuaia, 54°50'S 68°15'O, 18–21 m (1 ej.); Isla Conejo, 54°50,88'S 68°14,67'O, 16 m (2 ej. y 6 vls.); Pozo Ángel, 54°50'S 68°14'O, 21 m (3 vls.); Puerto Carelo, 54°52'S 68°13'O, 12–20 m (1 ej.); Punta Segunda: 54°52'S 68°18'O, 74–98 m (1 ej.), 54°52'S 68°07'O, 21–23 m (1 ej.), 54°50,90'S 68°02,80'O, 12 m (4 ej. y 3 vls.), 54°51,27'S 68°02,15'O, 14 m (1 ej.), 54°51,27'S 68°02,12'O, 14 m (4 ej. y 4 vls.); Isla Becasses, 54°57'S 67°01'O, 30–40 m (6 ej. y 1 vl.); Paso Richmond, [55°16'S 66°45'O], sin registro batimétrico (MACN-In 24951: 1 ej.); Monte Moat, 55°02'S 66°42'O, 15–20 m (4 ej. y 13 vls.); Cabo San Pío, 55°03'S 66°37'O, 30–35 m (8 vls.), 55°06'S 66°29'O, 65–80 m (2 ej. y 3 vls.). **Este de Tierra del Fuego**: Río Grande [53°47'S 67°41'O], sin registro batimétrico (MACN-In 12622: 1 ej.). **Isla de los Estados**: Puerto Cook, [54°46'S 64°03'O], sin registro batimétrico (MACN-In 35219: 1 ej.); Puerto Vancouver, 54°52,44'S 64°03,37'O, 271 m (5 vls.). **Banco Burdwood**: 54°31,68'S 61°27,98'O, 137 m (21 ej. y 34 vls.), 54°28,49'S

60°56,46'O, 102 m (43 vls.), 54°29,74'S 60°12,59'O, 95 m (3 ej. y 8 vls.), 54°16,67'S 59°57,79'O, 96 m (2 ej. y 27 vls.), 54°30,39'S 59°48,65'O, 105 m (17 vls.), 54°24,21'S 59°32,49'O, 86 m (4 ej. y 39 vls.), 54°28,83'S 59°11,67'O, 122 m (2 ej. y 14 vls.), 54°23,82'S 58°30,53'O, 135 m (1 ej. y 5 vls.), 54°11,54'S 58°19,88'O, 90 m (1 ej. y 10 vls.).

Distribución: Santa Cruz (este estudio), Estrecho de Magallanes (Stempell 1899; este estudio), este de Tierra del Fuego (este estudio), Canal Beagle (este estudio), Cabo de Hornos (Linse 2002), Isla de los Estados (este estudio) y Banco Burdwood (este estudio) (Fig. 12); intermareal a 430 m (5–137 m ejemplares vivos).

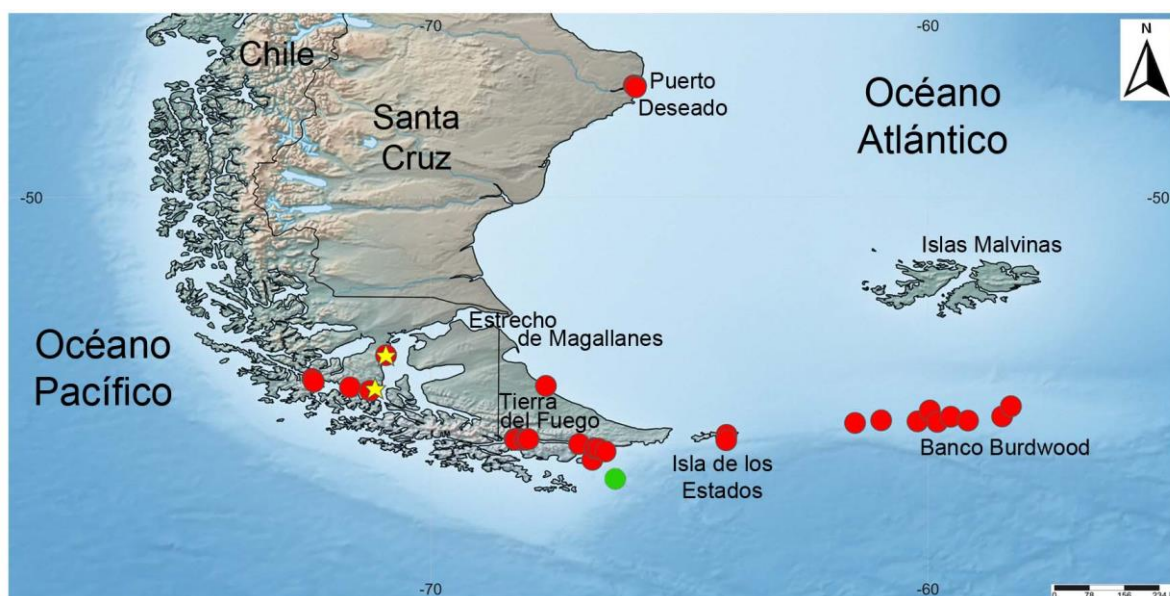


Figura 12. Registros de *Philobrya magellanica*. Localidades tipo (estrellas), material examinado (círculos rojos) y registro bibliográfico verificado (círculo verde).

Redescripción: Conchilla grande para el género (L máxima observada = 7,2 mm; hasta 11 mm según Stempell (1899)), ovalada, casi tan alta como larga ($A/L = 0,91 \pm 0,03$; $n = 30$), comprimida ($C/A = 0,53 \pm 0,03$; $n = 30$), equivalva, sólida. Área dorsal estrecha, poco diferenciada. Umbos subterminales, dirigidos hacia el margen ventral, poco proyectados, angostos. Ángulo umbonal: 100 a 115° ($n = 21$). Margen dorsal comprendiendo una porción anterior recta a ligeramente convexa, y una porción posterior ampliamente arqueada e insensiblemente conectada con el margen posterior, con el que forma una curva continua. Margen ventral recto en los ejemplares más pequeños, notoriamente cóncavo en los ejemplares más grandes debido a la profundización del surco bisal.

Prodisoconcha oval, más alta en su extremo posterior que el anterior, de 400 a 430 μm de longitud ($n = 10$), elevada de la disoconcha; con engrosamientos anterodorsal y posterodorsal; superficie con punteado microscópico formando numerosos arcos que irradian desde el ápice y se cruzan en ángulo recto, originando un patrón quincuncial; puntuaciones pequeñas, ovaladas.

Disoconcha blanquecina, opaca; ornamentación conformada por 15 a 20 costillas radiales delgadas y bajas, poco notorias.

Periostraco grueso, amarillo a marrón amarillento, extendiéndose más allá de los márgenes de la conchilla (hasta 2 mm en los ejemplares más grandes); formando finos pliegues radiales.

Superficie interna de la conchilla y márgenes lisos. Impronta del músculo aductor ubicada en la mitad antero-posterior de las valvas.

Dientes G1b preservados en ejemplares de hasta 2 mm de L. Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 164 a 172° ($n = 8$). Serie anterior un cuarto de la extensión de la serie posterior. En ejemplares de entre 2 y 3,5 mm de L solo se distinguen los dientes de la serie anterior, y en ejemplares mayores de 3,5 mm de L no resulta posible reconocer dientes de ninguna de las dos series. Resilífero elongado.

Comentarios: Por la morfología general de la conchilla, *P. magellanica* recuerda a *P. quadrata*, de la que difiere por presentar la disoconcha con ornamentación radial más notoria y el periostraco con pliegues radiales (comparar Figs. 11A–H y 13A–E). Además, en *P. magellanica* el ángulo umbonal es mayor que en *P. quadrata* (100–115° vs. 85–95°, respectivamente); esto se relaciona con el hecho que los umbos de *P. magellanica* son subterminales, bajos y dirigidos hacia el margen ventral, mientras que los de *P. quadrata* son terminales, prominentes y dirigidos anteriormente.

El material ilustrado por Jackson *et al.* (2015: figs. 2G) como *P. magellanica* no se corresponde con el concepto aquí reconocido para esta especie. El contorno mitiliforme de dicho material, y la presencia de más de 30 costillas radiales en la disoconcha, sugieren que dicho material correspondería a *P. capillata*.

Philippi (1868) describió *Modiola antarctica* sobre la base de un ejemplar obtenido en la región de Magallanes, señalando la similitud de esta especie con *M.[odiolus] barbatus* (Linnaeus, 1758). Soot-Ryen (1959) reubicó a esta especie en el género *Philobrya*, sugiriendo

que podría ser un sinónimo de *P. magellanica*. Esta sinonimia fue seguida por Bernard (1983), Forcelli (2000) y Huber (2010). Sin embargo, en la descripción original de *P. antarctica* (Philippi 1868: 224) se mencionan el parecido de esta especie con un juvenil de *Modiolus barbatus* (hecho que fue ratificado por Lamy (1936: 266)). La conchilla modioliforme de esta última especie (Huber 2010: 122) no concuerda con la conchilla ovalada de *P. magellanica*. Además, la descripción original de *P. antarctica* da cuenta de la presencia de un periostraco con setas cortas, dispuesto en líneas radiales, característica que no aparece en *P. magellanica*. Estos hechos revelan que *P. magellanica* y *P. antarctica* no serían realmente sinónimos. De manera alternativa, *P. antarctica* podría corresponder a un sinónimo de *P. atlantica*, *P. blakeana* o *P. brattstromi*, tres especies magallánicas que presentan estas características (ver descripciones e ilustraciones de estas especies). Sin embargo, el hecho de que la descripción original de *P. antarctica* carezca de detalles, sumado al hecho de que la especie no haya sido nunca ilustrada y que el material tipo no fue hallado en el MNHNCL (Oscar Gálvez Herrera, *in litt.*, octubre de 2019), impiden ser conclusivo sobre la identidad de esta especie. En consecuencia, *P. antarctica* es considerado un *nomen dubium*.

Philobrya sublaevis Pelseneer, 1903: 25, 26, 42, 43, lám. 7, figs. 93–95, lám. 8, figs. 96–99; Lamy 1906a: 51, fig. 5; Lamy 1906b: 18, lám. 1, figs. 17, 18; Thiele 1912: 227, lám. 17, figs. 11, 11a; Dell 1964: 163, 165, 166, figs. 2.15, 2.16, lám. 4, fig. 7 (*in part*); Nicol 1966: 28–31, lám. 4, figs. 3, 5, 7; Mühlenhardt-Siegel 1989: 159, 172, lám. 2, fig. 13; Dell 1990: 27–30, figs. 41, 50; Hain 1990: 84, 85, 144, 145, lám. 12, figs. 4a–d; Choe *et al.* 1994: 23, 24, fig. 17; Absher y Feijó 1998: 440, fig. 2E; Narchi *et al.* 2002: 653–655, fig. 13; Aldea y Troncoso 2008: 94, 103, fig. 91; Engl 2012: fig. 7; Jackson *et al.* 2015: figs. 2H, 3H; Osorno Arango y Cantera Kintz 2021: 202, 203, fig. 4a.

Philobrya limoides E.A. Smith, 1907: 4, 5, lám. 3, figs. 2–2b.

Philippiella bagei Hedley, 1916: 20, lám. 1, figs. 5–7.

Philippiella orbiculata Hedley, 1916: 21, lám. 1, figs. 12, 13.

Philippiella sublaevis: Carcelles 1953: 212, lám. 5, fig. 101.

Hochstetteria sublaevis: Egorova 1982: 60, 120, figs. 257–259.

Philobrya meridionalis: Melvill y Standen 1907: 145; Powell 1960: 172 (*non* E.A. Smith, 1885).

Localidades tipo: Mar de Bellingshausen, 70°00'S 80°48'O, 550 m (*Philobrya sublaevis*); Winter Quarters [Bahía Cuarteles de Invierno], Mar de Ross, [77°50'S 166°39'O], 20–130 brazas [36,5–219,5 m] (*Philobrya limoides*); Commonwealth Bay [Bahía de la Mancomunidad], Mar de Urville, [66°54'S 142°40'E], 3–60 brazas [5,5–109,7 m] (*Philippiella bagei*); este de la Barrera de la Tierra de Adelia, Mar de Urville, 66°55'S 145°21'E, 288 brazas [526,7 m] y Mar de Davis 66°08'S 94°17'E, 120 brazas [219,5 m] (*Philippiella orbiculata*).

Material examinado: Fotografías de un sintipo de *Philobrya limoides* (NHMUK 1905.7.10.73-82), cinco sintipos de *Philippiella bagei* (AM C.46517) y cuatro sintipos de *Philippiella orbiculata* del Mar de Davis (AM C.46521). **Islas Sandwich del Sur**: 59°54,79'S 32°28,93'O, 518 m (5 ej. y 2 vls.). **Islas Orcadas del Sur**: 60°40,99'S 46°14,56'O, 104 m (1 ej.), 60°42,33'S 46°01,34'O, 85 m (3 ej.), 60°53'S 44°33'O, 218 m (1 ej.), 60°58,89'S 43°26,71'O, 399 m (1 ej.). **Islas Shetland del Sur**: 61°26'S 56°25'O, 350 m (MACN-In 35281: 1 ej.); Bahía Luna, 62°36'S 59°54'O, sin registro batimétrico (MACN-In 35245: 1 ej.). **Península Antártica**: Puerto Melchior, [64°19'S 62°58'O], sin registro batimétrico (MACN-

In 35180: 2 ej.) y 25 m (MACN-In 35181: 12 ej.); Isla Anvers, 64°46,91'S 64°05,63'O, 55–95 m (USNM 882415: fotografías de 1 ej.) y 64°47,30'S 64°06,85'O, 110 m (USNM 904336: fotografías de 1 ej.); Bahía Paraíso, [64°51'S 62°54'O], sin registro batimétrico (MACN-In 35266: 3 ej.), (MACN-In 35082: 1 ej.) y (MACN-In 35081: 2 ej.); Base Brown [64°53,72'S 62°52,25'O], sin registro batimétrico (MACN-In 35283: 1 ej.).

Distribución: Península Antártica (Lamy 1906a, b; Dell 1964, 1990; Nicol 1966; Narchi *et al.* 2002; Aldea y Troncoso 2008; Osorno Arango y Cantera Kintz 2021; este estudio), Mar de Bellingshausen (Pelseneer 1903; Aldea y Troncoso 2008), Mar de Ross (E.A. Smith 1907; Dell 1964, 1990), Mar de Weddell (Hain 1990; Engl 2012), Islas Shetland del Sur (Dell 1964, 1990; Mühlenhardt-Siegel 1989; Choe *et al.* 1994; Absher y Feijó 1998; Narchi *et al.* 2002; Aldea y Troncoso 2008; este estudio), Islas Orcadas del Sur (Melvill y Standen 1907; Powell 1960; Dell 1990; este estudio), Islas Sandwich del Sur (Dell 1964, 1990; este estudio), Islas Georgias del Sur (Dell 1964, 1990), Shag Rocks (Dell 1964), Mar de Davis (Thiele 1912; Hedley 1916; Egorova 1982; Dell 1990), Mar de Mawson (Dell 1990), Mar de Urville (Hedley 1916); 1–923 m (25–518 m ejemplares vivos). También fue mencionada del Estrecho de Magallanes (Ríos *et al.* 2003; Aldea *et al.* 2011; Rosenfeld *et al.* 2017), Banco Burdwood (Melvill y Standen 1912), Isla Bouvet (Pelseneer 1903; Linse 2006), Mar de Amundsen (Moreau *et al.* 2013) y Mar de la Cooperación (Dell 1972b), aunque estos registros no pudieron ser personalmente verificados (Fig. 14).



Figura 14. Registros de *Philobrya sublaevis*. Localidad tipo de *Philobrya sublaevis* (estrella amarilla), localidad tipo de *Philobrya limoides* (estrella azul), localidad tipo de *Philippiella bagei* (estrella negra), localidades tipo de *Philippiella orbiculata* (estrellas magenta), material examinado (círculos rojos), registros bibliográficos verificados (círculos verdes) y registros bibliográficos no verificados (círculos naranjas).

Redescripción: Conchilla grande para el género (L máxima observada = 10,3 mm; 14,9 mm según Nicol (1966)), ovalada ($A/L = 0,94 \pm 0,02$; $n = 11$), algo inflada ($C/A = 0,59 \pm 0,05$; $n = 11$), equivalva, delicada. Área dorsal estrecha, poco diferenciada. Umbos ubicados en el extremo anterior, muy poco proyectados, anchos. Ángulo umbonal: 100 a 120° ($n = 10$). Margen dorsal comprendiendo una porción anterior recta a poco convexa, y una porción posterior arqueada e insensiblemente conectada con el margen posterior. Margen ventral ligeramente cóncavo.

Prodisoconcha oval, más alta en el extremo posterior que en el anterior, de 670 a 750 μm de longitud ($n = 10$), claramente diferenciada de la disoconcha; superficie ornamentada con 25 a 35 costillas radiales finas, algunas de las cuales se extienden a lo largo de toda la prodisoconcha (primarias) y otras más cortas (secundarias), intercaladas a las primeras, en la parte distal; además aparecen pliegues comarginales bajos y angostos, más fuertes en la porción dorsal. Áreas anterodorsal y posterodorsal no diferenciadas.

Disoconcha blanquecina, brillante; ornamentación reticulada, conformada por 10 a 20 costillas radiales extremadamente delicadas, cruzadas por lamelas comarginales, distribuidas de manera regular. Ornamentación radial y comarginal similar en solidez.

Periostraco grueso, amarillo pálido a marrón amarillento, extendiéndose del margen de la conchilla (hasta 2 mm en los ejemplares más grandes); formando finos pliegues radiales y comarginales, en cuya intersección se desarrollan setas muy largas y delgadas.

Superficie interna de la conchilla con 5 a 8 pliegues radiales prominentes en el área dorsal, que forman crenulaciones sobre el margen dorsal; el resto de los márgenes lisos. Impronta del músculo aductor ubicada en la mitad antero-posterior de las valvas.

Dientes G1b preservados en ejemplares de hasta 5,3 mm de L. Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 165 a 170° ($n = 5$). Serie anterior un cuarto de la extensión de la serie posterior. En ejemplares de entre 5,3 y 6,8 mm de L solo se distinguen los dientes de la serie anterior, y en ejemplares mayores de 6,8 mm de L estos dientes desaparecen por completo. Resilífero elongado.

Comentarios: El material tipo de *P. sublaevis* depositado en el IRSNB no pudo ser localizado (Yves Samyn, *in litt.*, agosto de 2018). Por consiguiente, el único elemento actualmente disponible para la identificación de esta especie es la descripción original.

Ejemplares de hasta 4 mm L de *P. sublaevis* recuerdan a *P. magellanica*. Sin embargo, ambas especies pueden ser fácilmente diferenciadas por la ornamentación de la disoconcha: reticulada en *P. sublaevis* vs. sólo con elementos radiales en *P. magellanica*. También difieren en la ubicación y forma del umbo: terminal, dirigido anteriormente y ancho en *P. sublaevis* vs. subterminal, dirigido ventralmente y angosto en *P. magellanica*. Además, la prodisoconcha de *P. sublaevis* es más grande que la de *P. magellanica* (670–750 μm de L vs. 400–430 μm de L, respectivamente) y su ornamentación esta conformada por numerosas costillas radiales y pliegues comarginales, mientras que *P. magellanica* presenta un delicado punteado microscópico. Si bien ambas especies poseen pliegues radiales en el periostraco, en *P. sublaevis* se evidencian también pliegues comarginales y setas, ambos elementos ausentes en *P. magellanica*. Otra especie parecida a *P. sublaevis* es *P. multistriata* (ver comparación bajo esta especie).

Dell (1964: fig. 2.3) ilustró la prodisoconcha de un ejemplar de “*P. sublaevis*” proveniente del Mar de Ross, donde se observan 16 costillas radiales, ampliamente separadas, y todas ellas de igual extensión. Sin embargo, en todo el material personalmente estudiado (más de 30 ejemplares provenientes de distintas localidades del Océano Austral) se halló un mayor número de costillas radiales (25 a 35), entre las que resulta posible reconocer costillas

primarias y secundarias. La ornamentación hallada en el presente estudio para *P. sublaevis* es similar a la ilustrada para esta especie por Jackson *et al.* (2015: fig. 3H). Estas diferencias en la ornamentación sugieren que la prodisoconcha ilustrada por Dell (1964) no correspondería a *P. sublaevis*.

Powell (1960), basado en Melvill y Standen (1907), mencionó la presencia de *Philobrya meridionalis* (E.A. Smith, 1885) para las Islas Orcadas del Sur. Sin embargo, Engl (2012), tras estudiar el material de Melvill y Standen, concluyó que ese material corresponde en realidad a *P. sublaevis*.

Egorova (2016: figs. 5a, b) identificó ejemplares en sedimentos marinos del Holoceno provenientes de la Bahía Prydz (Antártida Oriental) como *P. sublaevis*. Sin embargo, al comparar el ejemplar ilustrado por este autor con los ejemplares estudiados en la presente Tesis, se observa que: el ejemplar estudiado por Egorova resulta más ovalado, presenta el umbo más ancho y proyectado, y carece de crenulaciones en el margen dorsal interno de la conchilla. Además, en el ejemplar ilustrado por Egorova, el margen dorsal se encuentra uniformemente arqueado, mientras que en los ejemplares aquí estudiados, el margen dorsal se encuentra diferenciado en dos porciones una anterior recta a poco convexa, y una porción posterior curvada. Las características anteriormente mencionadas, sugieren que el ejemplar de Egorova correspondería en realidad a *P. tumida* (Fig. 38), una especie descrita por Thiele en 1912 de la Estación Gauss (Antártida Oriental).

Melvill & Standen (1912) identificaron como *P. sublaevis* ejemplares recolectados en el Banco Burdwood durante la Scottish National Antarctic Expedition. Los moluscos de esa expedición se encuentran depositados en el NMS, el MM y el NMW. Sin embargo, el material de “*P. sublaevis*” no pudo ser localizado en ninguno de estos museos (Sankurie Pye, *in litt.*, Junio de 2021; Rachel Petts, *in litt.*, Junio de 2021; Anna Holmes, *in litt.*, Junio de 2021). Por otra parte, el estudio de numerosas muestras de moluscos provenientes del Banco Burdwood, comprendiendo alrededor de 40 estaciones de muestreo, no brindó registros adicionales de esta especie en la zona. Debido a esto, la presencia de *P. sublaevis* en el Banco Burdwood es considerada dudosa.



Figura 15. *Philobrya sublaevis*. **A, I:** ilustración original de Pelseneer (1903: lám. 7, figs. 93, 94); **B:** sintipo de *Philobrya limoides* (NHMUK 1905.7.10.73-82); **C:** sintipo de *Philippiella bagei* (AM C.46517); **D:** sintipo de *Philippiella orbiculata* (AM C.46521); **E:** ejemplar de Islas Orcadas del Sur, 218 m; **F–H, J–M, O:** ejemplares de Islas Sandwich del Sur, 521 m; **N:** ejemplar de Islas Orcadas del Sur, 85 m. (**A, C, F–H**) vistas externas valva derecha sin periostraco, (**B**) vista interna valva izquierda sin periostraco, (**D, E**) vistas externas valva derecha con periostraco, (**I–L**) vistas internas valva derecha, (**M**) juvenil, (**N**) embrión extraído de la demibranchia de un ejemplar adulto, (**O**) detalle de la charnela valva derecha. Escalas: **A–L** = 1 mm; **M, O** = 500 µm; **N** = 100 µm.

Philobrya multistriata Lamy, 1908

(Figuras 16, 17)

Philobrya multistriata Lamy, 1908: 128, 129, figs. 1, 2; Dell 1964: 166, figs. 2.1, 2.10, lám. 4, fig. 6.

Localidad tipo: Islas Malvinas, 50°44'S 65°04'O, 100 brazas [183 m].

Material examinado: Fotografías de un sintipo (MNHN-IM-2000-34158). **Este de Tierra del Fuego**: 54°08,76'S 64°57,60'O, 110 m (MLP-Ma 7459: 7 ej.). **Isla de los Estados**: Puerto Vancouver, 54°52,44'S 64°03,37'O, 271 m (3 vls.). **Banco Burdwood**: 54°28,49'S 60°56,46'O, 102 m (1 vl.), 54°23,82'S 58°30,53'O, 135 m (1 ej. y 22 vls.), 54°29,64'S 56°08,13'O, 290 m (MLP-Ma 7460: 5 ej.).

Distribución: Islas Malvinas (Lamy 1908), Tierra del Fuego (Dell 1964; este estudio), Isla de los Estados (este estudio) y Banco Burdwood (Dell 1964; este estudio) (Fig. 16); 110–463 m (110–290 m ejemplares vivos).

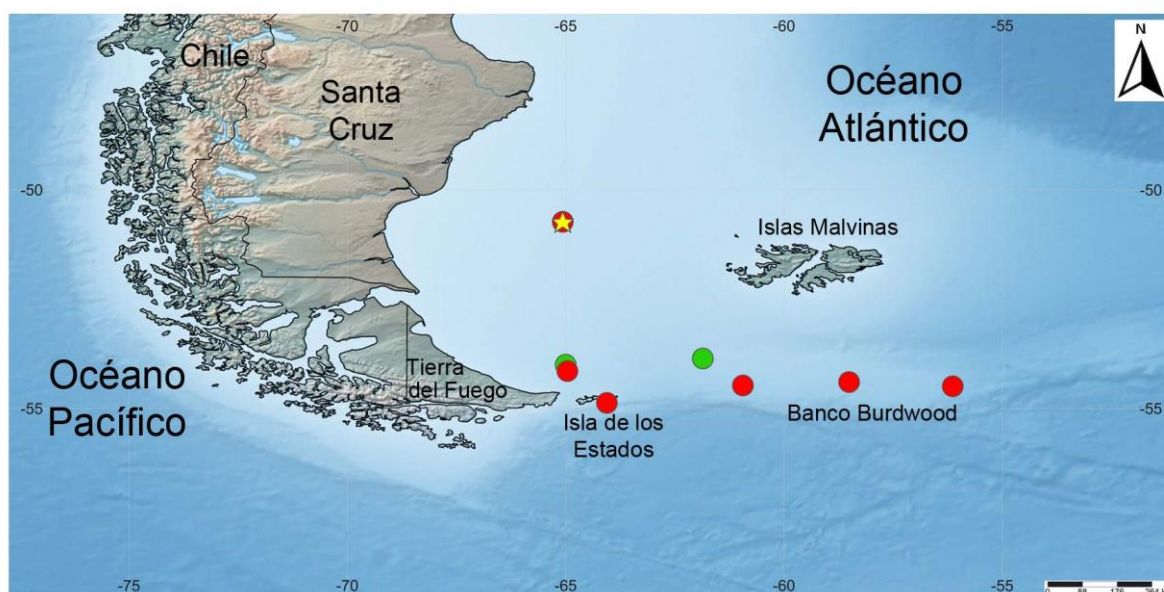


Figura 16. Registros de *Philobrya multistriata*. Localidad tipo (estrella), material examinado (círculos rojos) y registros bibliográficos verificados (círculos verdes).

Redescripción: Conchilla mediana para el género (L máxima observada = 7,4 mm), ovalada, casi tan alta como larga ($A/L = 0,96 \pm 0,02$; $n = 11$), comprimida ($C/A = 0,57 \pm 0,06$; $n = 11$), equivalva, sólida. Área dorsal estrecha, pero bien diferenciada. Umbos prominentes, ubicados en el extremo anterior. Ángulo umbonal: 90 a 100° ($n = 10$). Margen dorsal comprendiendo

una porción anterior larga y recta, casi vertical; y una porción posterior ampliamente curvada e insensiblemente conectada con el margen posterior. Margen ventral recto.

Prodisoconcha oval, con el extremo posterior más alto que el anterior, de 850 a 950 μm de longitud ($n = 10$), separada de la disoconcha por un cordón prominente; con engrosamientos anterodorsal y posterodorsal; superficie ornamentada con 9 a 13 costillas radiales finas, algunas de las cuales se extienden a lo largo de toda la prodisoconcha (primarias) y otras más cortas (secundarias), intercaladas a las primeras, en la parte distal.

Disoconcha blanquecina, opaca; ornamentación finamente reticulada, conformada por 10 a 15 costillas radiales, y numerosas lamelas comarginales, regularmente distribuidas.

Ornamentación radial y comarginal similar en solidez.

Periostraco grueso, amarillo pálido, extendiéndose del margen de la conchilla (hasta 1 mm en los ejemplares más grandes); formando delicados pliegues radiales y comarginales, y proyectado en setas cortas y delgadas.

Superficie interna de la conchilla con 37 a 48 pliegues radiales, más notorios en el área dorsal; originando finas crenulaciones en los márgenes. Impronta del músculo aductor ubicada en la mitad antero-posterior de las valvas.

Dientes G1b conservados en todo el rango de tallas estudiado. Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 161 a 169° ($n = 5$). Serie anterior un tercio de la extensión de la serie posterior. Resilífero corto.

Comentarios: Por la forma general de la conchilla *P. multistriata* presenta gran similitud con *P. sublaevis*, de la que se diferencia por presentar la prodisoconcha más grande (850–950 μm en *P. multistriata* vs. 670–750 μm L en *P. sublaevis*) y ornamentada con un menor número de costillas radiales (9–13 vs. 25–35). Otra diferencia radica en la extensión del resilífero: corto en *P. multistriata* vs. elongado en *P. sublaevis*. Además, la ornamentación de la disoconcha es más notoria en *P. multistriata* que en *P. sublaevis*, y el periostraco presenta setas más cortas en *P. multistriata*. La similitud de *P. multistriata* con *P. sublaevis*, y el hallazgo personal de la primera de estas especies en el Banco Burdwood, inducen a pensar que el material identificado por Melvill y Standen (1912) como “*Philobrya sublaevis*” podría en realidad corresponder a *P. multistriata*.

Los ejemplares de pequeño tamaño de *P. multistriata* se asemejan también a *P. magellanica*. Sin embargo, la ornamentación de la disoconcha (reticulada en *P. multistriata* vs. radial en *P. magellanica*), la ornamentación interna de las valvas (presente en *P. multistriata* vs. ausente en *P. magellanica*), el tamaño de la prodisoconcha (850–950 μm en *P. multistriata* vs. 400–430 μm L en *P. magellanica*) y su ornamentación (costillas radiales en *P. multistriata* vs. punteado microscópico en *P. magellanica*), permiten diferenciar claramente ambas especies.

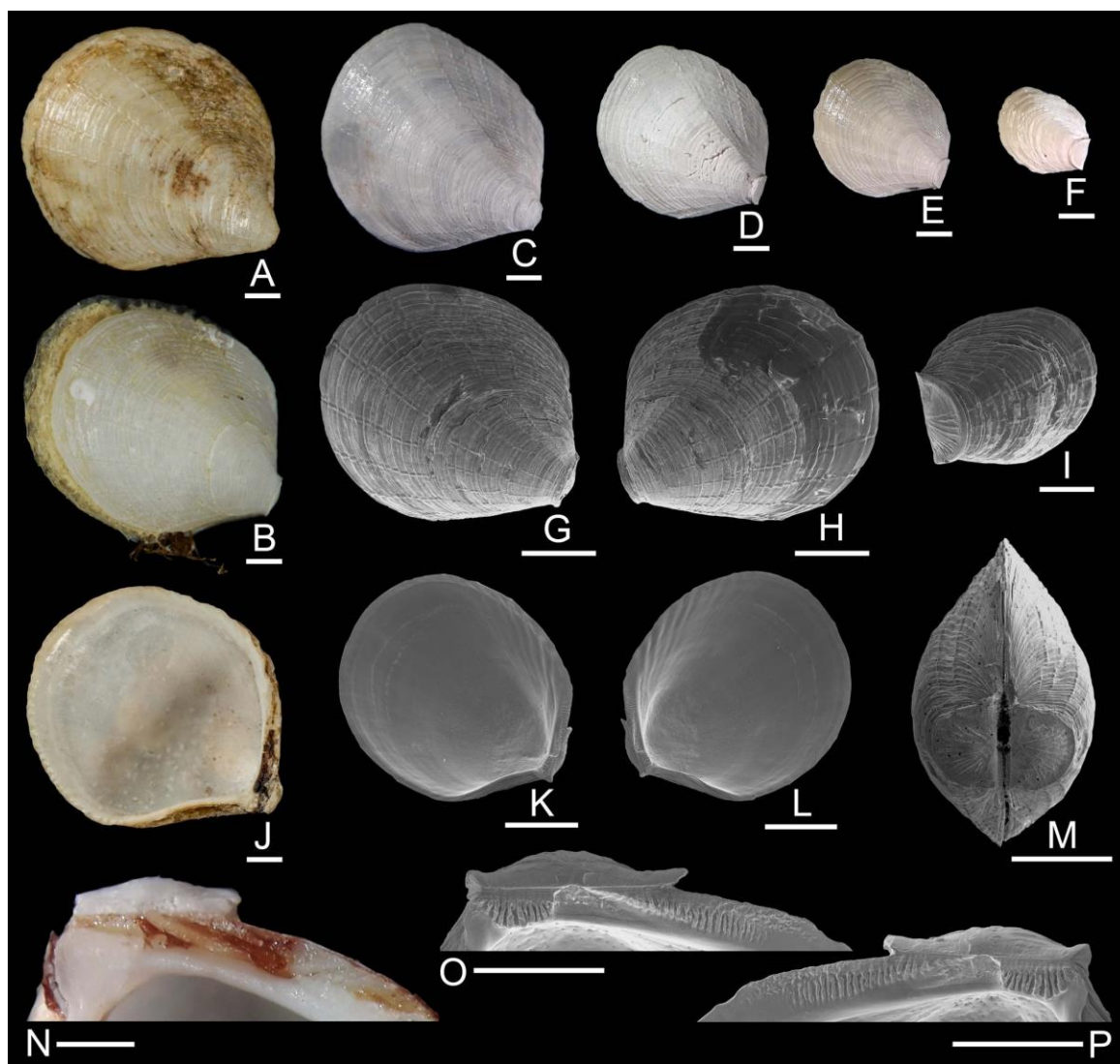


Figura 17. *Philobrya multistriata*. **A, J:** Sintipo (MNHN-IM-2000-34158); **B, G, H, M, N:** ejemplares de este de Tierra del Fuego, 110 m (MLP-Ma 7459); **C–F:** ejemplares de Banco Burdwood, 135 m; **I:** ejemplar de Puerto Vancouver, Isla de los Estados, 271 m; **K, L, O, P:** ejemplar de Banco Burdwood, 290 m (MLP-Ma 7460). (**A, C–G**) vistas externas valva derecha sin periostraco, (**B**) vista externa valva derecha con periostraco, (**H**) vista externa valva izquierda sin periostraco, (**I**) juvenil, (**J, K**) vistas internas valva izquierda, (**L**) vista interna valva derecha, (**M**) vista anterodorsal, (**N, O**) detalles de la charnela valva derecha (**N:** ejemplar de 5,1 mm L, **O:** ejemplar de 3,4 mm L), (**P**) detalle de la charnela valva izquierda de un ejemplar de 3,4 mm L. Escalas: **A–H, J–M** = 1 mm; **I, N–P** = 500 μm .

Philobrya atlantica Dall, 1895

(Figuras 18, 19)

Philobrya atlantica Dall, 1895: 16, 17; Bernard 1897: 10–12, 23, 24, figs. 1.3, 4.3, lám. 1, fig. 2; Dall 1902: 507, lám. 32, figs. 4, 5; Carcelles 1950: 75, lám. 4, fig. 68.

Localidad tipo: frente a Spiring Bay [Bahía de los Nodales], Provincia de Santa Cruz, 48°37'S 65°46'O, 58 brazas [106 m].

Material examinado: Fotografías de tres sintipos (NMNH IZMOL 97057). **Santa Cruz**: Puerto Deseado, 47°45,42'S 65°52,60'O, sin registro batimétrico (1 ej. y 1 vl.), 47°45,54'S 65°52,20'O, sin registro batimétrico (4 ej.), 49°16'S 65°22'O, 100 m (1 ej.).

Distribución: Santa Cruz (Dall 1895, 1902; este estudio) (Fig. 18); 100–106 m. También se mencionó para el este de Tierra del Fuego e Islas Georgias del Sur (Dell 1964), aunque estos registros no pudieron ser verificados (“ver comentarios”).

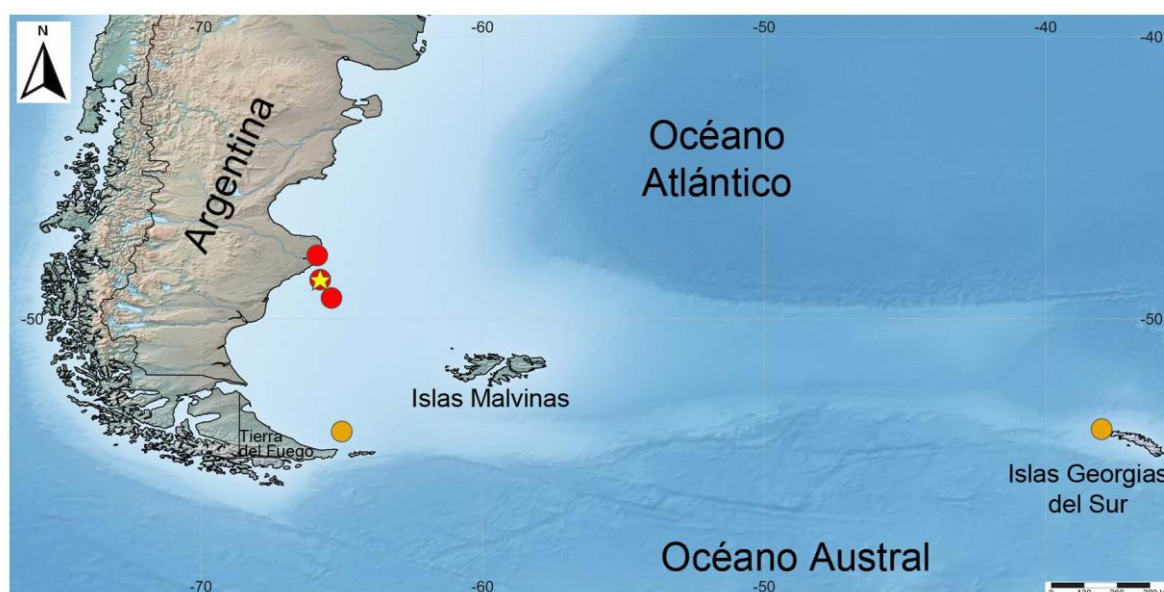


Figura 18. Registros de *Philobrya atlantica*. Localidad tipo (estrella), material examinado (círculos rojos), y registros bibliográficos no verificados (círculos naranjas).

Redescripción: Conchilla pequeña para el género (L máxima observada = 4,2 mm), modioliforme, relativamente alta ($A/L = 0,81 \pm 0,04$; $n = 6$), algo inflada ($C/A = 0,61 \pm 0,05$; $n = 6$), equivalva, delicada. Área dorsal estrecha, poco diferenciada. Umbos prominentes, ubicados en el extremo anterior. Ángulo umbonal: 110 a 120° ($n = 8$). Margen dorsal con una

porción anterior larga, poco convexa, y una porción posterior ampliamente curvada e insensiblemente conectada con el margen posterior. Margen ventral recto.

Prodisoconcha oval, más alta en su extremo posterior que el anterior, de 470 a 530 μm de longitud ($n = 6$), separada de la disoconcha por un cordón prominente; con engrosamientos anterodorsal y posterodorsal; superficie ornamentada con 10 a 13 costillas radiales finas, primarias y secundarias, dispuestas entre sí de manera intercalada; además aparecen pliegues comarginales bajos y anchos, más notorios en la porción dorsal.

Disoconcha blanquecina, opaca; ornamentación reticulada, conformada por 9 a 12 costillas radiales finas, y lamelas comarginales delgadas, distribuidas regularmente. Ornamentación radial y comarginal similar en solidez.

Periostraco muy grueso, amarillo pálido, extendiéndose más allá del margen de la conchilla (alrededor de 1 mm en los ejemplares más grandes); formando pliegues radiales y comarginales; y proyectado en setas cortas y anchas.

Interior de las valvas con 5 pliegues prominentes en el área dorsal, originando fuertes crenulaciones en el margen dorsal de la valva; el resto de los márgenes lisos. Impronta del músculo aductor ubicada en el tercio posterior de las valvas.

Dientes G1b conservados en todo el rango de tallas estudiado. Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 151 a 160° ($n = 4$). Serie anterior un quinto de la extensión de la serie posterior. Resilífero muy elongado.

Comentarios: Por su conchilla modioliforme, *P. atlantica* se asemeja a *P. wandelensis*, *P. brattstromi* y *P. sanjuani* (ver comparación en las respectivas especies).

A partir de considerar la ornamentación de la prodisoconcha, Dell (1964) mencionó la presencia de *P. atlantica* en el este de Tierra del Fuego y en Islas Georgias del Sur. Sin embargo, en la primera de estas áreas existen otras dos especies de *Philobrya* con el mismo patrón de ornamentación de la prodisoconcha: *P. multistriata* y *P. alata*, y en Islas Georgias del Sur se encuentra otra especie con una ornamentación de la prodisoconcha similar: *P. sublaevis*. El no haber tenido acceso a este material me impide corroborar la identidad de la especie, por lo que estos registros se consideran dudosos y no fueron tenidos en cuenta al momento de determinar la distribución de esta especie.

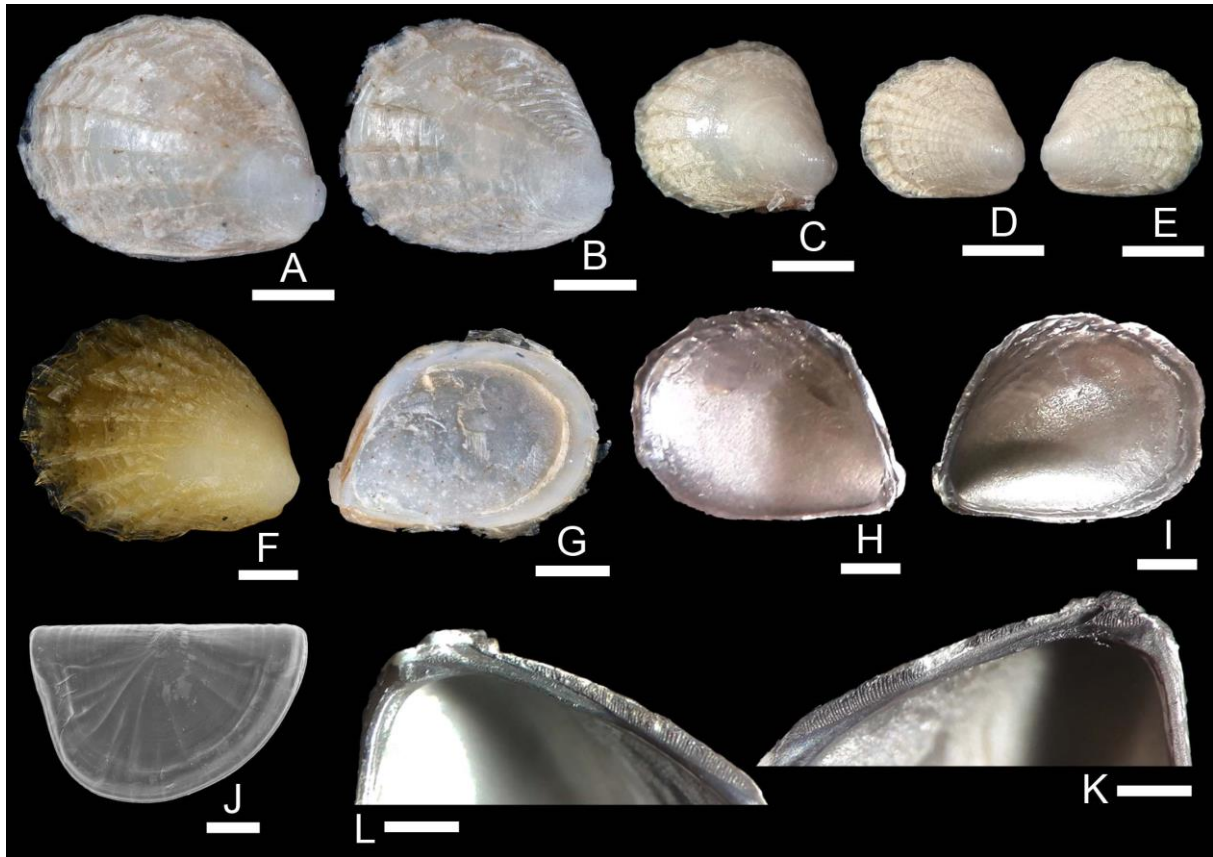


Figura 19. *Philobrya atlantica*. **A, B, G:** tres sintipos (NMNH IZMOL 97057); **C–F:** ejemplares de Puerto Deseado, 47°45,54'S 65°52,20'O; **H–L:** ejemplares de Puerto Deseado, 49°16'S 65°22'O, 100 m. (**A–D, F**) vistas externas valva derecha con periostraco, (**E**) vista externa valva izquierda, (**G, I**) vistas internas valva derecha (**I:** ejemplar metalizado), (**H**) vista interna valva izquierda de un ejemplar metalizado, (**J**) embrión extraído de la demibranchia de un ejemplar adulto, (**K**) detalle de la charnela valva izquierda de un ejemplar metalizado de 4,2 mm L, (**L**) detalle de la charnela valva derecha de un ejemplar metalizado de 4,2 mm L. Escalas: **A–I** = 1 mm; **J** = 100 µm; **K, L** = 500 µm.

Philobrya wandelensis Lamy, 1906

(Figuras 20, 21)

Philobrya wandelensis Lamy 1906a: 50, 51, fig. 4; Lamy 1906b: 17, lám. 1, figs. 15, 16; Melvill y Standen 1907: 116; Dell 1990: 29, figs. 42, 47–49; Choe *et al.* 1994: 23–25, fig. 18; Absher y Feijó 1998: 440, fig. 3F; Narchi *et al.* 2002: 655, 656, figs. 14, 43; Aldea y Troncoso 2008: 94, 95, 103, fig. 92; Engl 2012: fig. 9; Malchus y Sartori 2013: figs. 5.3, 16, 23.9, 23.10, 37.5, 37.6; Jackson *et al.* 2015: figs. 21, 31; Urcola y Zelaya 2021: 25, 26, fig. 2.

Hochstetteria wandelensis: Carcelles 1953: 214, lám. 5, fig. 102.

Adacnarca wandelensis: Nicol 1966: 33, 34, lám. 3, figs. 4, 5; Mühlenhardt-Siegel 1989: 160, lám. 2, fig. 16 y lám. 5, fig. 16; Hain 1990: 87, lám. 13, figs. 1a, b.

Localidad tipo: Isla Wandel, Península Antártica, [65°05'S 64°00'O].

Material examinado: Fotografías de un sintipo (MNHN-IM-2000-31621). **Islas Orcadas del Sur**: Bahía Scotia, [60°46'S 44°40'O], 11 m (NMS Z 1921.143.701: fotografías de 1 ej.). **Islas Georgias del Sur**: 54°30'S 35°50'O, 94 m (MACN-In 43523: 6 ej.).

Distribución: Península Antártica (Lamy 1906a, b; Aldea y Troncoso 2008; Engl 2012; Jackson *et al.* 2015; Urcola y Zelaya 2021), Mar de Weddell (Hain 1990), Mar de Ross (Nicol 1966), Islas Shetland del Sur (Mühlenhardt-Siegel 1989; Choe *et al.* 1994; Absher y Feijó 1998; Narchi *et al.* 2002; Aldea y Troncoso 2008), Islas Orcadas del Sur (Melvill y Standen 1907; Urcola y Zelaya 2021), Islas Sandwich del Sur (Dell 1990) e Islas Georgias del Sur (Urcola y Zelaya 2021); 5–870 m (5–321 m ejemplares vivos). También fue mencionada para el Banco Burdwood (Melvill y Standen 1912), aunque este registro se considera dudoso (ver más abajo); y para Isla Bouvet (Linse 2006) y la Antártida Oriental (Hedley 1916; Powell 1958; Dell 1972b; Arnaud 1974), aunque estos registros no pudieron ser verificados (Fig. 20).

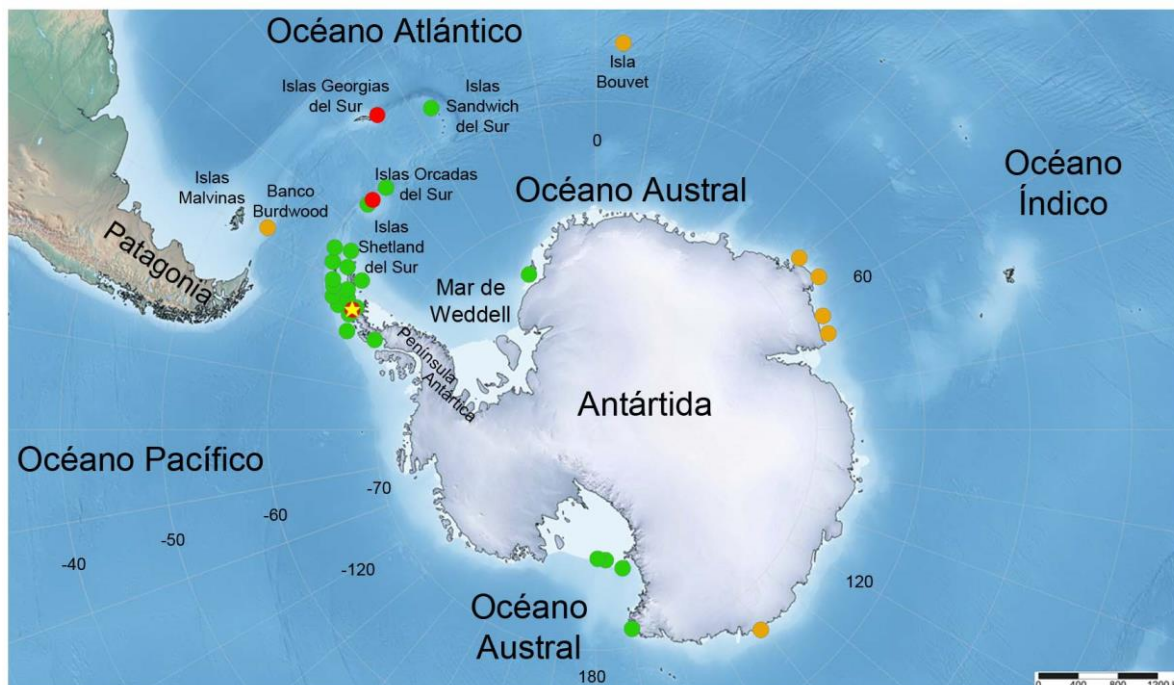


Figura 20. Registros de *Philobrya wandelensis*. Localidad tipo (estrella), material examinado (círculos rojos), registros bibliográficos verificados (círculos verdes) y registros bibliográficos no verificados (círculos naranjas).

Redescripción: Conchilla pequeña para el género (L máxima observada = 4,1 mm; 5 mm según Aldea y Troncoso (2008)), modioliforme, relativamente alta ($A/L = 0,75 \pm 0,03$; $n = 6$), algo inflada ($C/A = 0,68 \pm 0,02$; $n = 6$), equivalva, delicada. Área dorsal estrecha, débilmente diferenciada. Umbos ligeramente elevados y anchos; subterminales, ubicados casi en el extremo anterior. Ángulo umbonal: 100 a 120° ($n = 8$). Margen dorsal con una porción anterior larga, oblicuamente recta, y una porción posterior ampliamente curvada, esta última insensiblemente conectada con el margen posterior. Margen ventral casi recto o ligeramente oblicuo. Margen anterior extremadamente corto, redondeado a subangulado.

Prodisoconcha oval, con el extremo posterior más alto que el anterior, de 450 a 500 μm de longitud ($n = 6$), separada de la disoconcha por un cordón prominente; con engrosamientos anterodorsal y posterodorsal; superficie microscópicamente punteada; puntuaciones anchas y redondeadas.

Disoconcha blanquecina, opaca; ornamentación reticulada, conformada por 6 a 10 costillas radiales finas, y lamelas comarginales distribuidas regularmente. Ornamentación comarginal más prominente que la ornamentación radial.

Periostraco moderadamente grueso, pardusco, extendiéndose ligeramente del margen de la conchilla; formando pliegues radiales sobre la ornamentación de la disoconcha; y proyectado en setas cortas y delgadas.

Superficie interna de la conchilla con 18 a 23 pliegues radiales; márgenes de la conchilla finamente crenulados. Impronta del músculo aductor ubicada en el tercio posterior de las valvas.

Dientes G1b conservados en todo el rango de tallas estudiado. Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 165 a 170° ($n = 5$). Serie anterior un tercio de la extensión de la serie posterior. Resilífero corto.

Comentarios: Melvill y Standen (1912) identificaron como *P. wandelensis* ejemplares recolectados durante la Scottish National Antarctic Expedition en el Banco Burdwood. Sin embargo, este material no pudo ser localizado en el NMS, el MM ni el NMW (Sankurie Pye, *in litt.*, noviembre de 2018; Rachel Petts, *in litt.*, noviembre de 2018; Anna Holmes, *in litt.*, junio de 2021). Por otro lado, el estudio de numerosas muestras de moluscos del Banco Burdwood (comprendiendo alrededor de 40 estaciones de muestreo) no brindó otros registros

de esta especie en la zona. Debido a esto, la presencia de *P. wandelensis* en el Banco Burdwood es considerada dudosa.

La conchilla modioliforme, de pequeño tamaño y la ornamentación reticulada de la disoconcha tornan a *P. wandelensis* similar a *P. atlantica*, de la que difiere por presentar el margen interno de las valvas completamente crenulado, mientras que en *P. atlantica*, solo el margen dorsal es crenulado. Además, las setas periostracales de *P. wandelensis* son mucho más delgadas que las de *P. atlantica*. Otras diferencias entre estas dos especies radica en la charnela: en la relación entre la longitud de la serie anterior y posterior de dientes G1b (1/3 en *P. wandelensis* vs. 1/5 en *P. atlantica*), en el ángulo que forman ambas series de dientes (165–170° en *P. wandelensis* vs. 151–160° en *P. atlantica*) y en la longitud del resilífero (corto en *P. wandelensis* vs. muy elongado en *P. atlantica*). La ornamentación de la prodisoconcha también revela diferencias entre estas especies: mientras que en *P. wandelensis* es microscópicamente punteada, en *P. atlantica* aparecen finas costillas radiales.

Otras especies parecidas a *P. wandelensis*, por la forma general de la conchilla, son *P. brattstromi*, *P. sanjuani* y *P. alata* (ver comparación en las especies respectivas).

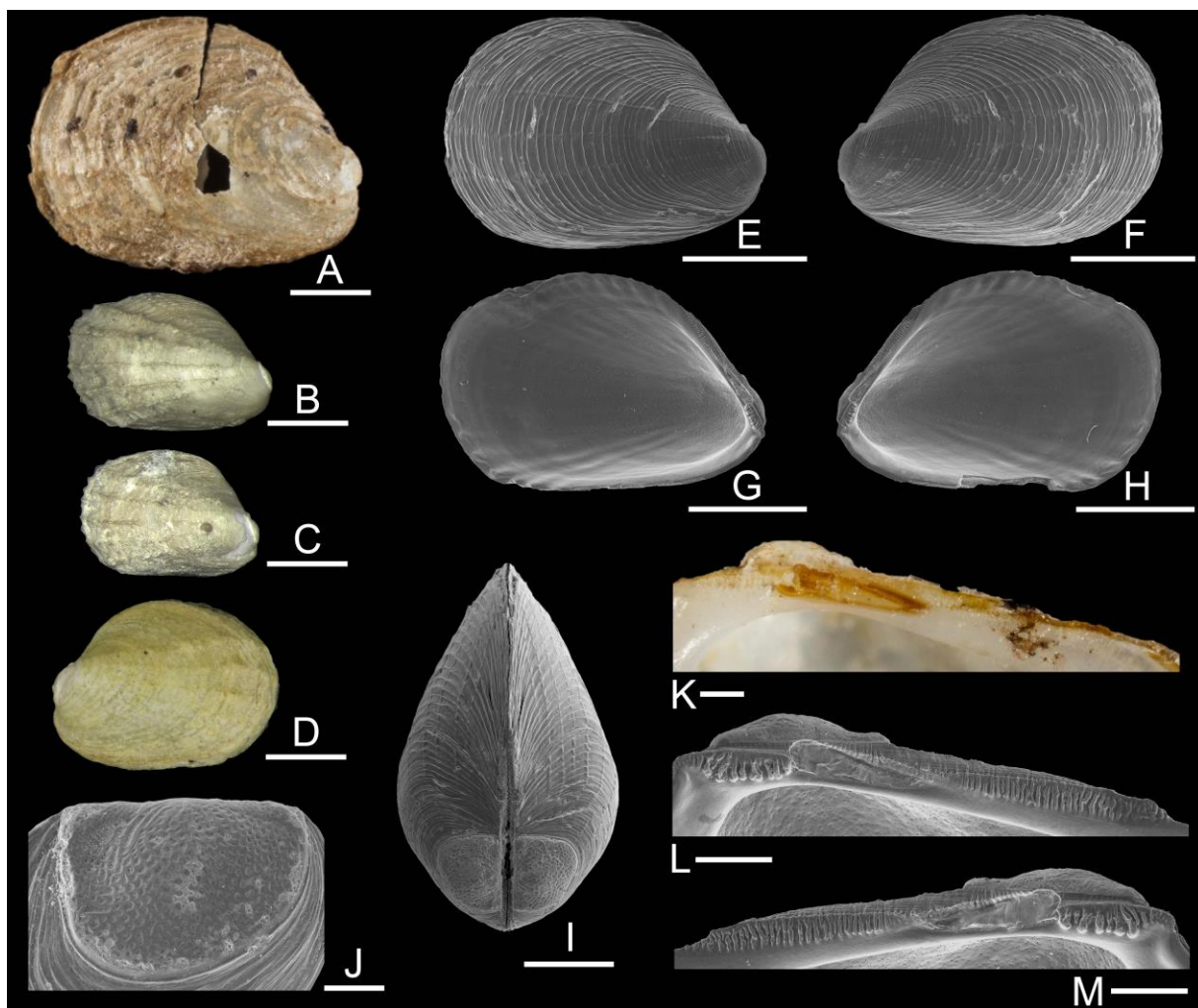


Figura 21. *Philobrya wandelensis*. **A, K:** Sintipo (MNHN-IM-2000-31621); **B, C, E-J, L, M:** ejemplares de Islas Georgias del Sur, 94 m (MACN-In 43523); **D:** ejemplar de Bahía Scotia, Islas Orcadas del Sur, 11 m (NMS Z 1921.143.701). (**A-C**) vistas externas valva derecha con periostraco, (**D**) vista externa valva izquierda con periostraco, (**E**) vista externa valva derecha sin periostraco, (**F**) vista externa valva izquierda sin periostraco, (**G**) vista interna valva izquierda, (**H**) vista interna valva derecha, (**I**) vista anterodorsal, (**J**) detalle de la prodisoconcha, (**K, L**) detalles de la charnela valva derecha (**K:** ejemplar de 4,1 mm L, **L:** ejemplar de 2,7 mm L), (**M**) detalle de la charnela valva izquierda de un ejemplar de 2,7 mm L. Escalas: **A-H** = 1 mm; **I** = 500 µm; **J** = 100 µm; **K-M** = 200 µm.

Philobrya brattstromi Soot-Ryen, 1957

(Figuras 22, 23)

Philobrya brattstrømi Soot-Ryen, 1957: 2.

Philobrya brattströmi: Soot-Ryen 1959: 22, 23, lám. 1, fig. 6.

Philobrya brattstromi: Ramorino 1968: 198, lám. 1, figs. 5, 6, lám. 5, figs. 2, 4; Forcelli 2000: 147, fig. 473; Malchus 2006: 8–14, figs. 1–23; Cárdenas *et al.* 2008: 227, fig. 6.70; Malchus y Sartori 2013: figs. 25.3–5; Valentich-Scott *et al.* 2020: 142, lám. 47.

Philobrya olstadi: Linse 2002: 120, fig. 9.1.2-16 (*non* Soot-Ryen, 1951).

Localidad tipo: Al sur de la Isla Guar y al oeste del Bajo Pucará, Seno Reloncaví, 41°44,42'S 72°55,75'O, 70 m.

Material examinado: Fotografías del holotipo (NRM 3894). **Canal Beagle**: Isla Conejo, 54°50,88'S 68°14,67'O, 16 m (6 vl.); Isla Gable, 54°55'S 67°21'O, 15–20 m (1 vl.); Isla Becasses, 54°57'S 67°01'O, 30–40 m (2 ej. y 1 vl.); Cabo San Pío, 55°03'S 66°37'O, 30–35 m (1 ej. y 2 vls.), 55°06'S 66°29'O, 65–80 m (2 vls.). **Este de Tierra del Fuego**: 54°08,76'S 64°57,60'O, 110 m (1 vl.). **Isla de los Estados**: Puerto Vancouver, 54°52,44'S 64°03,37'O, 271 m (1 vl.). **Banco Burdwood**: 54°31,68'S 61°27,98'O, 137 m (1 ej. y 1 vl.), 54°28,49'S 60°56,46'O, 102 m (20 vls.), 54°29,74'S 60°12,59'O, 95 m (1 vl.), 54°35,39'S 58°37,85'O, 140 m (1 vl.), 54°11,54'S 58°19,88'O, 90 m (1 ej. y 9 vls.).

Distribución: Centro y sur de Chile: desde Valparaíso (Ramorino 1968; Valentich-Scott *et al.* 2020) hasta Cabo de Hornos (Linse 2002), incluyendo Seno Reloncaví (Soot-Ryen 1957, 1959) y Golfo Corcovado (Cárdenas *et al.* 2008); Tierra del Fuego, Isla de los Estados y Banco Burdwood (este estudio); 15–430 m (25–137 m ejemplares vivos). Ríos *et al.* (2003) mencionaron también la especie para el Estrecho de Magallanes aunque este registro no pudo ser verificado (Fig. 22).

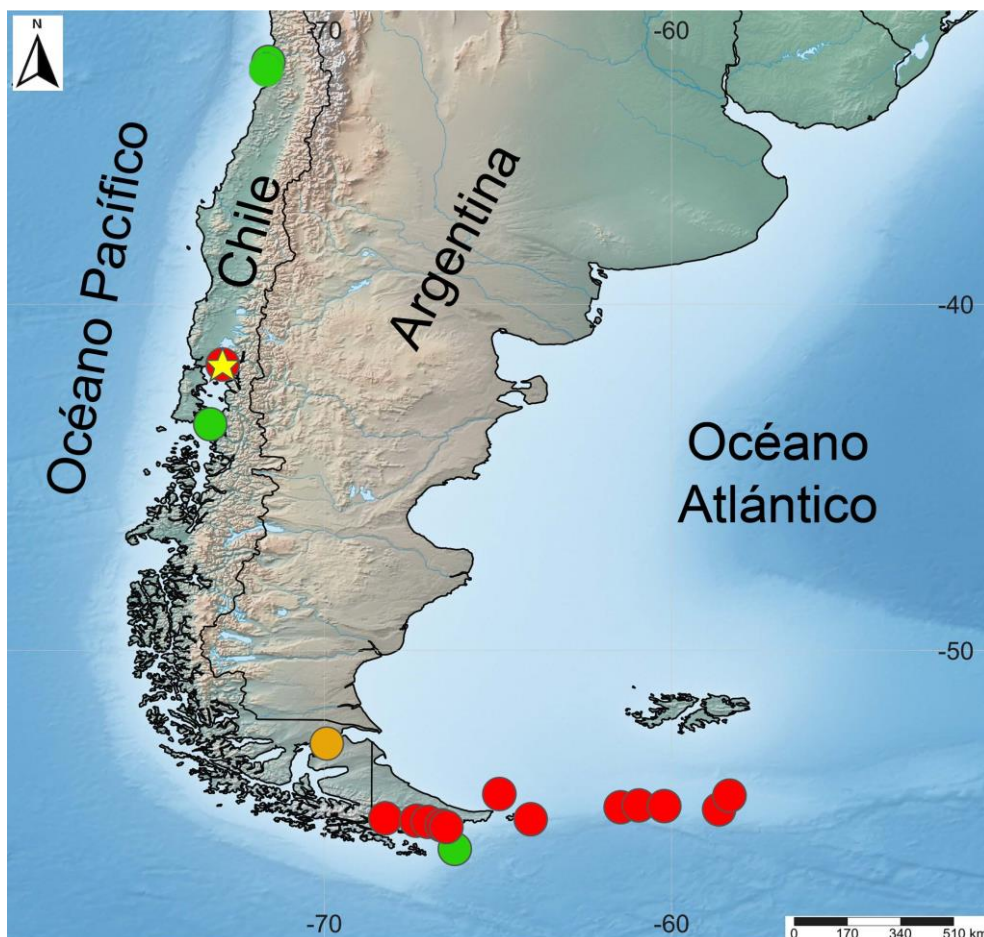


Figura 22. Registros de *Philobrya brattstromi*. Localidad tipo (estrella), material examinado (círculos rojos), registros bibliográficos verificados (círculos verdes) y registro bibliográfico no verificado (círculo naranja).

Redescripción: Conchilla pequeña para el género (L máxima observada = 5,6 mm), modioliforme, relativamente alta ($A/L = 0,76 \pm 0,03$; $n = 10$), comprimida ($C/A = 0,54 \pm 0,03$; $n = 10$), equivalva, delicada. Área dorsal estrecha, poco diferenciada. Umbos prominentes, ubicados en el extremo anterior. Ángulo umbonal: 100 a 120° ($n = 8$). Margen dorsal con una porción anterior larga, recta, y una porción posterior ampliamente curvada e insensiblemente conectada con el margen posterior. Margen ventral recto.

Prodisoconcha oval, más alta en su extremo posterior que el anterior, de 590 a $660 \mu\text{m}$ de longitud ($n = 8$), separada de la disoconcha por un cordón prominente; con engrosamientos anterodorsal y posterodorsal; superficie con pliegues comarginales muy bajos y delgados, más notorios sobre los engrosamientos anterodorsal y posterodorsal.

Disoconcha blanquecina, opaca; ornamentación conformada por 9 a 13 costillas radiales finas y numerosas lamelas comarginales, distribuidas regularmente. Ornamentación radial más prominente que la ornamentación comarginal.

Periostraco muy grueso, amarillo, extendiéndose del margen de la conchilla (hasta 1 mm en los ejemplares más grandes); formando prominentes pliegues radiales sobre la ornamentación de la disoconcha; y proyectado en setas largas y delgadas.

Superficie interna de la conchilla con 3 a 5 pliegues prominentes en el área dorsal, originando fuertes crenulaciones en el margen dorsal de la valva; el resto de los márgenes lisos. Impronta del músculo aductor ubicada en el tercio posterior de las valvas.

Dientes G1b conservados en todo el rango de tallas estudiado. Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 167 a 170° ($n = 4$). Serie anterior un tercio de la extensión de la serie posterior. Resilífero elongado.

Comentarios: *Philobrya brattstromi* recuerda a *P. atlantica* y *P. wandelensis* de las que se diferencia por presentar: 1) setas periostracales más largas y delgadas; 2) un mayor tamaño de la prodisoconcha (*P. brattstromi*: 590 – 660 μm de L; *P. atlantica* 470 – 530 μm ; *P. wandelensis*: 450 – 500 μm); y 3) la superficie de la prodisoconcha con pliegues comarginales (mientras que en *P. atlantica* aparecen costillas radiales, y en *P. wandelensis* puntuaciones microscópicas). Además, *P. brattstromi* difiere de *P. atlantica* en la relación entre la longitud de las series anterior y posterior de dientes G1b ($1/3$ en *P. brattstromi* vs. $1/5$ en *P. atlantica*) y en el ángulo que forman ambas series de dientes (167 – 170° en *P. brattstromi* vs. 151 – 160° en *P. atlantica*); y de *P. wandelensis* por presentar del lado interno sólo crenulaciones en el margen dorsal.

Linse (2002: fig. 9.1.2-16) identificó como *P. olstadi*, un ejemplar proveniente del Pasaje de Drake frente al Cabo de Hornos. Sin embargo, la prodisoconcha de dicho material, de 650 μm de L, difiere del rango de longitud aquí reportado para *P. olstadi* (500 – 550 μm). El tamaño de esa prodisoconcha, en cambio, queda incluida dentro del rango de tamaños aquí reconocido para *P. brattstromi*, motivo por el cual dicho material es aquí reasignado a esta especie.

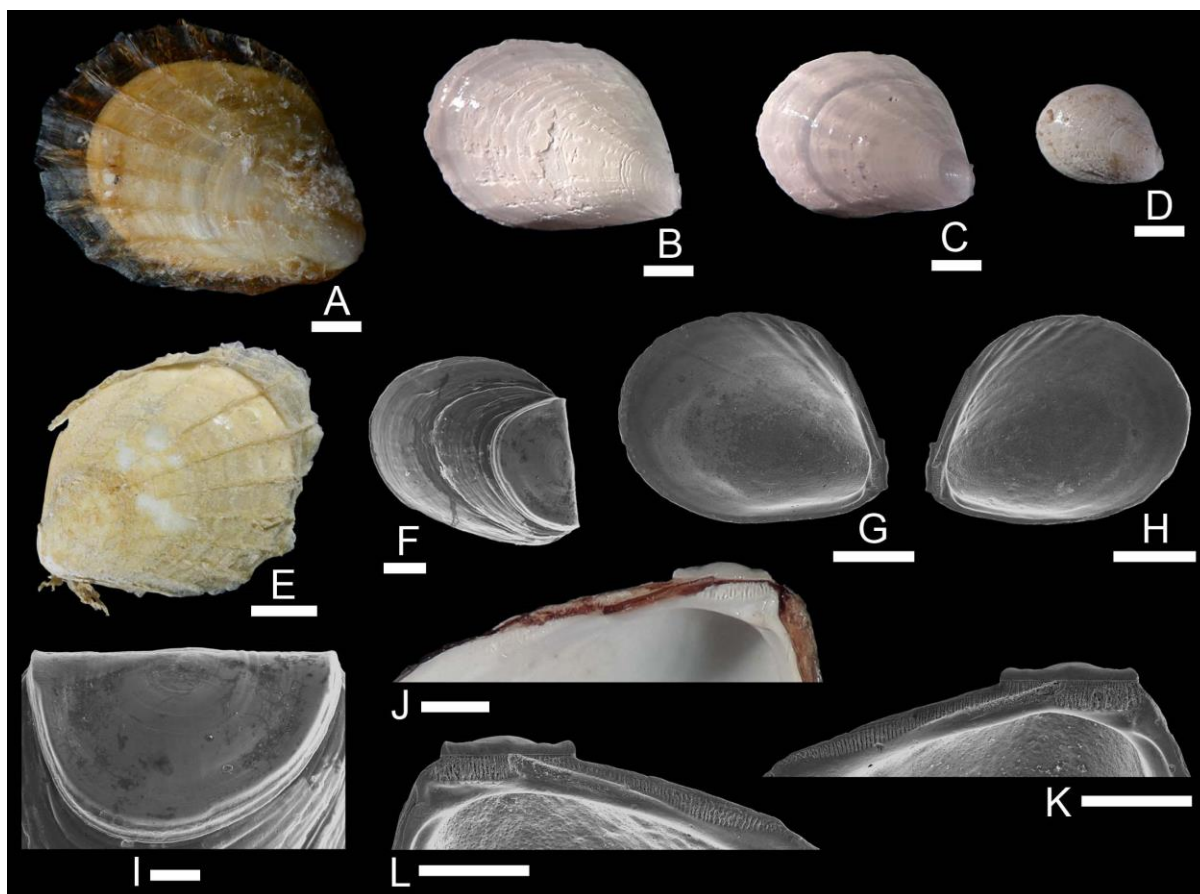


Figura 23. *Philobrya brattstromi*. **A, B, J:** ejemplares de Banco Burdwood, 90 m; **C, G, H, K, L:** ejemplares de Banco Burdwood, 102 m; **D:** ejemplar del este de Tierra del Fuego, 110 m; **E:** Holotipo (NRM 3894); **F, I:** ejemplar de Isla Becasses, Tierra del Fuego, 30–40 m. (**A**) vista externa valva derecha con periostraco, (**B–D**) vista externa valva derecha sin periostraco, (**E**) vista externa valva izquierda con periostraco, (**F**) juvenil, (**G**) vista interna valva izquierda, (**H**) vista interna valva derecha, (**I**) detalle de la prodisoconcha, (**J, K**) detalles de la charnela valva izquierda (**J:** ejemplar de 4,9 mm L, **K:** ejemplar de 3,3 mm L), (**L**) detalle de la charnela valva derecha de un ejemplar de 3,2 mm L. Escalas: **A–E, G, H** = 1 mm; **F** = 200 μm; **I** = 100 μm; **J–L** = 500 μm.

Philobrya sanjuani Urcola y Zelaya, 2021

(Figuras 24, 25)

Philobrya sanjuani Urcola y Zelaya, 2021: 26, 27, fig. 3.

Localidad tipo: Shag Rocks, 53°23,80'S 42°42,03'O, 313 m.

Material examinado: Holotipo (MLP-Ma 15115); 10 paratipos (5 paratipos MACN-In 43524; 5 paratipos MLP-Ma 15116) y 53 vls. de la localidad tipo.

Distribución: Hasta el momento solo conocida de la localidad tipo (Fig. 24).



Figura 24. Registros de *Philobrya sanjuani*. Localidad tipo (estrella) y material examinado (círculo).

Descripción: Conchilla pequeña para el género (L máxima observada = 4,3 mm), modioliforme, relativamente alta ($A/L = 0,71 \pm 0,02$; $n = 12$), algo inflada ($C/A = 0,69 \pm 0,04$; $n = 12$), equivalva, delicada. Área dorsal estrecha, pero bien diferenciada. Umbos bajos y anchos; subterminales, ubicados casi en el extremo anterior. Ángulo umbonal: 110 a 115° ($n = 8$). Tercio anterior del margen dorsal oblicuamente recto respecto al eje anteroposterior; porción posterior del margen dorsal formando una amplia curva continua con el margen posterior. Margen ventral oblicuo, ligeramente cóncavo. Margen anterior corto, redondeado.

Prodisoconcha oval, más alta en el extremo posterior que el anterior, de 550 a $580 \mu\text{m}$ de longitud ($n = 11$), separada de la disoconcha por un cordón prominente; con engrosamientos anterodorsal y posterodorsal; ornamentación microscópicamente punteada; puntuaciones estrechamente elongadas a romboidales.

Disoconcha blanquecina, opaca; ornamentación reticulada, conformada por 6 a 10 costillas radiales delgadas y numerosas lamelas comarginales, distribuidas regularmente.

Ornamentación radial restringida a la zona ventral. Ornamentación radial y comarginal similar en solidez.

Periostraco delgado, de color blanco amarillento, ligeramente proyectado del margen de la conchilla; formando delicados pliegues comarginales y radiales en la superficie de la

disoconcha; y setas cortas y delgadas en la intersección de la ornamentación radial y comarginal de la disoconcha.

Superficie interna de la conchilla con 22 a 27 pliegues radiales; márgenes finamente crenulados. Impronta del músculo aductor ubicada en el tercio posterior de las valvas.

Dientes G1b conservados en todo el rango de tallas estudiado. Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 168 a 172° (n = 5). Serie anterior un tercio de la extensión de la serie posterior. Resilífero extremadamente corto.

Comentarios: La forma general de la conchilla de *Philobrya sanjuani* recuerda mucho a la *P. wandelensis*, de la cual se diferencia por presentar la porción anterior del margen dorsal más corta y el área dorsal de la conchilla más notoriamente diferenciada. Además, *P. sanjuani* presenta la prodisoconcha más grande que *P. wandelensis* (550–580 vs. 450–500 µm, respectivamente), y ornamentada con puntuaciones más estrechas y alargadas. Otra diferencia radica en el hecho de que el resilífero de *P. sanjuani* es más pequeño, incluso cuando se comparan ejemplares de tamaño similar. Además, el periostraco es blanco amarillento, delgado y origina delicados pliegues radiales en *P. sanjuani*, mientras que en *P. wandelensis* es pardusco, moderadamente grueso y origina prominentes pliegues radiales.

Philobrya sanjuani se asemeja también a *P. atlantica* y *P. brattstromi*, de las que se diferencia por presentar setas periostracales considerablemente más cortas, el margen interno de las valvas crenulado en toda su extensión, y el resilífero más corto. La superficie de la prodisoconcha en *P. sanjuani* presenta puntuaciones microscópicas, mientras que *P. atlantica* presenta costillas radiales y *P. brattstromi* débiles pliegues comarginales. Además, *P. sanjuani* se diferencia de *P. atlantica* por presentar la prodisoconcha más grande (550–580 vs. 470–530 µm, respectivamente).

Otra especie parecida a *P. sanjuani* es *P. alata* (ver comparación bajo esta especie).

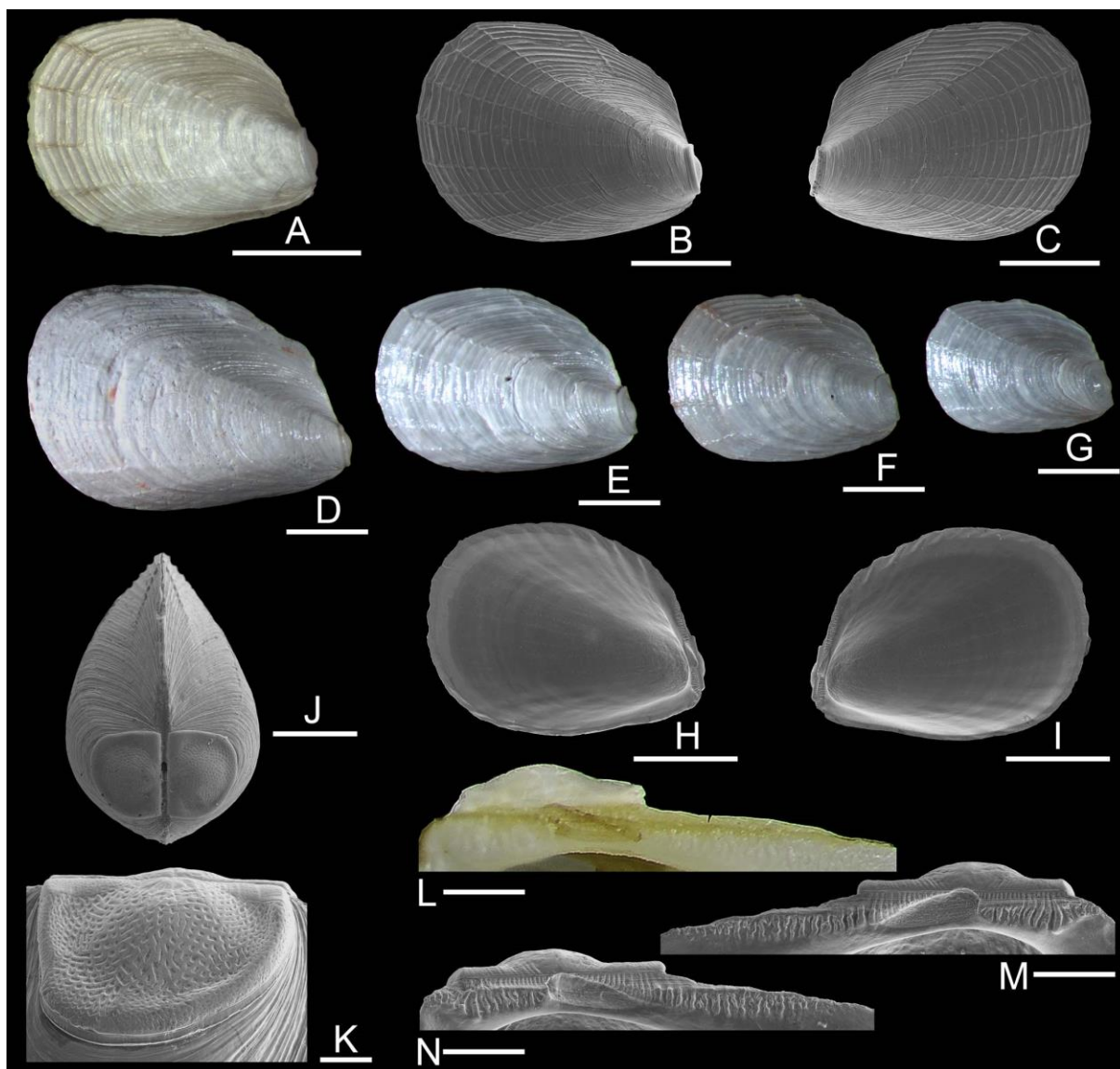


Figura 25. *Philobrya sanjuani*. **A–C, J–L:** Paratipos (MACN-In 43524); **D–G:** ejemplares de Shag Rocks, 313 m; **H, I, M, N:** Holotipo (MLP-Ma 15115). **(A)** vista externa valva derecha con periostraco, **(B, D–G)** vista externa valva derecha sin periostraco, **(C)** vista externa valva izquierda sin periostraco, **(H)** vista interna valva izquierda, **(I)** vista interna valva derecha, **(J)** vista anterodorsal, **(K)** detalle de la prodisoconcha, **(L, N)** detalles de la charnela valva derecha (**L:** ejemplar de 2,3 mm L, **N:** ejemplar 2,7 mm de L), **(M)** detalle de la charnela valva izquierda de un ejemplar de 2,7 mm L. Escalas: **A–I** = 1 mm; **J** = 500 μ m; **K** = 100 μ m; **L–N** = 200 μ m.

Philobrya alata Urcola y Zelaya, 2021

(Figuras 26, 27)

Philobrya alata Urcola y Zelaya, 2021: 28, 29, fig. 4.

Localidad tipo: Banco Burdwood, 54°30,22'S 56°08,20'O, 286 m.

Material examinado: Holotipo (MLP-Ma 15117) y 4 paratipos de la localidad tipo (2 paratipos MACN-In 43525; 2 paratipos MLP-Ma 15118). **Tierra del Fuego:** 53°43,80'S 64°29,93'O, 139 m (MACN-In 43531: 22 vls.). **Isla de los Estados:** San Juan del Salvamento, 54°37,08'S 63°51,76'O, 117 m (MACN-In 43529: 9 ej. y 20 vls.); Puerto Vancouver, 54°52,44'S 64°03,37'O, 271 m (MACN-In 43530: 44 vls.). **Banco Burdwood:** 54°30,39'S 59°48,65'O, 105 m (MACN-In 43526: 11 vls.), 54°28,89'S 59°11,67'O, 122 m (MACN-In 43527: 13 vls.), 54°23,82'S 58°30,53'O, 135 m (MACN-In 43528: 10 vls.).

Distribución: Tierra del Fuego, Isla de los Estados y Banco Burdwood (Fig. 26); 105–286 m (117–286 m ejemplares vivos).

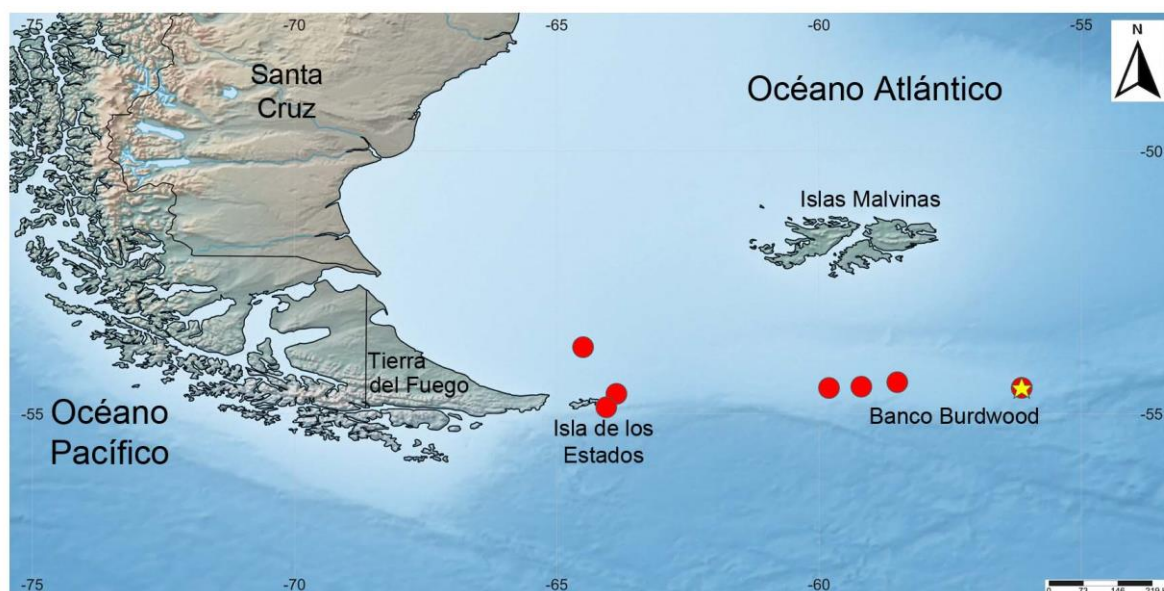


Figura 26. Registros de *Philobrya alata*. Localidad tipo (estrella) y material examinado (círculos).

Descripción: Conchilla pequeña para el género (L máxima observada = 3,5 mm), modioliforme, relativamente alta ($A/L = 0,72 \pm 0,03$; $n = 14$), inflada ($C/A = 0,78 \pm 0,06$; $n = 14$), equivalva, delicada. Área dorsal amplia, cóncava, claramente diferenciada. Umbos subterminales, bajos y anchos, ubicados casi en el extremo anterior. Ángulo umbonal: 115 a 120° ($n = 10$). Porciones anterior y posterior del margen dorsal formando una angulosidad notoria; porción anterior la mitad de la extensión de la porción posterior. Márgenes posterior y ventral formando una curva amplia y continua. Margen anterior puntiagudo.

Prodisoconcha oval, con el extremo posterior más alto que el anterior, de 520 a 570 μm de longitud ($n = 9$), delimitada por un cordón prominente; con engrosamientos anterodorsal y

posterodorsal; superficie ornamentada con 4 a 5 costillas radiales primarias finas, que se incrementan en número hasta 8 a 10 hacia el margen de la prodisoconcha por intercalación de costillas secundarias; y pliegues comarginales bajos, anchos, más fuertes en los engrosamientos anterodorsal y posterodorsal.

Disoconcha blanquecina, opaca; ornamentación reticulada, conformada por 14 a 19 costillas radiales finas y numerosas lamelas comarginales estrechamente dispuestas. Ornamentación radial restringida a la zona ventral. Ornamentación radial y comarginal similar en solidez.

Periostraco delgado, amarillo pálido, ligeramente proyectado más allá de los márgenes de la conchilla; formando delicados pliegues radiales y comarginales en la superficie de la disoconcha; y setas muy cortas y delgadas.

Superficie interna de la conchilla con 28 a 34 pliegues radiales; márgenes fuertemente crenulados. Impronta del músculo aductor ubicada en el tercio posterior de las valvas.

Dientes G1b conservados en todo el rango de tallas estudiado. Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 175 a 178° ($n = 5$). Serie anterior un tercio de la extensión de la serie posterior. Resilífero muy corto.

Comentarios: Por la forma general de la conchilla *Philobrya alata* se asemeja a *P. wandelensis* y *P. sanjuani*, de las que se diferencia por presentar los márgenes ventral y posterior formando una curva continua (en lugar de estar diferenciados) y por la presencia de un área dorsal profunda y ancha, que le otorgan a la especie un aspecto “alado”. Además, la disoconcha presenta un mayor número de costillas radiales (14–19 en *P. alata* vs. 6–10 en *P. wandelensis* y *P. sanjuani*); y las series de dientes G1b anterior y posterior están alineadas prácticamente en línea recta, en lugar de formar un ángulo entre ellas. Otra diferencia entre estas especies radica en la ornamentación de la prodisoconcha: *P. alata* presenta finas costillas radiales y pliegues comarginales bajos y anchos, mientras que en *P. wandelensis* y *P. sanjuani* la prodisoconcha está microscópicamente punteada.

Los ejemplares del Banco Burdwood identificados por Melvill y Standen (1912) como “*Philobrya wandelensis*” podrían corresponder a *P. alata*.

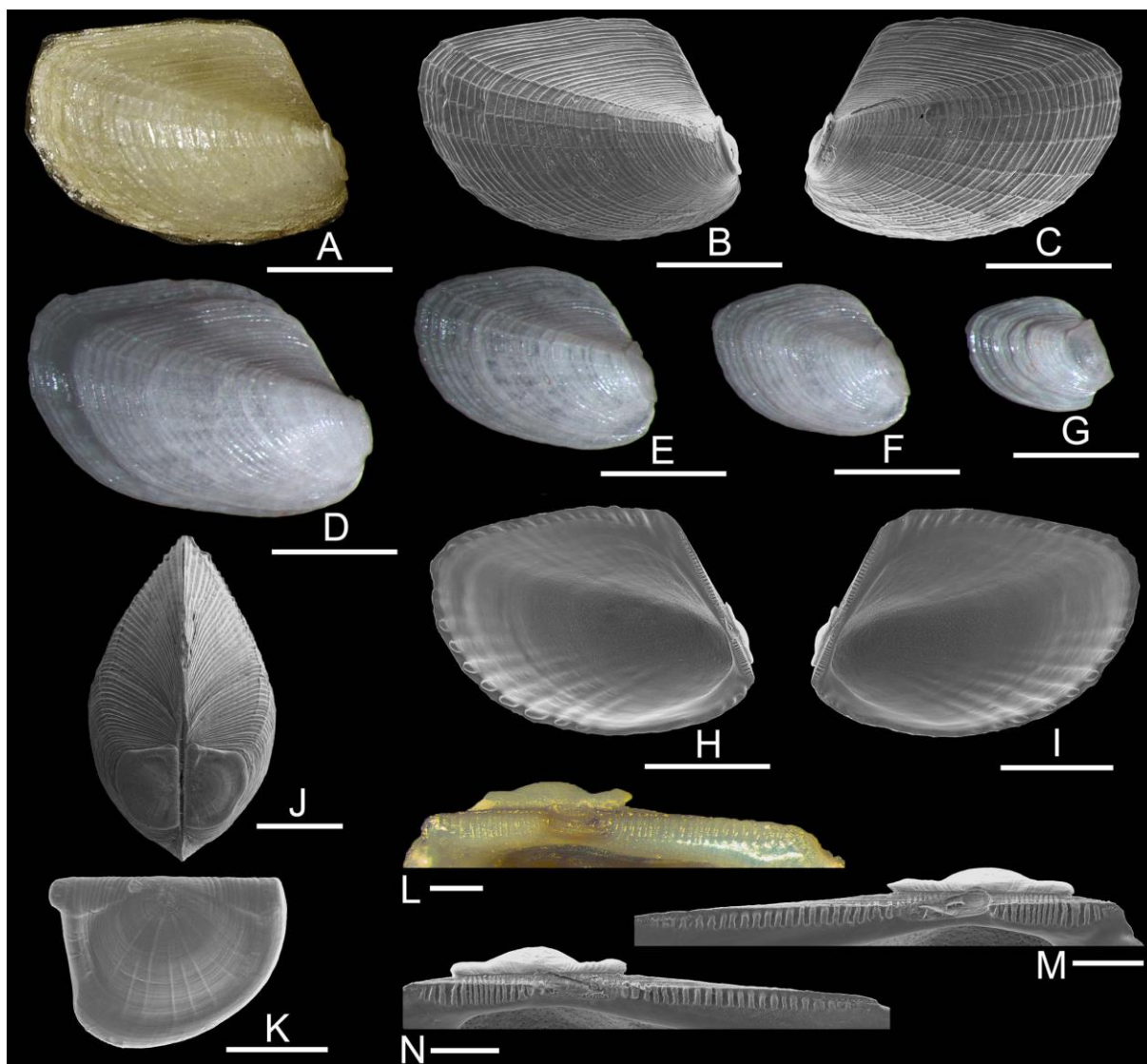


Figura 27. *Philobrya alata*. A–C, H, I, M, N: Holotipo (MLP-Ma 15117); D–G: ejemplares de Isla de los Estados, 271m (MACN-In 43530); J, K: Paratipos (MACN-In 43525); L: ejemplar de Isla de los Estados, 117 m (MACN-In 43529). (A) vista externa valva derecha con periostraco, (B, D–G) vista externa valva derecha sin periostraco, (C) vista externa valva izquierda sin periostraco, (H) vista interna valva izquierda, (I) vista interna valva derecha, (J) vista anterodorsal, (K) embrión extraído de la demibranchia de un ejemplar adulto, (L, N) detalles de la charnela valva derecha (L: ejemplar de 2,5 mm L, N: ejemplar de 2,9 mm L), (M) detalle de la charnela valva izquierda de un ejemplar de 2,9 mm L. Escalas: A–I = 1 mm; J = 500 µm; K = 100 µm; L–N = 200 µm.

Philobrya barbata Thiele, 1912

(Figuras 28, 29)

Philobrya barbata Thiele 1912: 252, lám. 17, fig. 18; Engl 2012: fig. 6.

Philippiella hamiltoni Hedley 1916: 21, figs. 8–11.

Philobrya hamiltoni: Powell 1979: 366, 367, fig. 90.3.

Localidades tipo: Observatory Bay, [49°25'S 69°53'E], Islas Kerguelen (*Philobrya barbata*); Lusitania Bay, 54°41'S 158°54'E y the Nuggets, 54°31'S 158°57'E, Isla Macquarie (*Philippiella hamiltoni*).

Material examinado: Fotografías de tres sintipos de *Philippiella hamiltoni* de Lusitania Bay (AM C.46560) y de dos sintipos de the Nuggets (AM C.47253). **Banco Burdwood**: 54°23,32'S 59°41,18'O, 65 m (45 ej. y 9 vls.).

Distribución: Islas Kerguelen (Thiele 1912), Isla Macquarie (Hedley 1916) y Banco Burdwood (este estudio); desde el intermareal a 65 m (ejemplares vivos). La especie fue también mencionada de la Isla Marion (Branch *et al.* 1991), aunque este registro no pudo ser verificado (Fig. 28).



Figura 28. Registros de *Philobrya barbata*. Localidad tipo de *Philobrya barbata* (estrella violeta), localidades tipo de *Philippiella hamiltoni* (estrellas amarillas solapadas), material examinado (círculo rojo) y registro bibliográfico no verificado (círculo naranja).

Redescripción: Conchilla mediana para el género (L máxima observada = 6,4 mm), ovalada (en ejemplares pequeños) a mitiliforme (en ejemplares más grandes), alta ($A/L = 0,85 \pm 0,04$; $n = 20$), algo inflada ($C/A = 0,68 \pm 0,03$; $n = 20$), equivalva, sólida. Área dorsal estrecha, aunque diferenciada. Umbos prominentes y dirigidos hacia el margen ventral, ubicados en el extremo anterior. Ángulo umbonal: 90 a 100° ($n = 10$). Margen dorsal con una porción

anterior corta y recta, casi vertical, y una porción posterior ampliamente curvada e insensiblemente conectada con el margen posterior. Margen ventral recto a ligeramente cóncavo.

Prodisoconcha oval, más alta en su extremo posterior que el anterior, de 465 a 485 μm de longitud ($n = 15$), elevada de la disoconcha; superficie ornamentada con pliegues comarginales poco notorios. Áreas anterodorsal y posterodorsal no diferenciadas.

Disoconcha blanquecina, opaca; ornamentación reticulada, delicada, conformada por 12 a 15 costillas radiales, y lamelas comarginales, regularmente distribuidas. Ornamentación comarginal algo más notoria que la ornamentación radial.

Periostraco grueso, amarillo pajizo, extendiéndose del margen de la conchilla (hasta 1 mm en los ejemplares más grandes); formando finos pliegues radiales y comarginales sobre la ornamentación de la disoconcha; y proyectado en setas extremadamente largas y delgadas.

Superficie interna de la conchilla y márgenes lisos. Impronta del músculo aductor ubicada en la mitad antero-posterior de las valvas.

Dientes G1b preservados en ejemplares de hasta 1,7 mm de L. Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 165 a 170° ($n = 5$). Serie anterior un cuarto de la extensión de la serie posterior. En ejemplares de entre 1,7 y 3,0 mm L solo se distinguen los dientes de la serie anterior, y en ejemplares mayores de 3,0 mm estos dientes desaparecen por completo. Resilífero elongado.

Comentarios: Las características morfológicas del material tipo de *P. hamiltoni* (Fig. 29B) son coincidentes con las del material tipo de *P. barbata* (Fig 29A), por tal motivo ambas entidades son consideradas como sinónimos.

Por su conchilla mitiliforme y el aspecto del periostraco *P. barbata* se asemeja a *P. blakeana*, *P. olstadi* y *P. capillata*. La gran similitud entre *P. barbata* y *P. olstadi* había sido previamente enfatizada por Engl (2012) (ver comparaciones en los “comentarios” de las respectivas especies).

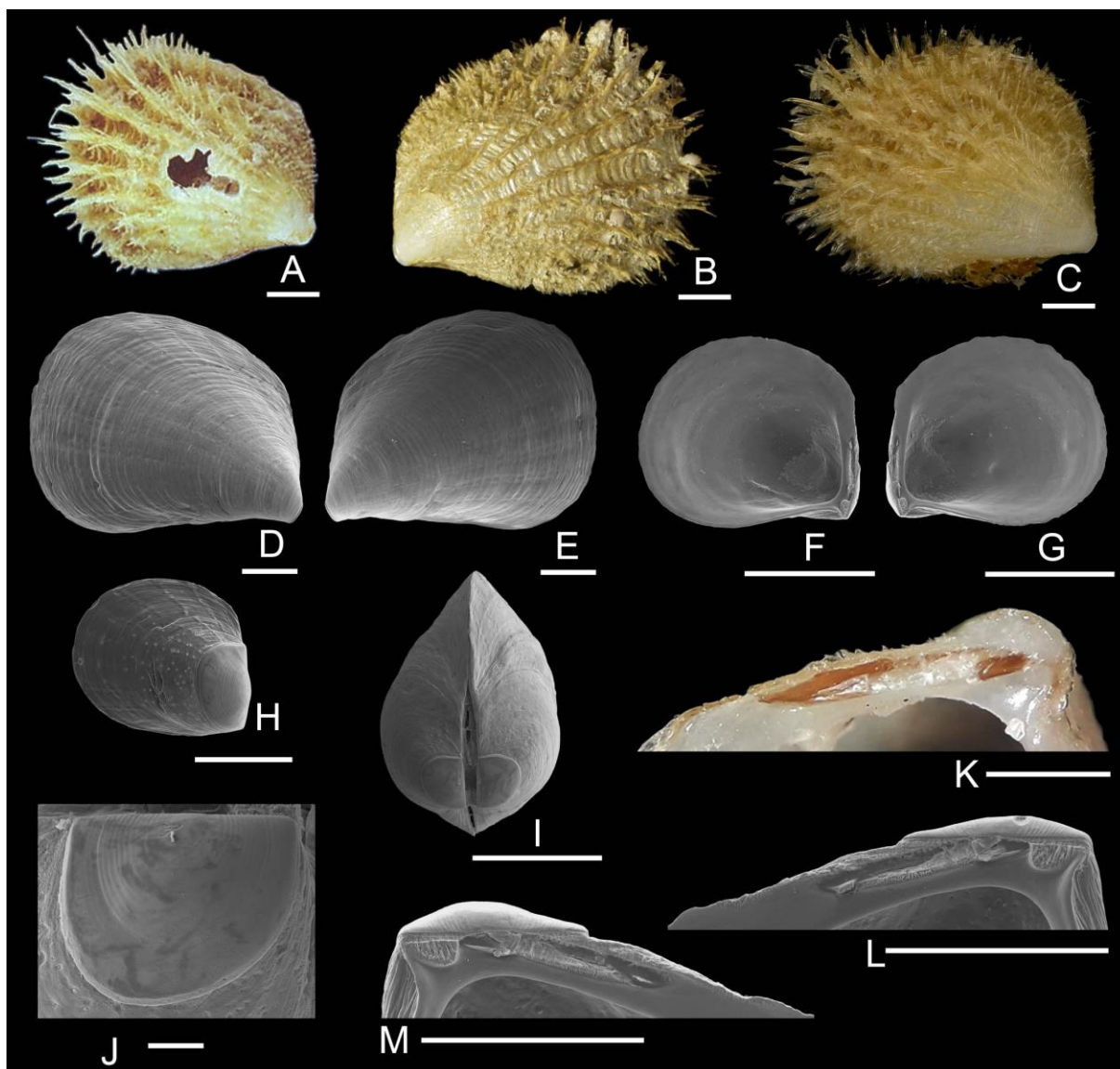


Figura 29. *Philobrya barbata*. **A:** lectotipo de *Philobrya barbata* (ZMB-Moll 63255a) (Engl 2012: fig. 6); **B:** sintipo de *Philippiella hamiltoni* (AM C.46560); **C–M:** ejemplares de Banco Burdwood, 65 m. (**A, C**) vista externa valva derecha con periostraco, (**B**) vista externa valva izquierda con periostraco, (**D**) vista externa valva derecha sin periostraco, (**E**) vista externa valva izquierda sin periostraco, (**F**) vista interna valva izquierda, (**G**) vista interna valva derecha, (**H**) juvenil, (**I**) vista anterodorsal, (**J**) detalle de la prodisoconcha, (**K, L**) detalles de la charnela valva izquierda (**K:** ejemplar de 4,7 mm L, **L:** ejemplar de 1,7 mm L), (**M**) detalle de la charnela valva derecha de un ejemplar de 1,7 mm L. Escalas: **A–G, I** = 1 mm; **H, K–M** = 500 μm; **J** = 100 μm.

Philobrya blakeana (Melvill y Standen, 1914)

(Figuras 30, 31)

Brachidontes (Hormomya) blakeanus Melvill y Standen, 1914: 129, lám. 7, figs. 4, 4a.

Philobrya blakeana: Trovant *et al.* 2013: 1847, 1850 y Material Suplementario, fig. S1.

Philobrya crista Linse, 2002: 118, 119, lám. 18a, figs. 9.1.2-9-12, lám. 18b, figs. 9.1.2-13, 14; Jackson *et al.* 2015: figs. 2F, 3F.

Localidades tipo: Roy Cove [Ensenada Roy], Isla Gran Malvina [51°33'S 60°23'O] (*Brachidontes (Hormomya) blakeanus*); Punta Rico, Isla Picton, Canal Beagle, 55°07,30'S 66°52,78'O, 25 m (*Philobrya crista*).

Material examinado: Fotografías del holotipo de *Brachidontes (Hormomya) blakeanus* (MMUM EE 7674). **Chubut**: Comodoro Rivadavia, [45°53'S 67°29'O], sin registro batimétrico (MACN-In 6834: 5 vls.). **Santa Cruz**: Puerto Deseado, 47°47,30'S 65°52,50'O, 8–9 m (1 ej. y 3 vls.). **Canal Beagle**: Bahía Lapataia, 54°51'S 68°29'O, 20–31 m (1 ej.); Bahía Ushuaia, 54°49'S 68°16'O, 24–32 m (1 ej.), 54°50'S 68°15'O, 18–21 m (1 vl.); Isla Conejo, 54°50,88'S 68°14,67'O, 16 m (3 ej. y 3 vls.); Pozo Ángel, 54°50'S 68°14'O, 21 m (3 ej. y 1 vl.); Isla Marian, 54°51,55'S 68°13,52'O, 10 m (1 ej.); Puerto Carelo, 54°52'S 68°13'O, 12–20 m (2 ej.); Isla Despard, 54°52'S 68°11'O, 64–73 m (1 ej.); Punta Segunda, 54°51,27'S 68°02,12'O, 14 m (6 ej.); Isla Becasses, 54°57'S 67°01'O, 30–40 m (7 ej. y 5 vls.); Monte Moat, 55°02'S 66°42'O, 15–20 m (13 vls.); Cabo San Pio, 55°03'S 66°37'O, 30–35 m (1 ej. y 21 vls.), 55°06'S 66°29'O, 65–80 m (1 vl.). **Isla de los Estados**: Puerto Basil Hall, [54°45,18'S 64°09,25'O], 86 m (MACN-In 22248/1: 1 ej. y 1 vl.); Puerto Vancouver, 54°52,44'S 64°03,37'O, 271 m (6 vls.). **Banco Burdwood**: 54°31,68'S 61°27,98'O, 137 m (34 ej. y 88 vls.), 54°28,49'S 60°56,46'O, 102 m (4 vls.), 54°29,74'S 60°12,59'O, 95 m (1 vl.), 54°30,39'S 59°48,65'O, 105 m (61 vls.), 54°24,21'S 59°32,49'O, 86 m (1 vl.), 54°28,83'S 59°11,67'O, 122 m (2 vls.), 54°23,82'S 58°30,53'O, 135 m (9 vls.), 54°11,54'S 58°19,88'O, 90 m (1 ej. y 15 vls.).

Distribución: Sur de Argentina: desde Comodoro Rivadavia hasta Tierra del Fuego (este estudio), sur de Chile (Linse 2002), Isla de los Estados (este estudio), Islas Malvinas (Melvill y Standen 1914) y Banco Burdwood (Jackson *et al.* 2015; este estudio) (Fig. 30); 8–665 m (8–137 m ejemplares vivos). También fue mencionada del Estrecho de Magallanes (Ríos *et al.* 2003), aunque este registro no pudo ser verificado.

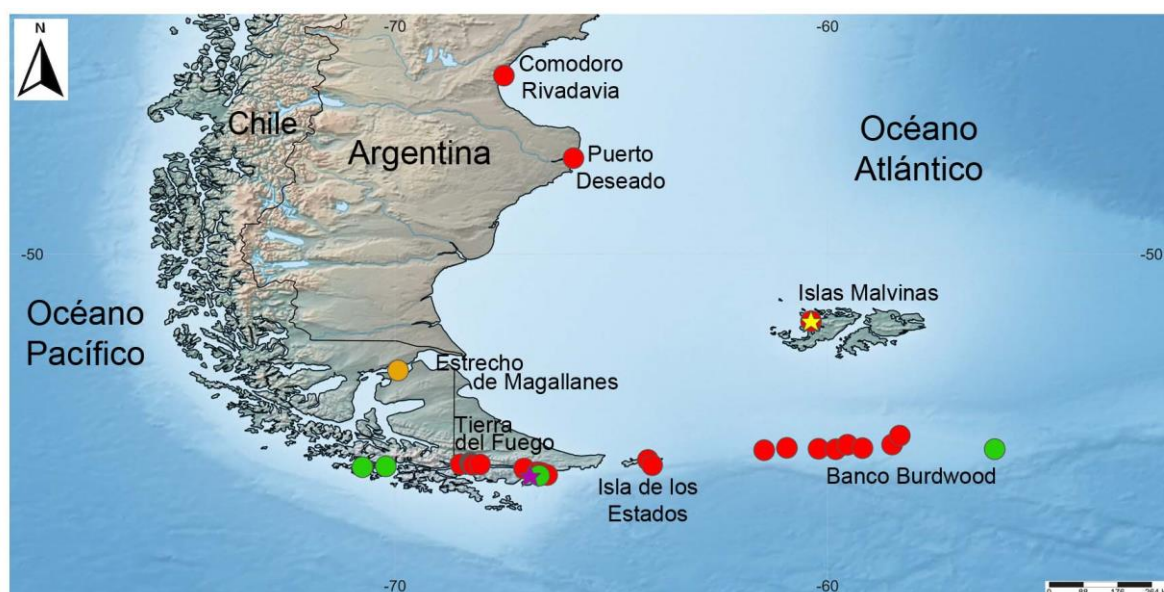


Figura 30. Registros de *Philobrya blakeana*. Localidad tipo de *Brachidontes (Hormomya) blakeanus* (estrella amarilla), localidad tipo de *Philobrya crispa* (estrella violeta), material examinado (círculos rojos), registros bibliográficos verificados (círculos verdes) y registro bibliográfico no verificado (círculo naranja).

Redescripción: Conchilla mediana para el género (L máxima observada = 8,2 mm), mitiliforme, relativamente alta ($A/L = 0,76 \pm 0,03$; $n = 28$), algo inflada ($C/A = 0,65 \pm 0,05$; $n = 28$), equivalva, muy sólida. Área dorsal estrecha, poco diferenciada. Umbos ligeramente prominentes, ubicados en el extremo anterior. Ángulo umbonal: 90 a 110° ($n = 10$). Margen dorsal con una porción anterior larga, recta o ligeramente convexa; y una porción posterior ampliamente curvada e insensiblemente conectada con el margen posterior. Margen ventral recto en los ejemplares pequeños, a ligeramente cóncavo en los ejemplares más grandes por profundización del surco bisal.

Prodisoconcha oval, más alta en su extremo posterior que el anterior, de 500 a 550 μm de longitud ($n = 10$), con un cordón que la separa de la disoconcha; con engrosamientos anterodorsal y posterodorsal, y una protuberancia dorsocentral poco elevada; ornamentada con 4 costillas radiales finas y pliegues comarginales bajos y anchos en toda la superficie.

Disoconcha blanquecina, opaca; ornamentación reticulada, conformada por 20 a 35 costillas radiales finas, y lamelas comarginales, regularmente distribuidas. Ornamentación radial y comarginal similar en solidez.

Periostraco muy grueso, amarillo pálido, apenas extendiéndose del margen de la conchilla (0,5 mm en los ejemplares más grandes); formando pliegues radiales y comarginales sobre la ornamentación de la disoconcha; y proyectado en setas cortas y delgadas.

Superficie interna de la conchilla con 30 a 40 pliegues radiales, que generan fuertes crenulaciones en el margen. Impronta del músculo aductor ubicada en el tercio posterior de las valvas.

Dientes G1b conservados en todo el rango de tallas estudiado. Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 155 a 160° (n = 6). Serie anterior un quinto de la extensión de la serie posterior. Resilífero elongado.

Comentarios: El material de *P. crispa* ilustrado por Linse (Fig. 31I) resulta indistinguible del material tipo de *P. blakeana* (Fig. 31A), por lo cual ambas entidades son aquí consideradas como sinónimos. Linse (2002) describió la presencia de 6 costillas radiales en la prodisoconcha de *P. crispa*. Sin embargo, sólo 4 costillas son reconocibles en sus figuras de la especie (Linse 2002: figs. 9.1.2-10, 11); los restantes dos elementos radiales corresponden a los engrosamientos anterodorsal y posterodorsal.

Por la forma general de la conchilla y las setas periostracales, *P. blakeana* se asemeja a *Philobrya kerguelensis* (E.A. Smith, 1885) (descrita de Isla Kerguelen) (Fig. 32) y a *P. barbata* (Fig 29). *Philobrya blakeana* difiere de *P. kerguelensis* por presentar una mayor pendiente del margen dorsal anterior. Además, la porción posterior del margen dorsal es ampliamente curvada en *P. blakeana*, mientras que en *P. kerguelensis* es casi recta. Otra diferencia radica en el margen interno de las valvas: *P. blakeana* posee crenulaciones mucho más fuertes. *Philobrya blakeana* difiere de *P. barbata* por presentar un mayor número de costillas radiales en la disoconcha (20–35 vs. 12–15). Además, *P. blakeana* presenta menor longitud de las setas periostracales que *P. barbata*. Además, la prodisoconcha de *P. blakeana* se encuentra ornamentada con elementos radiales y comarginales, mientras que en *P. barbata* solo aparecen elementos comarginales. En *P. blakena* los dientes G1b se conservan en los ejemplares mas grandes estudiados (8,2 mm de L), mientras que en *P. barbata* estos dientes desaparecen por completo en ejemplares mayores de 3 mm de L.

Otras especies parecidas a *P. blakeana* son *P. olstadi* y *P. capillata* (ver comparación en los “comentarios” de estas especies).

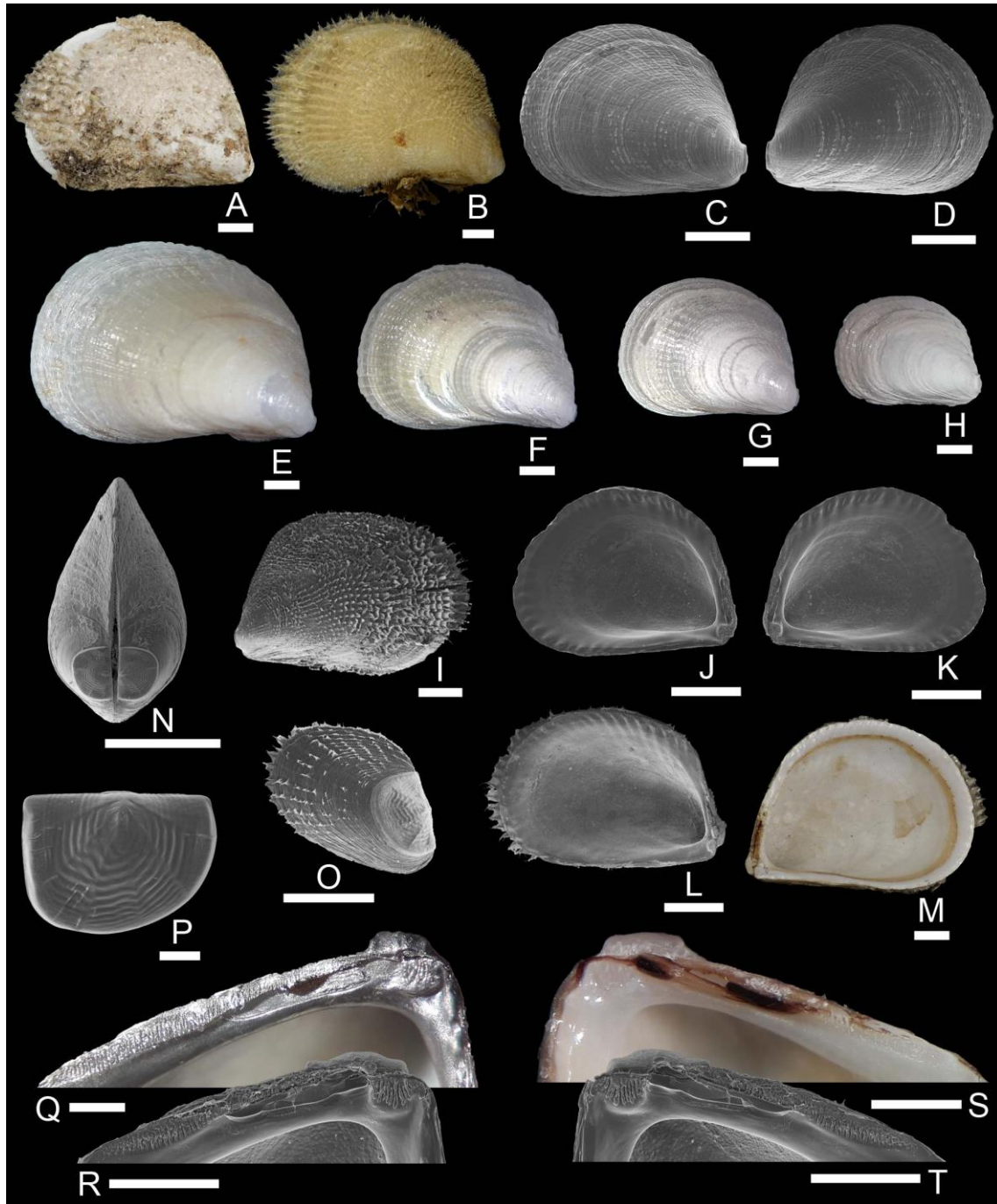


Figura 31. *Philobrya blakeana*. **A, M:** Holotipo de *Brachidontes (Hormomya) blakeanus* (MMUM EE 7674); **B:** ejemplar de Punta Segunda, Tierra del Fuego, 14 m; **C–H, N, Q, S:** ejemplares de Banco Burdwood, 137 m; **I, L, O:** ejemplares de *Philobrya crisa* ilustrados por Linse (2002: lám. 18, figs. 9.1.2–9, 11, 13); **J, K, R, T:** ejemplar de Pozo Ángel, Tierra del Fuego, 21 m; **P:** ejemplar de Isla Despard, Tierra del Fuego, 64–73 m. (**A, B**) vistas externas valva derecha con periostraco, (**C, E–H**) vistas externas valva derecha sin periostraco, (**D**) vista externa valva izquierda sin periostraco, (**I**) vista externa valva izquierda con periostraco, (**J, L**) vista interna valva izquierda, (**K, M**) vista interna valva derecha, (**N**) vista anterodorsal, (**O**) juvenil, (**P**) embrión extraído de la demibranchia de un ejemplar adulto, (**Q, R**) detalles de la charnela valva izquierda (**Q:** ejemplar metalizado de 7,2 mm L, **R:** ejemplar de 3,5 mm L), (**S, T**) detalles de la charnela valva derecha (**S:** ejemplar de 5,2 mm L, **T:** ejemplar de 3,5 mm L). Escalas: **A–N** = 1 mm; **O, Q–T** = 500 µm; **P** = 100 µm.

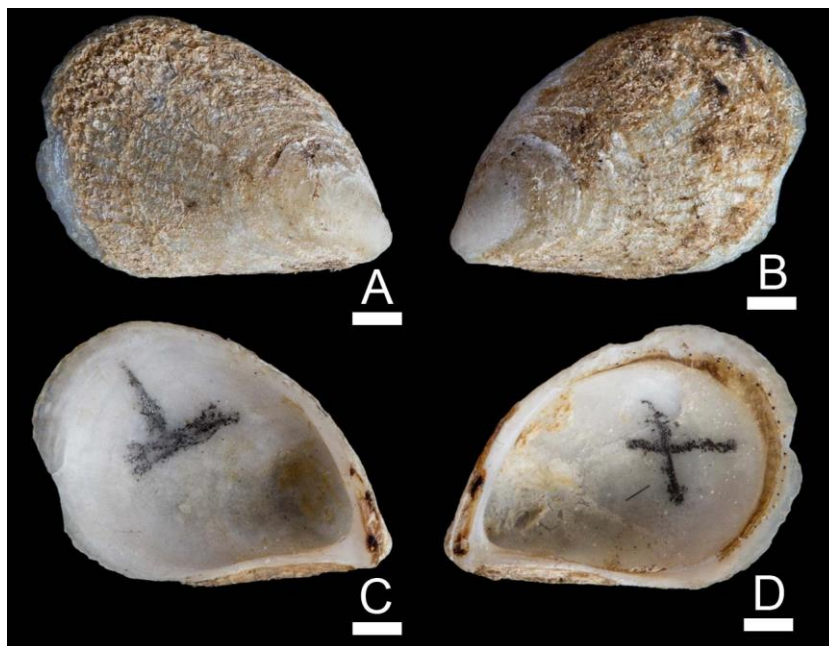


Figura 32. *Philobrya kerguelensis*. **A–D:** Sintipo de *Mytilus kerguelensis* (NHMUK 1887.2.9.3156-7). **(A)** vista externa valva derecha con restos de periostraco, **(B)** vista externa valva izquierda con restos de periostraco, **(C)** vista interna valva izquierda, **(D)** vista interna valva derecha. Escalas: 1 mm.

Philobrya olstadi (Soot-Ryen, 1951)

(Figuras 33, 34)

Philippiella olstadi Soot-Ryen, 1951: 12, 13, lám. 1, figs. 9, 10; Castellanos 1960: fig. 5.

Philobrya olstadi: Engl 2012: figs. 5a, b.

Philobrya quadrata: Melvill y Standen 1907: 124, 145 (*non* Pfeffer en Martens y Pfeffer, 1886).

Localidad tipo: Isla Decepción, Islas Shetland del Sur, [62°57'S 60°39'O], 75 m.

Material examinado: Fotografías del holotipo (NHM.UIO D 28607). **Islas Orcadas del Sur**: [60°44,3'S 44°44,1'O], intermareal (16 ej. y 1 vl.); Bahía Scotia, [60°46'S 44°40'O], intermareal (NMS Z 1921.143.699: fotografías de 1 ej.). **Península Antártica**: Puerto Melchior, [64°19'S 62°58'O], sin registro batimétrico (1 ej. y 1 vl.).

Distribución: Islas Orcadas del Sur (Engl 2012; este estudio), Islas Shetland del Sur (Soot-Ryen 1951; Engl 2012; este estudio), Península Antártica (Castellanos 1960; este estudio)

(Fig. 33); intermareal a 75 m (ejemplares vivos). También se mencionó del intermareal de la Isla de Gough (Dell 1964), aunque este registro se considera dudoso (ver “comentarios”).

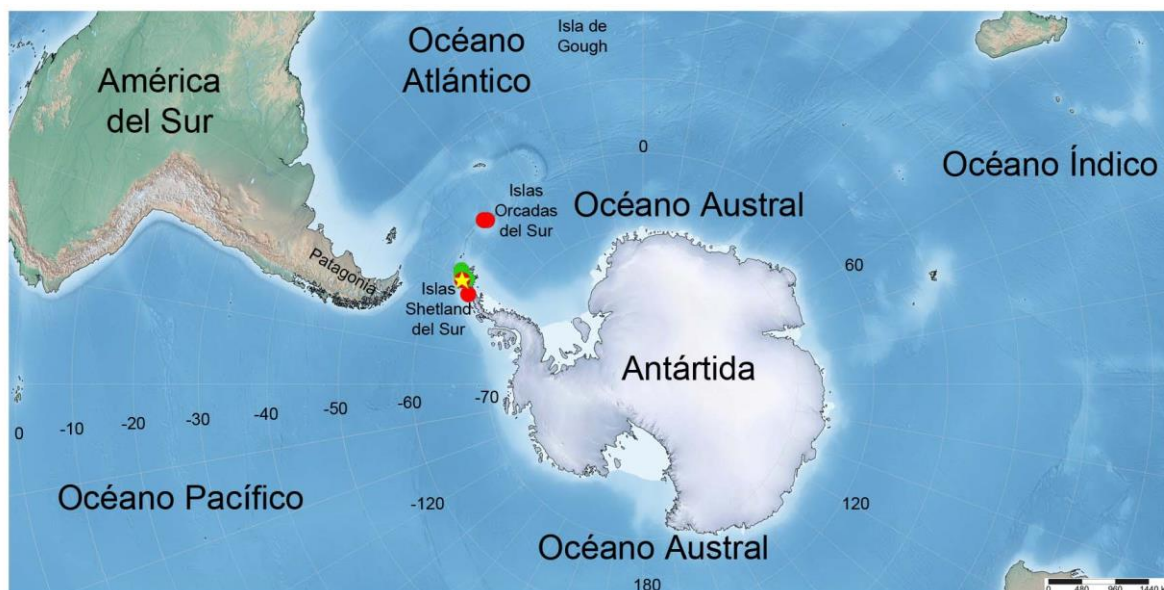


Figura 33. Registros de *Philobrya olstadi*. Localidad tipo (estrella), material examinado (círculos rojos) y registros bibliográficos verificados (círculos verdes).

Redescripción: Conchilla mediana para el género (L máxima observada = 6,2 mm), mitiliforme, alta ($A/L = 0,82 \pm 0,04$; $n = 16$), algo inflada ($C/A = 0,74 \pm 0,05$; $n = 16$), equivalva, moderadamente sólida. Área dorsal estrecha, débilmente diferenciada. Umbos prominentes y puntiagudos, ubicados en el extremo anterior, dirigidos hacia el margen ventral. Ángulo umbonal: 85 a 90° ($n = 10$). Margen dorsal comprendiendo una porción anterior larga, oblicua y recta a ligeramente convexa, y una porción posterior ampliamente curvada e insensiblemente conectada con el margen posterior. Margen ventral oblicuo.

Prodisoconcha oval, con el extremo posterior más alto que el anterior, de 500 a $550 \mu\text{m}$ de longitud ($n = 12$), separada de la disoconcha por un cordón prominente, con engrosamientos anterodorsal y posterodorsal; superficie lisa.

Disoconcha blanquecina, opaca; ornamentación finamente reticulada, conformada por 18 a 22 costillas radiales finas y numerosas lamelas comarginales débiles.

Periostraco muy grueso, amarillo pajizo, ligeramente extendido del margen de la conchilla; formando finos pliegues radiales y comarginales sobre la ornamentación de la disoconcha; y setas cortas y delgadas.

Superficie interna de la conchilla y márgenes lisos. Impronta del músculo aductor ubicada en el tercio posterior de las valvas.

Dientes G1b preservados en ejemplares de hasta 2,0 mm de L. Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 152 a 156° (n = 5). Serie anterior un cuarto de la extensión de la serie posterior. En ejemplares mayores de 2,5 mm de L ya no resulta posible reconocer los dientes. Resilífero elongado.

Comentarios: Por la forma general de la conchilla y las setas periostracales *P. olstadi* recuerda a *P. barbata* y a *P. blakeana*. Sin embargo, se diferencia de ambas especies por presentar el umbo más proyectado. Además, *P. olstadi* difiere de *P. barbata* por presentar: un mayor número de costillas radiales en la disoconcha (18–22 vs. 12–15), la prodisoconcha más grande (500–550 µm vs. 465–485 µm de L), y las setas periostracales considerablemente más cortas; y de *P. blakeana* por presentar el lado interno de la conchilla completamente liso (crenulado en *P. blakeana*) y la prodisoconcha lisa (con elementos radiales y comarginales en *P. blakeana*).

Otra especie parecida a *P. olstadi* es *P. capillata* (ver comparación en los “comentarios” de esta especie).

Melvill y Standen (1907) identificaron como *P. quadrata* un ejemplar recolectado en la Bahía Scotia, Islas Orcadas del Sur. El estudio de dicho material (Fig. 34J) permite concluir que esa identificación es errónea, y que el mismo en realidad corresponde a *P. olstadi*.

Linse (2002: 120) mencionó la presencia de *P. olstadi* en el Pasaje de Drake, frente al Cabo de Hornos. Sin embargo la ilustración de dicho material (Linse 2002: fig. 9.1.2-16) revela que el mismo no corresponde realmente a esta especie sino a *P. brattstromi* (ver comentarios bajo este taxón).

Dell (1964) identificó como *P. olstadi* ejemplares provenientes de la Isla de Gough (en el Océano Atlántico). Sin embargo, este material (Fig. 35) se diferencia de *P. olstadi* por presentar la conchilla más baja ($A/L = 0,71$ vs. 0,84, respectivamente) cuando se consideran ejemplares de la misma longitud (ver Figs. 34B, F vs. 35B, D; ambos ejemplares de 3,8 mm de L).

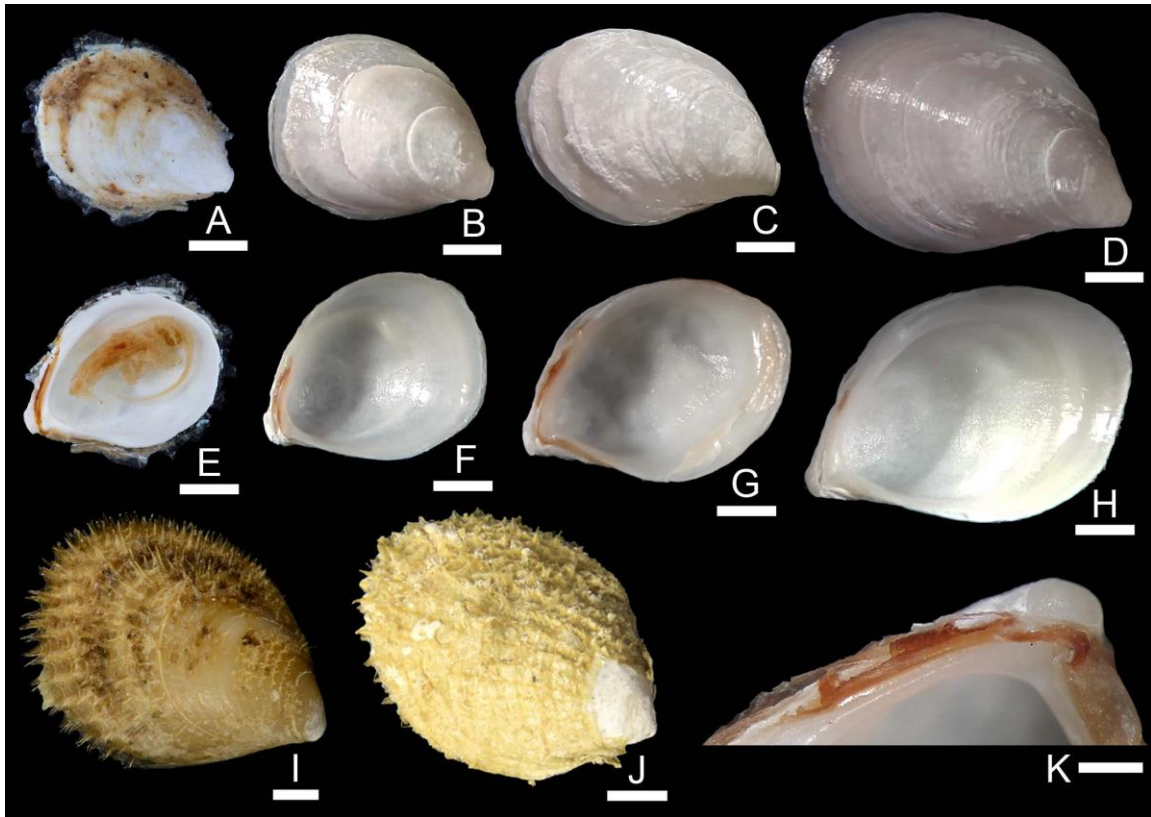


Figura 34. *Philobrya olstadi*. **A, E:** Holotipo (NHM.UIO D 28607); **B–D, F–I, K:** ejemplares de Islas Orcadas del Sur, intermareal; **J:** ejemplar de Bahía Scotia, Islas Orcadas del Sur, intermareal (NMS Z 1921.143.699). (**A**) vista externa valva derecha con restos de periostraco, (**B–D**) vistas externas valva derecha sin periostraco, (**E–H**) vistas internas valva derecha, (**I, J**) vistas externas valva derecha con periostraco, (**K**) detalle de la charnela valva izquierda de un ejemplar de 5,5 mm L. Escalas: **A–J** = 1 mm; **K** = 500 μ m.

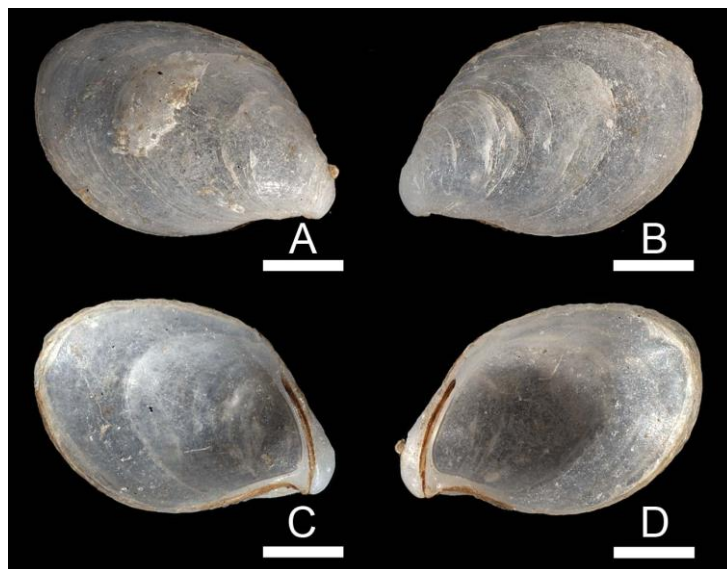


Figura 35. *Philobrya* sp. **A–D:** ejemplar de Isla de Gough (NMNZ M.260686). (**A**) vista externa valva derecha sin periostraco, (**B**) vista externa valva izquierda sin periostraco, (**C**) vista interna valva izquierda, (**D**) vista interna valva derecha. Escalas: 1 mm.

Philobrya capillata Dell, 1964

(Figuras 36, 37)

Philobrya capillata Dell, 1964: 170 (*in part.*), figs. 2.5, 2.9, lám. 4, figs. 4, 5.

Philobrya magellanica: Jackson *et al.* 2015: figs. 2G, 3G (*non* Stempell, 1899).

Localidad tipo: Shag Rocks, 53°43,67'S 40°57,00'O, 177 m.

Material examinado: Fotografías del holotipo (NHMUK 1962867). **Shag Rocks**: 53°23,80'S 42°42,03'O, 313 m (1 vl.). **Islas Georgias del Sur**: 54°30'S 35°50'O, 94 m (1 ej.).

Distribución: Shag Rocks (Dell 1964; Jackson *et al.* 2015; este estudio) e Islas Georgias del Sur (este estudio) (Fig. 36); 94–313 m (94 m ejemplares vivos). También fue mencionada para la Península Antártica (Dell 1964), aunque este registro se considera dudoso (“ver comentarios”).

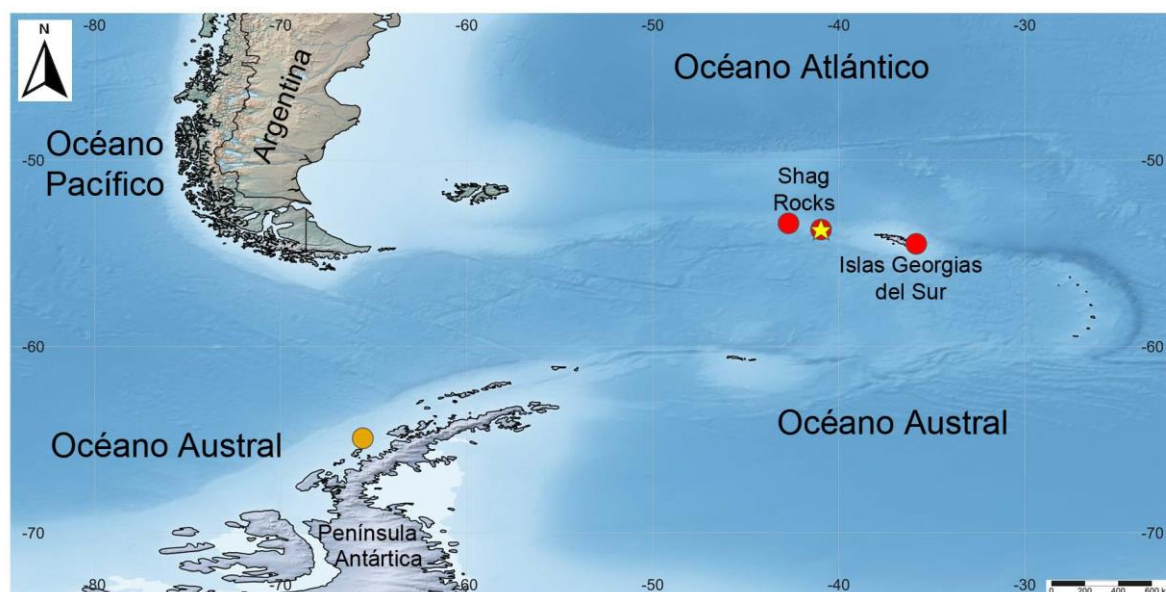


Figura 36. Registros de *Philobrya capillata*. Localidad tipo (estrella), material examinado (círculos rojos) y registro bibliográfico no verificado (círculo naranja).

Redescripción: Conchilla grande para el género (L máxima observada = 10 mm), mitiliforme, alta ($A/L = 0,81 \pm 0,01$; $n = 3$), algo inflada ($C/A = 0,67 \pm 0,04$; $n = 3$), equivalva, sólida. Área dorsal estrecha, aunque diferenciada. Umbos prominentes, ubicados en el extremo anterior. Ángulo umbonal: 90 a 100° ($n = 3$). Margen dorsal comprendiendo una porción anterior corta, oblicua y recta, y una porción posterior ampliamente curvada e insensiblemente conectada con el margen posterior. Margen ventral oblicuo.

Prodisoconcha oval, con el extremo posterior más alto que el anterior, de 470 a 575 μm de longitud ($n = 3$), separada de la disoconcha por un cordón prominente, con engrosamientos anterodorsal y posterodorsal; superficie microscópicamente punteada, puntuaciones angostas y redondeadas.

Disoconcha blanquecina, opaca; ornamentación finamente reticulada, conformada por 32 a 40 costillas radiales muy delgadas y numerosas lamelas comarginales. Ornamentación radial y comarginal similar en solidez.

Periostraco muy grueso, amarillo pajizo, ligeramente proyectado del margen de la conchilla (0,5 mm en los ejemplares más grandes); formando finos pliegues radiales y comarginales sobre la ornamentación de la disoconcha; y setas muy cortas y delgadas.

Superficie interna de la conchilla con 36 a 40 pliegues radiales; márgenes finamente crenulados. Impronta del músculo aductor ubicada en el tercio posterior de las valvas.

Dientes G1b conservados en todo el rango de tallas estudiado. Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 170 a 172° ($n = 3$). Serie anterior un cuarto de la extensión de la serie posterior. Resilífero elongado.

Comentarios: Por su conchilla mitiliforme y características del periostraco, *P. capillata* se asemeja a *P. barbata*, *P. blakena* y *P. olstadi*. Sin embargo, *P. capillata* difiere de todas estas especies por presentar las setas más cortas y la prodisoconcha microscópicamente punteada. Otra especie similar a *P. capillata* es *P. tumida* (Fig. 38), de la que *P. capillata* se diferencia por presentar el umbo menos prominente, un menor número de costillas radiales en la disoconcha (32–40 vs. más de 50) e interespacios más anchos que las costillas.

Al describir *P. capillata* Dell (1964) mencionó que el paratipo de Islas Malvinas se diferenciaba del holotipo proveniente de Shag Rocks, por presentar costillas radiales más anchas y en menor número, y que la constancia de estas diferencias en un mayor número de ejemplares podría ameritar considerar estos materiales como especies diferentes. En este estudio, se encontraron dos grupos de ejemplares provenientes de diferentes sitios: algunos que comparten la ornamentación de la disoconcha descrita por Dell para holotipo de *P. capillata* y otros que son coincidentes con lo mencionado por este autor para el paratipo. Además, estos dos grupos difirieron en la solidez de la conchilla, el tamaño de la prodisoconcha, el número de pliegues radiales en el interior de las valvas y la solidez de las crenulaciones del margen interno de las valvas. Considerando este conjunto de diferencias, el

paratipo de *P. capillata* y los ejemplares afines a dicho material son considerados una entidad diferente, que permanece pendiente de ser descripta y que a los fines de la presente Tesis se denomina *Philobrya* n. sp. (ver descripción a continuación).

Engl (2012) sugirió que el ejemplar del Archipiélago Palmer, Península Antártica referido por Dell (1964) como *P. capillata* (NHMUK 198582W) podría tratarse de *P. tumida*. El no haber accedido hasta el momento a ese ejemplar, me imposibilita corroborar su identidad, por lo tanto, considero este registro dudoso y no fue tenido en cuenta al momento de determinar la distribución de esta especie.

El material identificado por Jackson *et al.* (2015: fig. 2E) como *P. capillata* no se corresponde con el material tipo de esta especie. La forma ovalada de la conchilla, con el umbo subterminal y dirigido hacia el margen ventral, y la presencia de 20 costillas radiales en la disoconcha, sugieren que en cambio correspondería a *P. magellanica*.

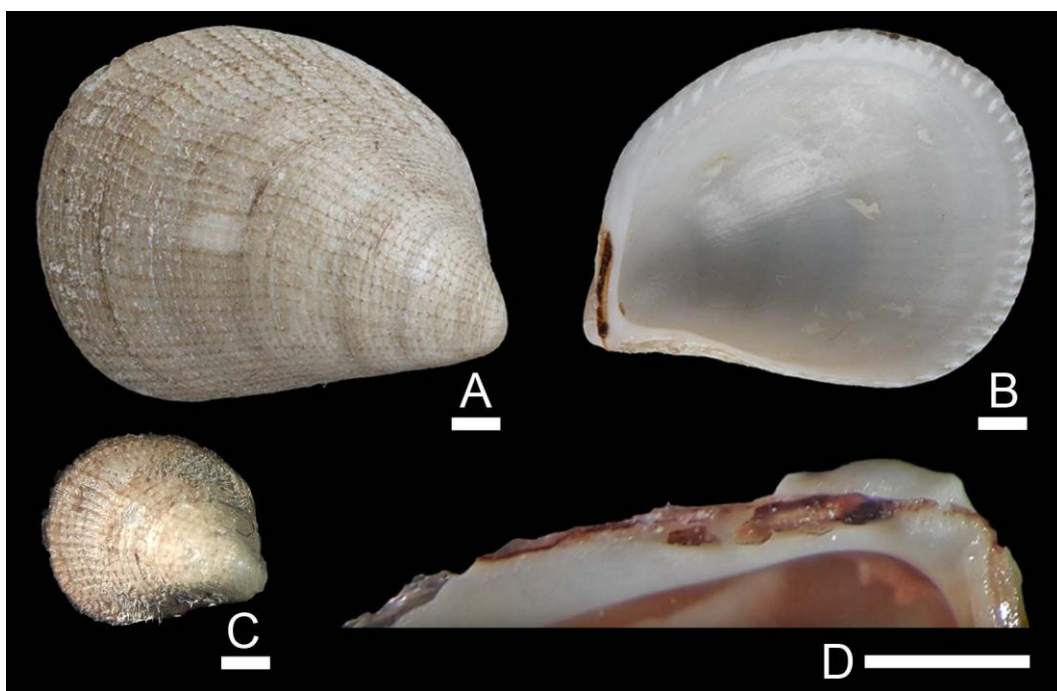


Figura 37. *Philobrya capillata*. **A, B:** Holotipo (NHMUK 1962867); **C, D:** ejemplar de Islas Georgias del Sur, 94 m. (**A, C**) vistas externas valva derecha, (**B**) vista interna valva derecha, (**D**) detalle de la charnela valva izquierda de un ejemplar de 4,5 mm L. Escalas: **A–C** = 1 mm; **D** = 500 μ m.

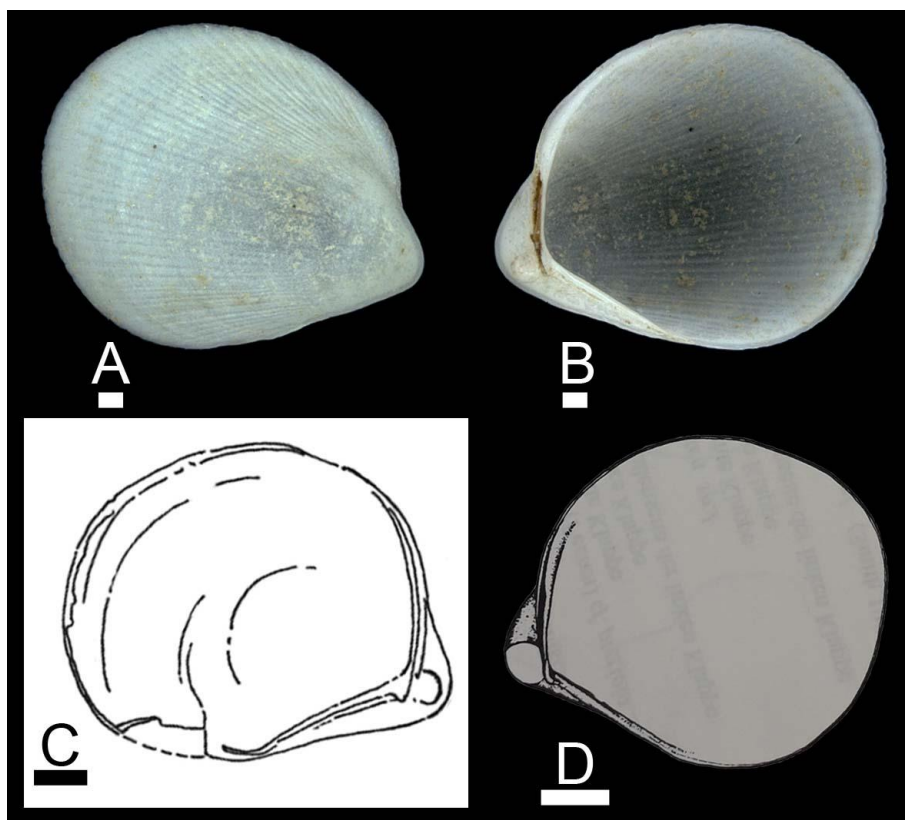


Figura 38. *Philobrya tumida*. **A, B:** paralectotipo (ZMB-Moll 63095b); **C:** ejemplar de Bahía Prydz (Antártida Oriental) ilustrado por Egorova (2016: fig. 5b); **D:** ejemplar del Mar de Weddell ilustrado por Hain (1990: lám. 12, fig. 3a). (**A**) vista externa valva derecha sin periostraco, (**B, D**) vistas internas valva derecha, (**C**) vista interna valva derecha. Escalas: 1 mm.

Philobrya n. sp.

(Figuras 39, 40)

Philobrya capillata Dell, 1964: 170 (*in part.*), fig. 2.8, lám. 4, fig. 9.

Material examinado: Fotografías de un paratipo de *P. capillata* de Islas Malvinas, 53°51,50'S 61°51,50'O, 368–463 m (NHMUK 1962868). **Banco Burdwood:** 54°23,82'S 58°30,53'O, 135 m (2 vls.).

Distribución: Islas Malvinas (Dell 1964) y Banco Burdwood (este estudio) (Fig. 39); 135–463 m (solo valvas).

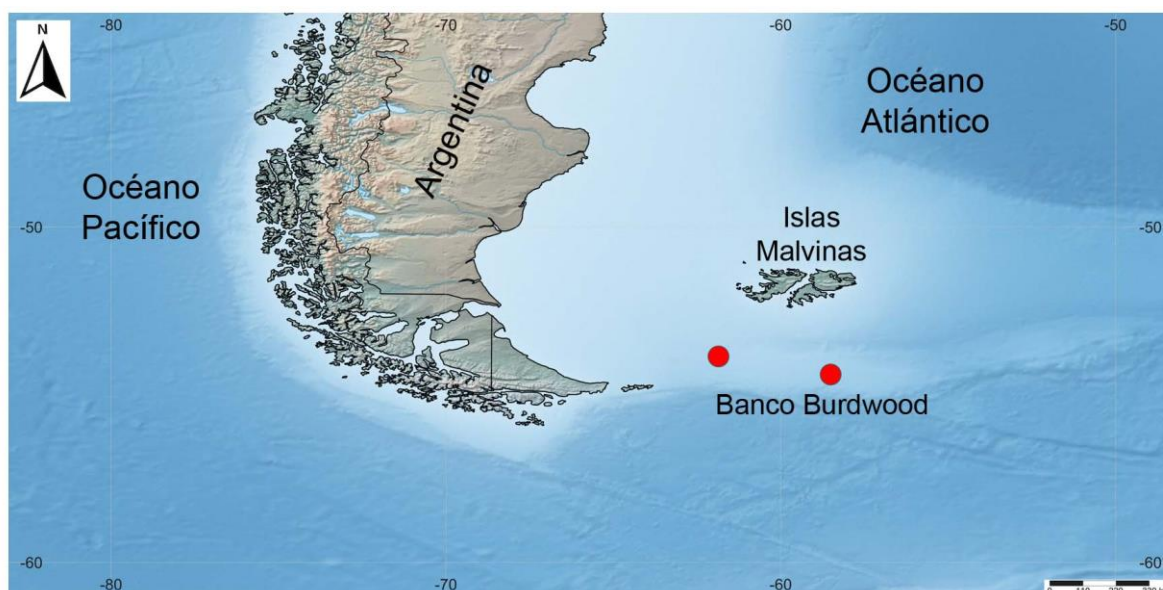


Figura 39. Registros de *Philobrya* n. sp. Material examinado (círculos).

Redescripción: Conchilla grande para el género (L máxima observada = 9,6 mm), mitiliforme, alta ($A/L = 0,77 \pm 0,03$; $n = 3$), inflada ($1/2C/A = 0,42 \pm 0,03$; $n = 3$), equivalva, delicada. Área dorsal estrecha, aunque diferenciada. Umbos prominentes, ubicados en el extremo anterior. Ángulo umbonal: 90 a 100° ($n = 3$). Margen dorsal comprendiendo una porción anterior corta, oblicua y recta, y una porción posterior ampliamente curvada e insensiblemente conectada con el margen posterior. Margen ventral oblicuo.

Prodisoconcha oval, con el extremo posterior más alto que el anterior, de 625 a $650 \mu\text{m}$ de longitud ($n = 3$), separada de la disoconcha por un cordón prominente, con engrosamientos anterodorsal y posterodorsal; superficie microscópicamente punteada, puntuaciones angostas y redondeadas.

Disoconcha blanquecina, opaca; ornamentación conformada por 20 a 24 costillas radiales anchas.

Periostraco desconocido (ausente en todo el material estudiado).

Superficie interna de la conchilla con 22 a 24 pliegues radiales; márgenes fuertemente crenulados. Impronta del músculo aductor ubicada en el tercio posterior de las valvas.

Dientes G1b conservados en todo el rango de tallas estudiado. Serie anterior y serie posterior de dientes formando un ángulo de 167 a 170° ($n = 3$). Serie anterior un cuarto de la extensión de la serie posterior. Resilífero elongado.

Comentarios: El material aquí estudiado comparte con *P. capillata* la forma general de la conchilla, la ornamentación de la prodisoconcha y la morfología de la charnela. Sin embargo, se diferencia por presentar una conchilla más delicada, con menor número de costillas radiales (20–24 vs. 32–40), las que además son más anchas; la superficie interna de la conchilla con un menor número de pliegues radiales (20–24 vs. 36–40), que además son más fuertes; los márgenes internos de las valvas con crenulaciones más gruesas; y la prodisoconcha más grande (625–650 μm vs. 470–575 μm de L). Estas características aparecen también en el paratipo de *P. capillata*. Todas estas diferencias, que no se encuentran relacionadas con el tamaño de los ejemplares, sugieren que el material aquí estudiado correspondería a una nueva especie.

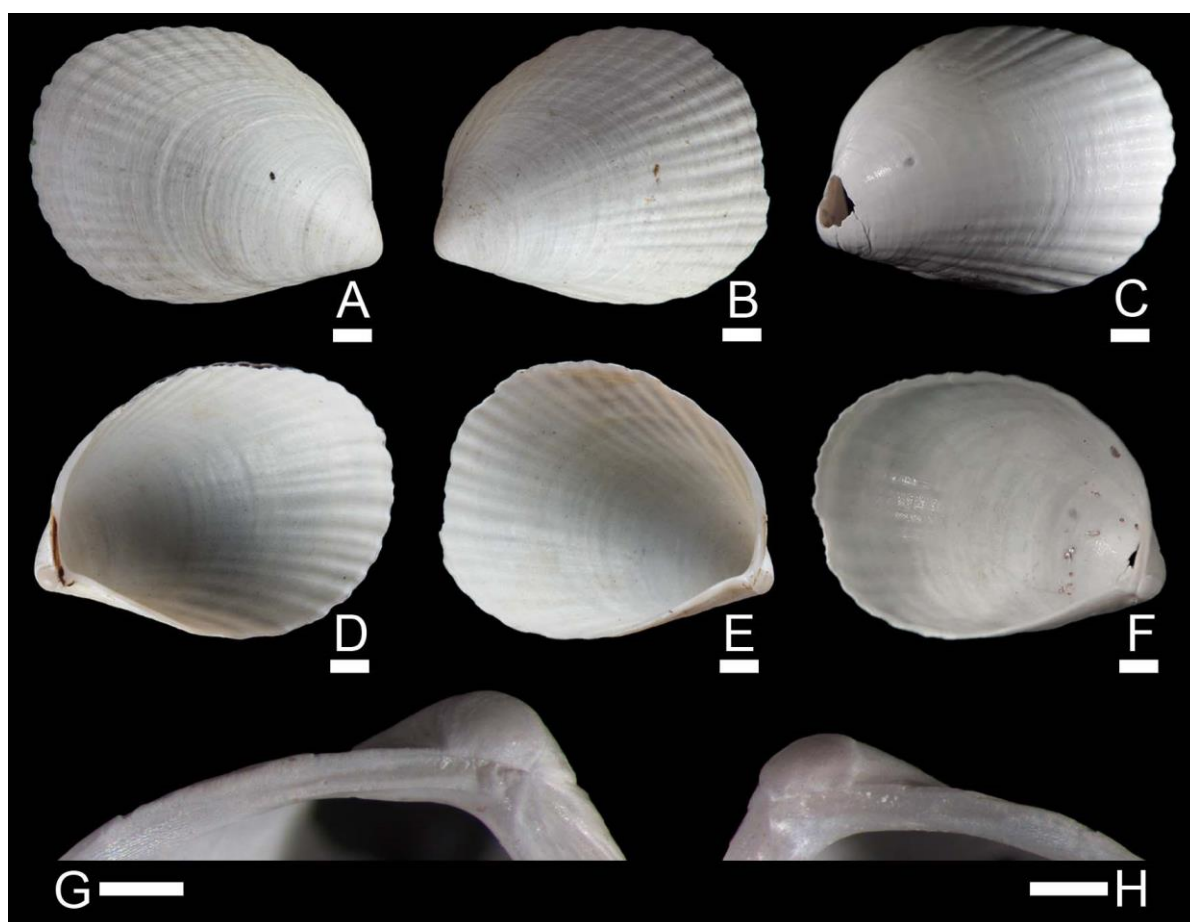


Figura 40. *Philobrya* n. sp. **A, B, D, E:** Paratipo de *Philobrya capillata* (NHMUK 1962868); **C, F–H:** ejemplares de Banco Burdwood, 135 m. **(A)** vista externa valva derecha sin periostraco, **(B, C)** vistas externas valva izquierda sin periostraco, **(D)** vista interna valva derecha, **(E, F)** vistas internas valva izquierda, **(G)** detalle de la charnela valva izquierda de un ejemplar de 8,5 mm L, **(H)** detalle de la charnela valva derecha de un ejemplar de 6,9 mm L. Escalas: **A–F** = 1 mm; **G, H** = 500 μm .

DISCUSIÓN

Otros géneros utilizados previamente para referir a las especies de *Philobrya* de aguas patagónicas y antárticas

Todas las especies estudiadas de aguas patagónicas y antárticas mostraron afinidad con *Philobrya setosa*, por lo que son asignadas a este género. Sin embargo, varias de las especies consideradas en este estudio fueron originalmente descritas o posteriormente ubicadas en el género *Hochstetteria* (*P. wandelensis*, *P. sublaevis*, *P. quadrata*, *P. ungulata*, *P. olstadi*, *P. limoides* y *P. bagei*). Este género fue luego considerado por varios autores como un sinónimo de *Philobrya* (e.g.: Bernard 1897; Dell 1964, 1990; Tevesz 1977). El estudio personal de *Hochstetteria aviculoides* permitió concluir que *Hochstetteria* es en realidad un género válido y diferente de *Philobrya*. Sin embargo, ninguna de las especies presentes en el área de estudio corresponde a dicho género.

Algunas de las especies consideradas en este estudio (*P. quadrata*, *P. ungulata*, *P. hamiltoni*, *P. bagei*, *P. orbiculata*, *P. olstadi* y *P. sublaevis*) fueron también descritas o ubicadas en el género *Philippiella*. La descripción original de *Philippiella* da cuenta que la única diferencia de este género con *Philobrya* es la presencia de dos improntas de músculos aductores: una anterior y otra posterior (Pfeffer en Martens y Pfeffer 1886). Sin embargo, el estudio personal de la anatomía de ejemplares de *P. quadrata* (especie tipo de *Philippiella*), reveló la existencia de un único músculo aductor (el posterior). Hedley (1916) agregó como elemento distintivo de *Philippiella* la presencia de una charnela edéntula. Sin embargo, el presente estudio permitió confirmar que la condición edéntula es una característica frecuentemente asociada con el crecimiento de los ejemplares en *Philobrya*; este hecho se correlaciona con el gran tamaño de la conchilla mencionado por Hedley (1916) para *Philippiella*. Las otras características mencionadas por este autor para *Philippiella* (i.e., la presencia de una disoconcha lisa, y periostraco grueso) también se evidencian en algunas especies de *Philobrya*. Por lo tanto, y en ausencia de elementos distintivos, se considera aquí a *Philippiella* como sinónimo de *Philobrya*, tal como había sido previamente sugerido por Dell (1964).

Una de las especies consideradas en este estudio (*Philobrya wandelensis*) fue también ubicada por algunos autores en el género *Adacnarca* (e.g.: Nicol 1966; Mühlenhardt-Siegel 1989; Hain 1990). Jackson *et al.* (2015) brindaron evidencias moleculares que revelan que *Adacnarca* se separa claramente de *Philobrya*. Esta distinción se hace también evidente

cuando se consideran aspectos morfológicos y anatómicos: *A. nitens* (la especie tipo de *Adacnarca*) presenta la conchilla de contorno oblicuamente ovado, y umbos subcentrales (Pelseneer 1903), que contrasta con el contorno mitiliforme, modioliforme u ovalado de *Philobrya*, donde los umbos están marcadamente desplazados hacia adelante, con una posición subterminal o terminal. Además, en *A. nitens* el ligamento es simétrico con respecto al umbo (Nicol 1966: lám. 4, fig. 10; Egorova 1982: fig. 263; Mühlenhardt-Siegel 1989: lám. 6, fig. 15; Dell 1990: figs. 40, 43; Hain 1990: figs. 6a, b; Narchi *et al.* 2002: figs. 45, 46), mientras que en *Philobrya* el ligamento es asimétrico, marcadamente proyectado hacia el extremo posterior. Por otra parte, las especies de *Philobrya* solo tienen un único músculo aductor (el posterior), mientras que *A. nitens* tiene dos músculos aductores: uno anterior y otro posterior (Pelseneer 1903). A partir de las evidencias anteriormente enumeradas, se concluye que *Philobrya wandelensis* no corresponde al género *Adacnarca*.

Stempellaria fue propuesto por Clasing (1918) para ubicar a *Avicula (Meleagrina) magellanica*. Sin embargo, el estudio personal de esta especie reveló que la misma no presenta realmente caracteres diferentes de los hallados en *Philobrya setosa* y las otras especies de *Philobrya* de aguas patagónicas y antárticas consideradas en este estudio. Por este motivo se considera aquí a *Stempellaria* como sinónimo de *Philobrya*. Esta sinonimia había sido previamente sugerida por Thiele (1923), y adoptada por Soot-Ryen (1959).

Jackson *et al.* (2015) obtuvieron en sus reconstrucciones filogenéticas a *Philobrya* dividida en dos grupos fuertemente apoyados (“*sublaevis*” y “*magellanica/wandelensis*”), ambos parafiléticos con *Adacnarca*. Sin embargo, el número de especies estudiado por estos autores es limitado (cinco especies de *Philobrya* y dos especies de *Adacnarca*) por lo que es posible que ese número de especies consideradas no reflejen toda la historia evolutiva y que las conclusiones acerca de la parafilia del género no sean suficientes en ese contexto.

Variaciones en la forma de la conchilla

El estudio de series de ejemplares de distinto tamaño, reveló que el contorno general de las conchillas se mantiene relativamente constante a lo largo de toda la ontogenia para la mayoría de las especies estudiadas.

Al considerar el conjunto de especies presentes en aguas patagónicas y antárticas, fue posible reconocer 3 grupos de especies, de acuerdo al contorno de la conchilla:

Grupo 1: conchillas de contorno ovalado, representado por *P. quadrata*, *P. magellanica*, *P. sublaevis* y *P. multistriata*;

Grupo 2: conchillas modioliformes, representado por *P. atlantica*, *P. wandelensis*, *P. brattstromi*, *P. sanjuani* y *P. alata*); y

Grupo 3: conchillas mitiliformes, representado por *P. barbata*, *P. blakeana*, *P. olstadi*, *P. capillata* y *Philobrya* n. sp.

Dell (1964) distinguió dos grupos diferentes de especies de acuerdo a la forma de la conchilla: “mytiloid” y “pinctadoid”. Dentro del grupo “mytiloid” mencionó a especies que en el presente estudio se agrupan en los grupos 2 y 3 (e.g., *P. wandelensis* y *P. olstadi*), y en el grupo “pinctadoid” ubicó a *P. capillata*, especie aquí considerada bajo el grupo 3. Dicho autor, también mencionó la existencia de formas intermedias que dificultan una división bien definida.

La relevancia taxonómica de estas diferencias en la forma de la conchilla, infrecuentes en otros géneros de bivalvos, no puede ser determinada en el contexto actual de conocimiento del grupo; ya que la única filogenia existente de las *Philobrya* (Jackson *et al.* 2015) involucra solo cinco de las 14 especies estudiadas en la presente Tesis (*P. magellanica*, *P. sublaevis*, *P. wandelensis*, *P. blakeana* y *P. capillata*). Sin embargo, al mapear sobre dicha filogenia el carácter forma de la conchilla, no existe un agrupamiento de estas especies de acuerdo a los “grupos” aquí considerados. Pese a ello, estos grupos “informales” resultan prácticos para la caracterización y comparación de las especies.

Otros caracteres de importancia taxonómica

Todas las especies aquí estudiadas presentan ornamentación radial sobre la superficie externa de la disoconcha. En algunos casos (*P. quadrata*, *P. magellanica* y *Philobrya* n. sp.) los elementos radiales son el único componente de ornamentación; en otros casos (*P. sublaevis*, *P. multistriata*, *P. atlantica*, *P. wandelensis*, *P. brattstromi*, *P. sanjuani*, *P. alata*, *P. barbata*, *P. blakeana*, *P. olstadi* y *P. capillata*) aparecen también elementos comarginales, que originan un patrón cancelado sobre la superficie de la disoconcha. En general, la ornamentación radial es delicada, aunque en *Philobrya* n. sp. esta ornamentación es extremadamente fuerte. Todas las especies del grupo morfológico 2 presentan la superficie externa de la disoconcha con

ornamentación cancelada; mientras que en los otros dos grupos aparecen especies con ornamentación cancelada y otras con ornamentación exclusivamente radial. El número de costillas radiales es un carácter que contribuye a la identificación de las especies, particularmente al considerar los taxones del grupo morfológico 3.

La superficie interna de la conchilla presenta generalmente pliegues radiales, que forman crenulaciones en los márgenes. Estos pliegues pueden estar distribuidos a lo largo de toda la conchilla (la condición más habitual entre las especies aquí estudiadas) o bien estar reducidos en número y restringidos al área dorsal (tal como ocurre en *P. sublaevis*, *P. atlantica* y *P. brattstromi*). En algunas especies (*P. quadrata*, *P. magellanica*, *P. barbata* y *P. olstadi*) estos pliegues desaparecen por completo, y por consiguiente la superficie interna y los márgenes de la conchilla son completamente lisos. El número y grado de desarrollo de estos pliegues radiales son caracteres que permiten diferenciar algunas de las especies consideradas en este estudio. Sin embargo, las distintas alternativas de este carácter no se asocian con ninguno de los grupos morfológicos anteriormente referidos.

La impronta del músculo aductor en todas las especies del grupo morfológico 2 y en la mayoría de las especies del grupo morfológico 3 (a excepción de *P. barbata*) se ubica en el tercio posterior de las valvas. Mientras que en todas las especies del grupo morfológico 1 y en *P. barbata*, dicha impronta se ubica en una posición central/subcentral.

El periostraco aparece siempre muy desarrollado en *Philobrya*. El mismo aparece en la mayoría de las especies estudiadas como una capa gruesa, a excepción de *P. sanjuani* y *P. alata* donde resulta más delicado; que se extiende más allá del margen de la conchilla, hasta 2 mm en algunas especies (*P. magellanica* y *P. sublaevis*), hasta 1 mm en otras especies (*P. quadrata*, *P. multistriata*, *P. atlantica*, *P. brattstromi* y *P. barbata*) o ligeramente extendido (en *P. wandelensis*, *P. sanjuani*, *P. alata*, *P. blakeana* y *P. capillata*); y forma pliegues radiales (excepto en *P. quadrata*). En las especies con ornamentación cancelada de la disoconcha, el periostraco presenta también pliegues comarginales. Además, dicho periostraco normalmente se proyecta formando setas, cuya extensión, diámetro y densidad, resultan de gran importancia taxonómica, permitiendo incluso diferenciar especies. Tres especies presentan setas largas y delgadas (*P. sublaevis*, *P. brattstromi* y *P. barbata*), seis especies presentan setas cortas y delgadas (*P. multistriata*, *P. wandelensis*, *P. sanjuani*, *P. alata*, *P. blakeana* y *P. capillata*) y dos especies presentan setas cortas y anchas (*P. atlantica* y *P. olstadi*). Solamente dos de las especies consideradas en este estudio carecen de setas: *P.*

quadrata y *P. magellanica*, ambas comprendidas en el grupo morfológico 1. Sin embargo cabe mencionar que la ausencia de setas no resulta determinante de dicho grupo morfológico, ya que allí mismo se encuentran también *P. sublaevis* y *P. multistriata*, dos especies que presentan setas. De acuerdo a lo previamente mencionado, las características de las setas no se correlacionan con los tres grupos morfológicos aquí considerados. El color del periostraco que varió en las diferentes especies, desde blanco amarillento hasta marrón amarillento (pasando por diferentes gamas de amarillo) tampoco se correlaciona con los grupos morfológicos.

La prodisoconcha de las especies estudiadas varió entre 315–385 μm (en *P. quadrata*) y 850–950 μm de L (en *P. multistriata*). El tamaño de las prodisoconchas resulta un carácter útil para diferenciar a algunas de las especies consideradas (aunque se debe notar que en algunos casos existe una apreciable variabilidad intraespecífica de hasta 105 μm en *P. capillata*). Las prodisoconchas más pequeñas fueron halladas en el grupo morfológico 1, aunque dentro de ese grupo se encuentra también la especie con prodisoconcha más grande (*P. multistriata*). El tamaño de la prodisoconcha tampoco parecería ser determinante de los otros dos grupos morfológicos, ya que allí se encuentran especies con prodisoconchas pequeñas, medianas y grandes.

La prodisoconcha demostró ser un elemento sumamente importante para el reconocimiento y diferenciación de distintas especies de *Philobrya*. Éstas, además de variar en tamaño, presentaron distintos patrones de ornamentación. Entre las especies consideradas en este estudio, se reconocieron cinco tipos principales de ornamentaciones: prodisoconchas lisa (sólo hallada en *P. olstadi*), prodisoconchas microscópicamente punteada (en *P. quadrata*, *P. magellanica*, *P. wandelensis*, *P. sanjuani*, *P. capillata* y *Philobrya* n. sp.), prodisoconchas con costillas radiales (en *P. sublaevis*, *P. multistriata*, *P. atlantica* y *P. alata*), prodisoconchas con pliegues comarginales (en *P. brattstromi* y *P. barbata*) y prodisoconchas con costillas radiales y pliegues comarginales (en *P. blakeana*). A su vez, entre las especies con ornamentación radial, se halló que el número de costillas (primarias + secundarias) frecuentemente varió entre ellas. De manera similar, la forma y tamaño de las puntuaciones microscópicas permitió también diferenciar las especies con este tipo de ornamentación, así como también se pudieron diferenciar de acuerdo al desarrollo de los pliegues comarginales las especies que presentaron este tipo de ornamentación. Las prodisoconchas con ornamentaciones radial y punteado microscópico estuvieron presentes en los 3 grupos morfológicos, las prodisoconchas con solo ornamentación comarginal estuvieron presentes en dos de los grupos morfológicos (2 y 3), mientras que la prodisoconcha con ornamentación

radial y comarginal estuvo presente en el grupo morfológico 2 y la prodisoconcha lisa en el grupo morfológico 3.

Otro elemento que permite diferenciar algunas de las especies proviene del margen de la prodisoconcha. En todas las especies del grupo morfológico 2, en la mayoría de las especies del grupo morfológico 3 (salvo *P. barbata*) y en una especie del grupo morfológico 1 (*P. multistriata*) aparece un cordón prominente en el límite entre el prodisoconcha y la disoconcha. Sin embargo este cordón está ausente en *P. barbata* (grupo morfológico 3), *P. quadrata*, *P. magellanica* y *P. sublaevis* (grupo morfológico 1). Además, la mayoría de las especies estudiadas presentan un engrosamiento anterodorsal y otro posterodorsal en la prodisoconcha, aunque estos elementos se encuentran ausentes en *P. sublaevis* y *P. barbata*.

Algunos de los caracteres asociados a la charnela permiten diferenciar a varias de las especies estudiadas. Mientras que algunas especies conservan los dientes G1b en todo el rango de tallas estudiado (*P. multistriata*, todas las especies del grupo morfológico 2, *P. blakeana*, *P. capillata* y *Philobrya* n. sp.). En otras especies estos dientes se pierden (*P. quadrata*, *P. magellanica*, *P. sublaevis*, *P. barbata* y *P. olstadi*). La relación entre la extensión de las series de dientes anterior y posterior de dientes G1b resultó ser un tercio en *P. multistriata*, *P. wandelensis*, *P. brattstromi*, *P. sanjuani* y *P. alata*; un cuarto en *P. quadrata*, *P. magellanica*, *P. sublaevis*, *P. barbata*, *P. olstadi*, *P. capillata* y *Philobrya* n. sp.; y un quinto en *P. atlantica* y *P. blakeana*. El ángulo que forman las series de dientes G1b anterior y posterior varió entre las diferentes especies, aunque en la mayoría de los casos con superposición de los rangos medidos. Sin embargo, se pudieron diferenciar claramente las especies con el menor (*P. olstadi*) y mayor ángulo (*P. alata*).

La extensión del resilífero también varió entre las especies estudiadas. Todas las especies del grupo morfológico 3, *P. quadrata*, *P. magellanica*, *P. sublaevis*, *P. atlantica* y *P. brattstromi* presentaron un resilífero extenso, mientras que *P. multistriata*, *P. wandelensis*, *P. sanjuani* y *P. alata* presentaron un resilífero corto.

De acuerdo a todas las características estudiadas en la presente Tesis, ninguna se correlaciona de manera directa con los tres grupos morfológicos considerados. Además, de que ninguna de dichas características se asocia con los distintos clados que reconocen Jackson *et al.* (2015).

CONCLUSIÓN

Como parte del presente estudio:

1. Se confirma la presencia del género *Philobrya* en aguas patagónicas y antárticas.
2. Se consideran sinónimos dos especies de *Philobrya* previamente descritas del área: *P. ungulata* de *P. quadrata*, y *P. crispa* de *P. blakeana*.
3. Se considera a *P. antarctica* un *nomen dubium*.
4. Se describen tres especies nuevas para la ciencia: *P. sanjuani*, *P. alata* y *Philobrya* n. sp.
5. Se halló una especie que no era conocida del área de estudio: *P. barbata* previamente sólo conocida de las Islas Kerguelen (Océano Índico) y la Isla Macquarie (Océano Pacífico) (Thiele 1912; Hedley 1916; Powell 1979), resultando en el primer registro de esta especie para el Atlántico sudoccidental (Patagonia).

Como resultado de lo anterior, se reconocen actualmente 14 especies válidas para el área de estudio. Egorova (2000) mencionó la presencia de otras dos especies para el Mar de Weddell (*P. meridionalis* y *P. obesa*), aunque la identidad de estos materiales no pudo ser confirmada y no se hallaron materiales adicionales de estas especies durante el presente estudio.

LIMOPSIS MARIONENSIS (BIVALVIA: LIMOPSIDAE): ¿UN CASO DE ESPECIACIÓN INCIPIENTE EN EL OCÉANO AUSTRAL?

INTRODUCCIÓN

Limopsis marionensis E. A. Smith, 1885 fue descrito de las Islas Príncipe Eduardo (en el Océano Índico), sobre la base de valvas desarticuladas y en mal estado de conservación; y no han existido descripciones o ilustraciones posteriores de ejemplares de la localidad tipo. Otras cinco especies de *Limopsis*, morfológicamente similares a *L. marionensis*, fueron descritas del Océano Austral: *Limopsis straminea* E.A. Smith, 1885 (recolectado entre las Islas Kerguelen y Heard), *Felicia jousseaumi* Mabilie y Rochebrune en Rochebrune y Mabilie, 1889 (proveniente del Canal Beagle) ubicada en *Limopsis* por Bernard (1898), *Limopsis laeviuscula* Pelseneer, 1903 (del Mar de Bellingshausen), *Limopsis grandis* E.A. Smith, 1907 (de “cerca del Círculo Antártico”) y *Limopsis hardingii* Melvill y Standen, 1914 (de Islas Malvinas). Las descripciones de todas estas especies (excepto la de *F. jousseaumi*) estuvieron basadas en unas pocas valvas – cuando no en una sola –, generalmente erosionadas, e incluso algunas de ellas correspondiendo a ejemplares de tamaño pequeño (¿juveniles?).

Lamy (1912) reconoció como válidas 4 de estas especies: *F. jousseaumi*, *L. marionensis*, *L. straminea* y *L. laeviuscula*, considerando a *L. grandis* como un sinónimo de la primera de las especies. Dell (1964) ratificó la coespecificidad de *F. jousseaumi* y *L. grandis*, aunque considerando a su vez ambas como sinónimos de *L. marionensis*. Este autor agregó además a *L. hardingii* como sinónimo, y consideró a *L. straminea* y *L. laeviuscula*, como “posibles sinónimos” de *L. marionensis*. La sinonimia de estos dos últimos taxones fue luego ratificada por Dell (1990). Sin embargo, Nicol (1966) y Hain (1990) no incluyeron a *L. laeviuscula* como sinónimo de *L. marionensis*. Sobre la base de las sinonimias anteriormente reseñadas, *L. marionensis* fue considerada como una de las especies de mayor rango de distribución geográfica en la región antártica (Nicol 1966: 25), extendiéndose hacia el norte hasta las islas subantárticas y la región magallánica (Dell y Fleming 1975; Linse 2014), y en un rango batimétrico desde 27 a 2.804 m de profundidad (Dell 1990). A pesar de eso, algunos estudios moleculares recientes sugieren que “*L. marionensis*” consiste en realidad en un complejo de especies (Brandt *et al.* 2007).

El presente estudio tiene como objetivo reanalizar la identidad y describir la variabilidad de “*L. marionensis*” en diferentes áreas del Océano Austral.

RESULTADOS

El material aquí estudiado comprende 58 lotes provenientes de Patagonia, Antártida y varias islas subantárticas (Tablas 4 y 5). Todos estos ejemplares presentaron como características en común una conchilla equivalva, inequilateral y oblicua; con los umbos ubicados en posición subcentral; la prodisoconcha lisa, bien diferenciada de la disoconcha; la disoconcha ornamentada con costillas radiales y cordones comarginales, uniformes a lo largo de toda su superficie; el periostraco grueso, proyectado en setas de sección fusiforme, que se disponen de manera plana sobre la conchilla; la superficie interna de la conchilla con márgenes lisos; y la impronta del músculo aductor anterior considerablemente más pequeña que la del músculo aductor posterior. Además, en todo este material la placa charnelar presentó dos series de numerosos dientes G2, interrumpidas debajo del umbo por un espacio edéntulo; el resilífero triangular, simétrico y poco profundo, flanqueado anterior y posteriormente por pseudoresilíferos. Las características anteriormente reseñadas se encuentran también presentes en varios ejemplares ilustrados en la bibliografía previa (Tabla 6).

Sin embargo, e independientemente de las características en común antes reseñadas, el material aquí estudiado permitió reconocer cinco “grupos” diferentes de ejemplares, de acuerdo a la forma y solidez de la conchilla, el grado de proyección del umbo, la relación entre el ancho de las costillas radiales y los interespacios de la disoconcha, la longitud de las setas periostracales, la relación de tamaño entre las improntas de los dos músculos aductores, el grado de desarrollo de la cresta posterior de la impronta del músculo aductor anterior, la solidez de la placa charnelar, la extensión del espacio edéntulo de la placa charnelar, el tamaño del área cardinal, y el tipo de ligamento, y su conformación a lo largo de la ontogenia.

Tabla 4. Material tipo estudiado. Se estudiaron fotografías de cada uno de los materiales.

| Material | Sitio | Coordenadas geográficas | Profundidad | Repositorio | Grupo identificado |
|--|-------------|----------------------------|------------------------|--------------------------|-----------------------|
| 7 sintipos de <i>Limopsis marionensis</i> | Isla Marion | 46°43,0'S 38°04,5'E | 140 fathoms [256 m] | NHMUK 1887.2.9.3046-7 | 1 |

Tabla 4 (cont.)

| | | | | | |
|--|-------------------------------------|----------------------|-----------------------------------|--|---|
| 2 sintipos de <i>Limopsis</i> <i>marionensis</i> | Isla Príncipe Eduardo | [46°40'S 37°53'E] | 100–150 fathoms [183–274 m] | NHMUK 1887.2.9.3048 | |
| 2 sintipos de <i>Limopsis</i> <i>straminea</i> | Entre Islas Kerguelen y Heard | 52°04'S 71°22'E | 150 fathoms [274 m] | NHMUK 1887.2.9.3052-4 | 2 |
| 3 sintipos de <i>Felicia</i> <i>jousseaumi</i> | Estrecho Murray, Canal Beagle | [54°59'S 68°21'O] | ? | MNHN-IM- 2000-33326; MNHN-IM- 2000-33327; MNHN-IM- 2000-33329 | 3 |
| holotipo de <i>Limopsis</i> <i>hardingii</i> | Ensenada Roy, Islas Malvinas | [51°33'S 60°23'O] | ? | MMUM EE 7779 | |
| 2 sintipos de <i>Limopsis</i> <i>laeviuscula</i> | Mar de Bellingshausen | 71°09'S 89°15'O | 460 m | IRSNB IG 10131 | 4 |
| 3 sintipos de <i>Limopsis</i> <i>grandis</i> | “cerca del Círculo Antártico” | ? | 254 fathoms [465 m] | NHMUK 1905.9.25.8-9 | |

Tabla 5. Otro material estudiado.

| Material | Sitio | Coordenadas geográficas | Profundidad | Grupo identificado |
|----------|---------------------------|----------------------------|-------------|--------------------|
| 15 ejs. | Islas Príncipe Eduardo | 46°43,719'S 37°45,037'E | 300 m | 1 |
| 3 ejs. | Islas Príncipe Eduardo | 46°50,128'S 37°54,950'E | 140 m | |
| 3 ejs. | Islas Príncipe Eduardo | 46°48,210'S 37°59,103'E | 126 m | |
| 2 ejs. | Islas Príncipe Eduardo | 46°48,230'S 37°59,103'E | 134 m | |

Tabla 5 (cont.)

| | | | | |
|--|---|--------------------------|-----------|---|
| Fotografías de 1 ej. (MNHN-IM-2000-33331) | Estrecho de Magallanes | [53°29'S 70°47'O] | ? | 3 |
| 9 ej. y 4 vls. | Seno Ballena, Estrecho de Magallanes | 53°39,85'S 72°30,44'O | 50 m | |
| 1 ej. | Seno Ballena, Estrecho de Magallanes | 53°38,79'S 72°24,38'O | 60 m | |
| 2 ej. y 2 vls. | Bahía Nash, Estrecho de Magallanes | 53°42'S 72°21'O | 30 m | |
| 1 ej. | Isla Carlos III, Estrecho de Magallanes | [53°39'S 72°20'O] | 50 m | |
| 1 ej. | Estrecho de Magallanes | 53°39,97'S 72°16,35'O | 25 m | |
| 4 vls. (USNM 898314) | Isla Dawson, Estrecho de Magallanes | 53°40,5'S 70°14,6'O | 307 m | |
| 15 vls. (USNM 887666) | Isla Clarence, Estrecho de Magallanes | 53°51'S 71°36'O | 256–269 m | |
| Fotografías de 2 ej. (MNHN-IM-2000-33330); (MNHN-IM-2000-33332) | New-Year Sound, Isla Hoste | [55°22'S 69°02'O] | ? | |
| Fotografías de 1 ej. (MNHN-IM-2000-33325) | Bahía Orange, Isla Hoste | [55°31'S 68°03'O] | ? | |
| Fotografías de 1 ej. (MNHN-IM-2000-33328) | Canal Beagle | [54°53'S 67°51'O] | ? | |
| 1 ej. y 65 vls. (MLP-Ma 6934-2) | Remolinos, Canal Beagle | 54°52,00'S 67°51,17'O | 91–94 m | |

Tabla 5 (cont.)

| | | | | |
|---------------------------------------|--|----------------------------|-----------|---|
| 1 ej. y 3 vls. | Este de Tierra del Fuego | 53°00,688'S 65°47,140'O | 294 m | |
| 1 ej. y 1 vl. | Este de Tierra del Fuego | 53°31,80'S 63°58,92'O | 281 m | |
| 2 ej. (MACN-In 21917) | Puerto Parry, Isla de los Estados | [54°48'S 64°22'O] | ? | |
| 6 ej. y 3 vls. | Puerto Parry, Isla de los Estados | 54°46,69'S 64°22,99'O | 35 m | |
| 14 ej. y 1 vl. (MACN-In 22238) | Puerto Basil Hall, Isla de los Estados | [54°45,18'S 64°09,25'O] | 86 m | |
| 1 vl. | Puerto Basil Hall, Isla de los Estados | 54°50,96'S 63°52,01'O | 330 m | |
| 11 ej. y 7 vls. | Banco Burdwood | 54°45,556'S 59°53,197'O | 187 m | |
| 4 vls. | Banco Burdwood | 54°45,58'S 59°52,14'O | 182 m | |
| 1 ej. | Banco Burdwood | 54°53,218'S 59°48,900'O | 785 m | |
| 2 ej. y 4 vls. | Banco Burdwood | 54°29,803'S 58°23,804'O | 139 m | |
| 1 ej. y 2 vls. | Banco Burdwood | 54°29,64'S 56°08,13'O | 290 m | |
| 48 ej. y 2 vls. (MLP-Ma 7442) | Islas Sandwich del Sur | 57°40,65'S 26°28,35'O | 514–568 m | 4 |
| 72 ej. y 6 vls. (MLP-Ma7440) | Islas Sandwich del Sur | 59°42,62'S 27°57,68'O | 340 m | |
| 6 ej. y 1 vl. (MLP-Ma 7434) | Banco Discovery | 60°08,39'S 34°54,96'O | 379 m | |
| Fotografías de 1 ej. (USNM 898538) | Islas Shetland del Sur | 63°25,98'S 62°37,98'O | 156–263 m | |
| 1 ej. | Península Antártica | 64°09,947'S 64°27,258'O | 565 m | |
| 79 ej. y 12 vls. | Península Antártica | 64°24,7'S 64°19,2'O | 165 m | |

Tabla 5 (cont.)

| | | | | |
|--|---|---------------------------|-----------|---|
| 3 vls. | Península Antártica | 65°36,5'S 66°38,8'O | 168 m | |
| Fotografías de 1 vl. (MNHN-IM-2012- 25151) | Isla Alejandro I | 68°34,99'S 72°39,99'O | 297 m | |
| Fotografías de 1 ej. (USNM 898601) | Mar de Ross | 75°10,50'S 176°10,02'O | 728–732 m | |
| 22 ej. y 1 vl. (MLP- Ma 11736) | Islas Sandwich del Sur | 57°40,66'S 26°25,90'O | 289–308 m | 5 |
| 1 ej. y 1 vl. | Islas Sandwich del Sur | 59°55,24'S 32°26,46'O | 518–521 m | |
| 1 ej. | Islas Orcadas del Sur | 60°53'S 42°35'O | 487 m | |
| 1 ej. | Islas Orcadas del Sur | 61°25'S 42°55'O | 589 m | |
| Fotografías de 1 ej. (USNM 886907) | Islas Orcadas del Sur | 60°50,52'S 42°58,02'O | 284 m | |
| 2 ej. | Islas Orcadas del Sur | 61°19'S 43°13'O | 499 m | |
| 6 ej. (MLP-Ma 7443-1) | Islas Orcadas del Sur | 60°58,89'S 43°26,71'O | 399 m | |
| 9 ej. | Islas Orcadas del Sur | 61°00'S 46°44'O | 609 m | |
| 1 ej. (MACN-In 35185) | Isla 25 de Mayo [King George Island], Islas Shetland del Sur | [62°02'S 58°21'O] | ? | |
| 2 ej. y 2 vls. | Península Antártica | 63°36,2'S 64°21,8'O | 355 m | |
| 12 vls. (USNM 638811) | Bahía Duke Ernst, Mar de Weddell | 77°40'S 30°35'O | 393 m | |

Tabla 6. Registros bibliográficos. Sólo se incluye aquí el material que fue ilustrado, y del cual, por consiguiente, es posible confirmar su identidad.

| Referencia bibliográfica/nombre usado | Sitio | Coordenadas geográficas | Profundidad | Grupo identificado |
|--|----------------------------------|---|-------------|--------------------|
| Thiele 1912: 228, lám. 17, fig. 14b (<i>Limopsis jousseaumei</i> [sic]) | Estrecho de Magallanes | [53°29'S 70°47'O] | ? | 3 |
| Carcelles 1950: 75, lám. 4, fig. 67 (<i>Limopsis jousseaumei</i> [sic]) | Estrecho Murray, Canal Beagle | [54°59'S 68°21'O] | ? | |
| Carcelles 1953: 210, 211, lám. 5, fig. 97 (<i>Limopsis jousseaumei</i> [sic]) | Estrecho Murray, Canal Beagle | [54°59'S 68°21'O] | ? | |
| Stuardo 1962: 7–9, figs. 1-6 (<i>Limopsis jousseaumei</i> [sic]) | Algarrobo, Chile | 33°20,5'S 71°59,0'O | 800 m | |
| Dell 1964: lám. 4, fig. 2 (<i>Limopsis marionensis</i>) | Islas Malvinas | Desde 52°41,3'S 62°41,0'O a 52°42,5'S 62°38,0'O a 52°47,5'S 62°17,0'O | 313–329 m | |
| Knudsen 1970: 80, lám. 12, figs. 1–4 (<i>Limopsis marionensis</i>) | Banco Burdwood | 54°04'S 61°40'O | 169–171 m | |
| Osorio y Reid 2004: 80, fig. 3b (<i>Limopsis marionensis</i>) | Jacaf, Chile | 44°18,27'S 73°11,30'O | 400 m | |
| Cárdenas <i>et al.</i> 2008: 227, figs. 68, 69 (<i>Limopsis marionensis</i>) | Golfo Corcovado, Chile | 43°27,96'S 73°17,10'O | 130 m | |

Tabla 6 (cont.)

| | | | | |
|---|---|--|------------------------|---|
| Thiele 1912: 228, lám. 17, figs. 14a, 15 (<i>Limopsis grandis</i>) | Estación Gauss, Antártida Oriental | [66°12'S 89°48'E] | ? | 4 |
| Dell 1964: lám. 3, figs. 12, 13 (<i>Limopsis marionensis</i>) | Entre Islas Young y Sturge, Islas Balleny, Mar de Somov | 67°09,6'S 163°27,7'E | 512–532 m | |
| Egorova 1982: 57, 117, figs. 245, 247 (<i>Limopsis jousseaumi grandis</i>) | Mar de Davis | [66°00'S 92°00'E] | ? | |
| Dell 1990: 18–20, figs. 25, 26 (<i>Limopsis marionensis</i>) | Mar de Ross | 67°23'S 180°00'O | 516–595 m | |
| Aldea y Troncoso 2008: 90–92, fig. 87 (<i>Limopsis marionensis</i>) | Mar de Bellingshausen | 69°26,38'S 80°51,62'O | 495 m | |
| Dell 1964: lám. 3, fig. 14 y lám. 4, fig. 1 (<i>Limopsis marionensis</i>) | Mar del Rey Haakon VII Islas Sandwich del Sur | 69°52,1'S 00°59,9'O [56°18'S 27°34'O] | 214–219 m 278–329 m | 5 |
| Nicol 1966: 22–25, lám. 2, figs. 1, 5 (<i>Limopsis marionensis</i>) | Bahía Duke Ernst, Mar de Weddell | 77°40'S 30°35'O | 393 m | |
| Tevesz 1977: fig. 29 (<i>Limopsis marionensis</i>) | Isla Inaccesible, Estrecho McMurdo, Mar de Ross | 77°39,4'S 166°16,0'O | 315 m | |
| Oliver 1981: APP figs. 2a, b, 5 (<i>Limopsis marionensis</i>) | “Baie de Penguins”, Antártida | ? | ? | |
| Egorova 1982: 59, figs. 252, 253 (<i>Limopsis marionensis</i>) | Mar de Davis | 65°17,08'S 89°35,00'E | 430–540 m | |

Tabla 6 (cont.)

| | | | |
|--|--|--|--|
| Okutani 1986: lám. 2, fig. 12 (<i>Limopsis</i> <i>marionensis</i>) | Bahía Breid, Mar de Riiser-Larsen | 70°14,5'S 23°58,2'E | 215 m |
| Mühlenhardt-Siegel 1989: 159, lám. 1, fig. 11 y lám. 5, fig. 11 (<i>Limopsis</i> <i>marionensis</i>) | Isla Elefante, Islas Shetland del Sur | [61°08'S 55°07'O] | ? |
| Hain 1990: 82, 83, lám. 12, figs. 1a, b (<i>Limopsis</i> <i>marionensis</i>) | Mar de Weddell | [75°10'S 25°25'O] | ? |
| Narchi <i>et al.</i> 2002: 652–654, fig. 10 (<i>Limopsis</i> <i>marionensis</i>) | Islas Shetland del Sur | 62°30'S 54°16'O 63°28'S 62°31'O 63°17'S 62°30'O 62°26,5'S 59°16,0'O 62°09'S 58°27'O 62°40'S 59°33'O | 412 m 168 m 157 m 212 m ? 270 m |

Descripciones de los grupos

Grupo 1 (Figuras 41A–F; 42A, E; 43A–F; 44A–C): Conchilla de tamaño mediano (L máx. = 26,1 mm), sólida. Extremo anterior relativamente corto, extremo posterior algo a marcadamente proyectado, generalmente puntiagudo en ejemplares más grandes, uniformemente curvado en ejemplares más pequeños. Parte anterior y posterior del margen dorsal cortas, similares en extensión, formando una línea oblicua; originando angulaciones débiles en la unión con los márgenes anterior y posterior. Margen anterior corto, insensiblemente conectado con el margen ventral en una curva continua. Margen posterior largo, mucho más alto que el margen anterior, algo o marcadamente arqueado. Umbos pequeños, pero sobresaliendo del margen dorsal.

Costillas radiales de la disoconcha separadas por interespacios del mismo ancho que las costillas.

Periostraco amarillo pajizo; proyectado en setas cortas (longitud máxima: 3,7 mm).

Improntas de los músculos aductores poco marcadas, la anterior ovada, con una cresta posterior débil; la posterior subcircular, tres veces más grande que la anterior.

Placa charnelar moderadamente sólida, ventralmente arqueada o formando una angulación prominente debajo de los umbos. Espacio edéntulo corto, incrementando su extensión a lo largo de la ontogenia ($E = 0,7-2$ mm, en ejemplares de 13 a 24 mm de L). Dientes G2 pequeños y fuertes; serie anterior conformada por 6 a 13 dientes, que se extiende por debajo de la parte central del ligamento; serie posterior con 5 a 10 dientes (en ejemplares de 13 a 24 mm L). Área cardinal estrecha. Ligamento alivincular-comprimido (= “tipo A” de Oliver (1981)) a lo largo de todo el rango de tallas estudiado. El material tipo de *Limopsis marionensis* queda comprendido dentro de conjunto de características reconocidas para este grupo.

Grupo 2 (Figuras 41G–I; 43G–I; 44D, E): Conchilla de tamaño mediano (L máx. = 19,8 mm), delicada. Extremo anterior algo proyectado, extremo posterior marcadamente proyectado; margen posterior más alto que el anterior. Parte anterior y posterior del margen dorsal relativamente largas, similares en longitud, formando una línea oblicua; originando angulaciones débiles en la unión con los márgenes anterior y posterior. Márgenes anterior, ventral y posterior ampliamente curvados, insensiblemente conectados. Umbos pequeños, pero sobresaliendo del margen dorsal.

Costillas radiales de la disoconcha separadas por interespacios más anchos que las costillas.

Periostraco amarillo pajizo; proyectado en setas cortas (longitud máxima: 3,2 mm).

Improntas de los músculos aductores poco marcadas, la anterior ovada, con una cresta posterior débil; la posterior subovada, tres veces el tamaño de la anterior.

Placa charnelar delicada, ventralmente arqueada. Espacio edéntulo corto ($E = 1,1 - 1,4$ mm en ejemplares de 17,2 a 19,9 mm de L). Dientes G2 pequeños y relativamente fuertes; serie anterior conformada por 7–9 dientes, que se extiende por debajo de la parte central del ligamento; serie posterior con 5–6 dientes. Área cardinal estrecha. Ligamento alivincular-comprimido (“tipo A”). Este conjunto de características fueron halladas únicamente en el material tipo de *Limopsis straminea*.

Grupo 3 (Figuras 41J–N; 42B, F; 43J–N; 44F–H): Conchilla de tamaño mediano (L máx. = 38,9 mm), sólida. Extremo anterior relativamente corto, extremo posterior algo a marcadamente proyectado, arqueado a puntiagudo. Parte anterior y posterior del margen dorsal cortas, similares en extensión, formando una línea oblicua; originando angulaciones en su unión con los márgenes anterior y posterior. Margen anterior insensiblemente conectado con el margen ventral, formando una amplia curva. Margen posterior relativamente corto, casi recto, oblicuo. Umbos pequeños, pero sobresaliendo del margen dorsal.

Costillas radiales de la disoconcha separadas por interespacios más anchos que las costillas.

Periostraco marrón pálido a marrón rojizo; proyectado en setas cortas (longitud máxima: 4 mm).

Improntas de los músculos aductores profundamente marcadas, la anterior ovada, con una fuerte cresta posterior; la posterior cuadrangular, cuatro veces más grande que la anterior.

Placa charnelar sólida, generalmente recta, a veces formando una angulación debajo de los umbos. Espacio edéntulo muy corto, de extensión relativamente constante a lo largo de toda la ontogenia ($E = 0,2\text{--}0,9$ mm, en ejemplares de 7 a 36 mm de L). Dientes G2 pequeños pero robustos; serie anterior conformada por 6 a 15 dientes; serie posterior con 7 a 16 dientes (en ejemplares de 7 a 36 mm de L); ambas series extendiéndose por debajo de la parte central del ligamento. Área cardinal relativamente amplia. Ligamento alivincular-comprimido (“tipo A”) en ejemplares menores de 20,9 mm de L , multi-alivincular (= “tipo B” de Oliver (1981)) en ejemplares más grandes; con hasta 8 capas fibrosas, en ejemplares de 33 mm de L . Los ejemplares con ligamento multi-alivincular presentan resilíferos adicionales. Las características de este grupo se corresponden con las halladas en el material tipo de *Felicia jousseaumi* y *Limopsis hardingii*.

Grupo 4 (Figuras 41O–T; 42C, G; 43O–T; 44I, J): Conchilla grande para el género (L máx. = 47,3 mm), sólida. Extremo anterior relativamente corto, extremo posterior marcadamente proyectado, levemente puntiagudo a uniformemente arqueado. Parte anterior y posterior del margen dorsal cortas, similares en extensión, formando angulaciones débiles en la unión con los márgenes anterior y posterior. Márgenes anterior y ventral insensiblemente conectados. Margen posterior largo, inclinado en una amplia curva, formando una angulación en la unión con el margen ventral. Umbos pequeños, ligeramente elevados del margen dorsal.

Costillas radiales de la disoconcha separadas por interespacios más anchos que el ancho de las costillas; a veces con costillas radiales secundarias intercaladas entre las costillas primarias.

Periostraco marrón pálido; proyectado en setas largas (longitud máxima: 5,2 mm).

Improntas de los músculos aductores profundamente marcadas, la anterior ovada, con una fuerte cresta posterior; la posterior subcircular, tres veces el tamaño de la anterior.

Placa charnelar delicada, ventralmente recta o formando una angulación debajo de los umbos.

Espacio edéntulo amplio, incrementando su extensión a lo largo de la ontogenia ($E = 0,6-8$ mm, en ejemplares de 10 a 47 mm de L). Dientes G2 pequeños y relativamente sólidos; serie anterior conformada por de 6 a 16 dientes; serie posterior con 5 a 15 dientes; ninguna de estas series se extiende por debajo de la parte central del ligamento. Área cardinal estrecha.

Ligamento alivincular-comprimido (“tipo A”) en ejemplares menores de 18,6 mm de L, multi-alivincular (“tipo B”) en ejemplares más grandes; con hasta 11 subcapas fibrosas en un ejemplar de 38 mm de L. Los ejemplares con ligamento multi-alivincular presentan resilíferos adicionales. El material tipo de *L. laeviuscula* y *L. grandis* quedan comprendidos dentro de las características morfológicas reconocidas para este grupo.

Grupo 5 (Figuras 41U–Z; 42D, H; 43U–Z; 44K–M): Conchilla muy grande (L máx. = 78,7 mm), delicada. Extremo anterior algo proyectado, extremo posterior fuertemente proyectado, ampliamente redondeado, más alto que el extremo anterior. Parte anterior y posterior del margen dorsal relativamente largas, formando una línea recta oblicua; originando angulaciones débiles en su unión con los márgenes anterior y posterior. Margen ventral algo aplanado anteriormente, márgenes insensiblemente conectados. Umbos diminutos.

Costillas radiales de la disoconcha separadas por interespacios más anchos que las costillas.

Periostraco amarillo pajizo en ejemplares de tamaño pequeño, marrón oscuro en ejemplares más grandes; proyectado en setas muy largas (longitud máxima: 9,7 mm).

Improntas de los músculos aductores poco marcadas, la anterior ovada, con una cresta posterior débil; la posterior subcircular, cuatro veces el tamaño de la anterior.

Placa charnelar delicada, formando una angulación debajo de los umbos. Espacio edéntulo amplio, incrementando su extensión a lo largo de la ontogenia ($E = 1,3$ a 16,2 mm, en

ejemplares de 19 a 73 mm de L). Dientes G2 pequeños y delicados; serie anterior conformada por 6 a 16 dientes; serie posterior con 5 a 15 dientes; ninguna de estas series se extiende por debajo de la parte central del ligamento. Área cardinal extremadamente estrecha. Ligamento alivincular-comprimido (“tipo A”) en ejemplares menores de 35,2 mm de L, multi-alivincular (“tipo B”) en ejemplares más grandes; con hasta 12 subcapas fibrosas en un ejemplar de 73 mm de L. Los ejemplares con ligamento multi-alivincular presentan resilíferos adicionales. Ningún material tipo de las especies previamente descritas de aguas antárticas y subantárticas se corresponde con este grupo. Sin embargo, varios ejemplares referidos en la bibliografía se corresponden a esta entidad (Tabla 6).

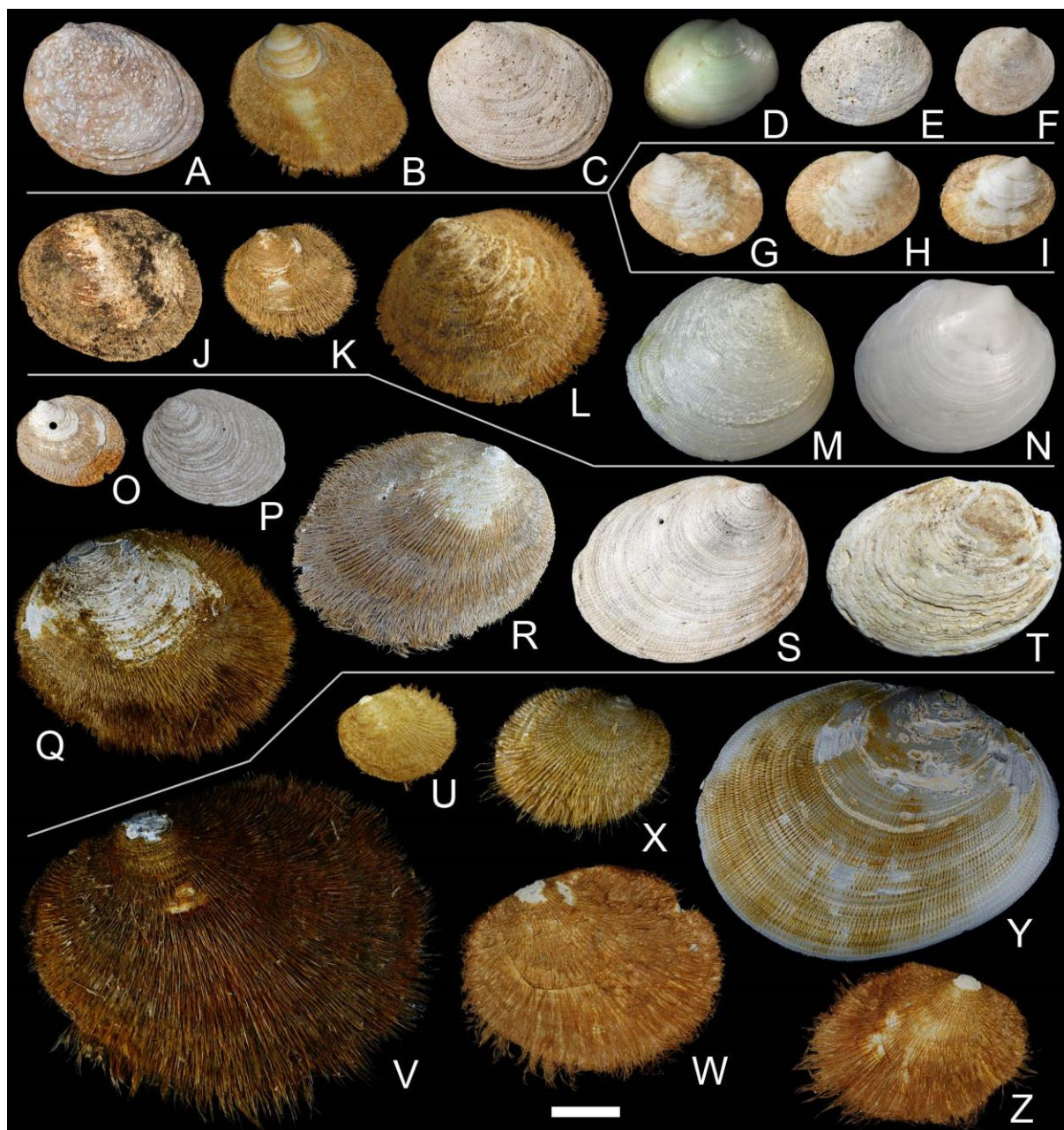


Figura 41. Vista externa de los distintos grupos de *Limopsis marionensis*. (A–F) grupo 1, (G–I) grupo 2, (J–N) grupo 3, (O–T) grupo 4, (U–Z) grupo 5. A, C, E, F: sintipos de *L. marionensis* (A = NHMUK 188.2.9.3048; C, E, F = NHMUK 1887.2.9.3046-7); B: ejemplar de Islas Príncipe Eduardo, 126 m; D: ejemplar de Islas Príncipe Eduardo, 140 m; G–I: sintipos de *L. straminea* (NHMUK 1887.2.9.3052-4); J: sintipo de *Felicia jousseaumi* (MNHN-IM-2000-33326); K: ejemplar de New-Year Sound (MNHN-IM-2000-33330); L, M: ejemplar de Banco Burdwood, 187 m; N: holotipo de *L. hardingii* (MMUM EE 7779); O, S: sintipos de *L. grandis* (NHMUK 1905.9.25.8-9); P: sintipo de *L. laeviuscula* (IRSNB IG 10131); Q, T: ejemplares de Península Antártica, 165 m; R: ejemplar de Isla Alejandro I, 297 m (MNHN-IM-2012-25151); U, W, Z: ejemplares de Islas Orcadas del Sur, 609 m; V, Y: ejemplar de Islas Orcadas del Sur, 256 m; X: ejemplar de Islas Orcadas del Sur, 499 m. (A–C, G, J–L, O–Q, U–W) valvas izquierdas, (D–F, H, I, M, N, R–T, X–Z) valvas derechas. Escala: 10 mm.

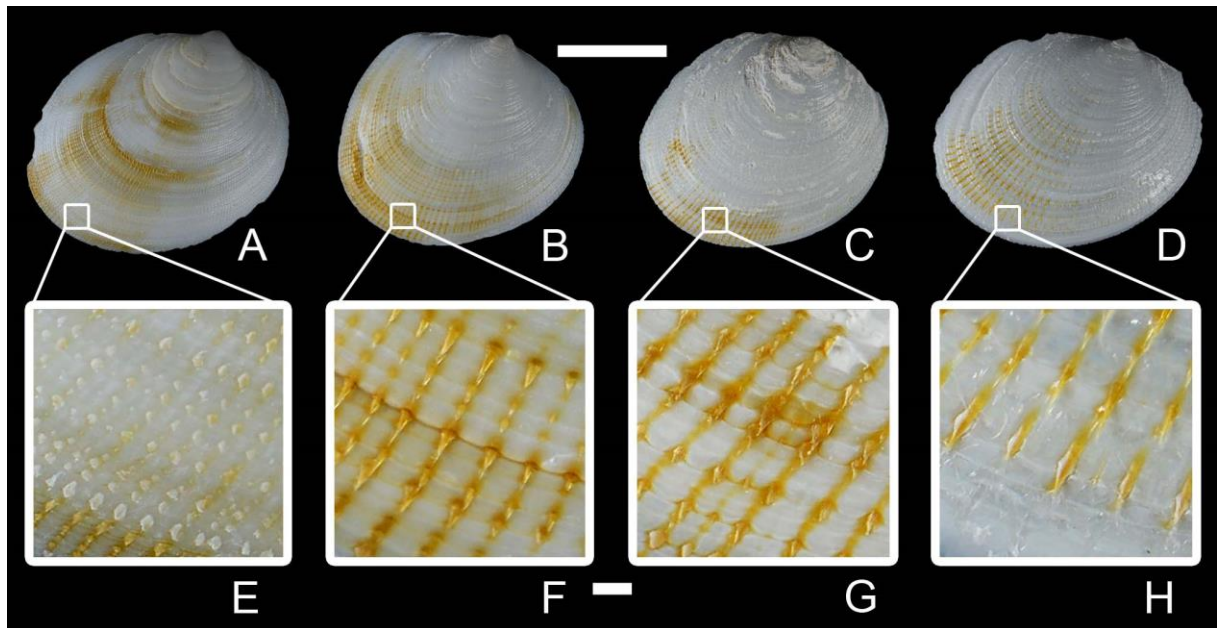


Figura 42. Detalles de la ornamentación de la disoconcha en los distintos grupos (periostraco parcialmente removido). (A, E) grupo 1, (B, F) grupo 3, (C, G) grupo 4, (D–H) grupo 5. A, E: ejemplar de Islas Príncipe Eduardo, 126 m; B, F: ejemplar de Banco Burdwood, 187 m; C, G: ejemplar de Península Antártica, 165 m; D, H: ejemplar de Islas Orcadas del Sur, 499 m. Escalas: A–D = 10 mm; E–H = 500 μ m.

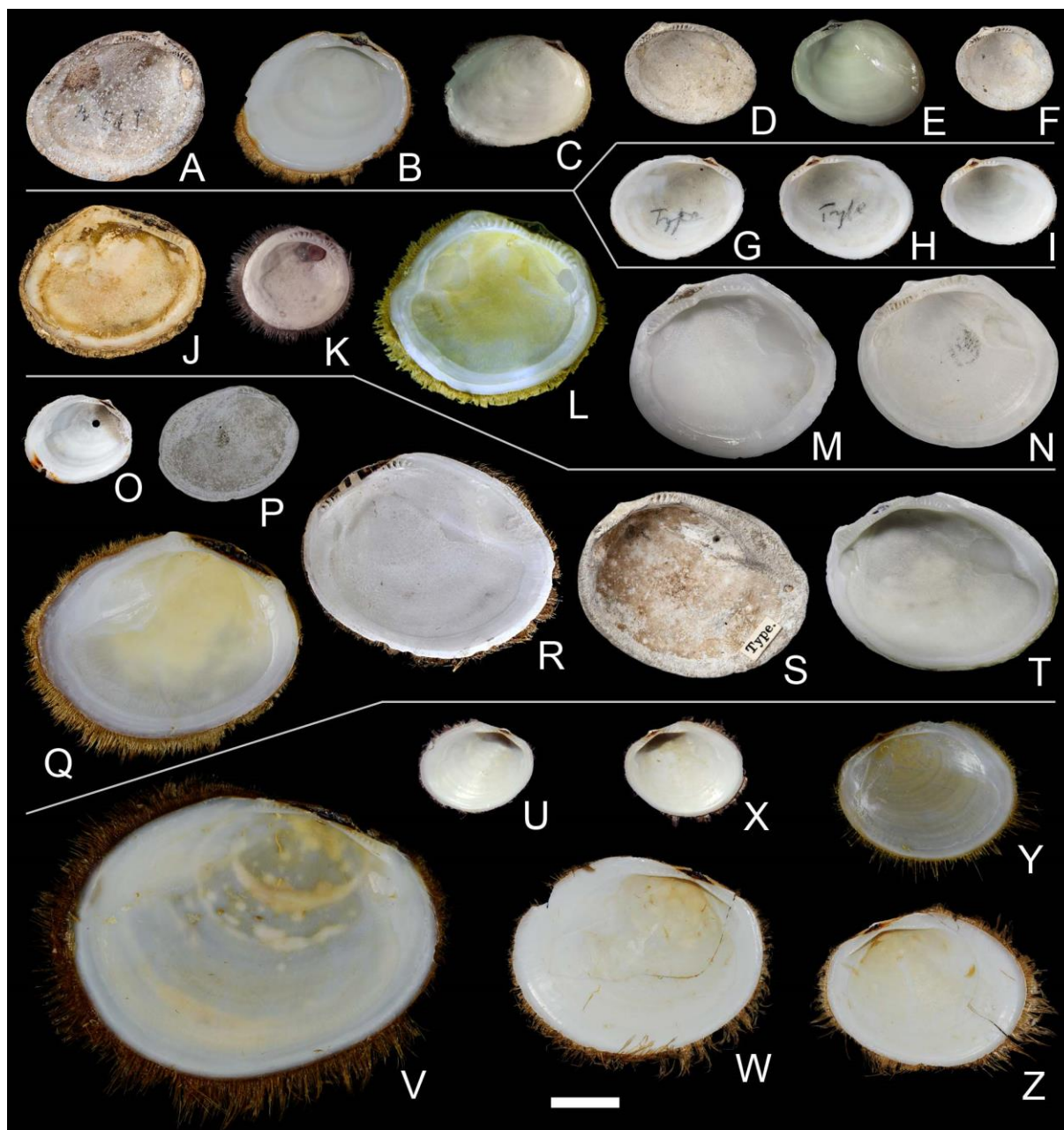


Figura 43. Vista interna de los distintos grupos de *Limopsis marionensis*. (A–F) grupo 1, (G–I) grupo 2, (J–N) grupo 3, (O–T) grupo 4, (U–Z) grupo 5. **A, D, F:** sintipos de *L. marionensis* (A = NHMUK 188.2.9.3048; D, F = NHMUK 1887.2.9.3046-7); **B:** ejemplar de Islas Príncipe Eduardo, 126 m; **C:** ejemplar de Islas Príncipe Eduardo, 300 m; **E:** ejemplar de Islas Príncipe Eduardo, 140 m; **G–I:** sintipos de *L. straminea* (NHMUK 1887.2.9.3052-4); **J:** sintipo de *Felicia jousseaumi* (MNHN-IM-2000-33326); **K:** ejemplar de New-Year Sound (MNHN-IM-2000-33330); **L, M:** ejemplar de Banco Burdwood, 187 m; **N:** holotipo de *L. hardingii* (MMUM EE 7779); **O, S:** sintipos de *L. grandis* (NHMUK 1905.9.25.8-9); **P:** sintipo de *L. laeviuscula* (IRSNB IG 10131); **Q, T:** ejemplares de Península Antártica, 165 m; **R:** ejemplar de Isla Alejandro I, 297 m (MNHN-IM-2012-25151); **U, W, X, Z:** ejemplares de Islas Orcadas del Sur, 609 m; **V:** ejemplar de Islas Orcadas del Sur, 256 m; **Y:** ejemplar de Islas Orcadas del Sur, 499 m. (A–C, G, J–L, O–Q, U–W) valvas izquierdas, (D–F, H, I, M, N, R–T, X–Z) valvas derechas. Escala: 10 mm.

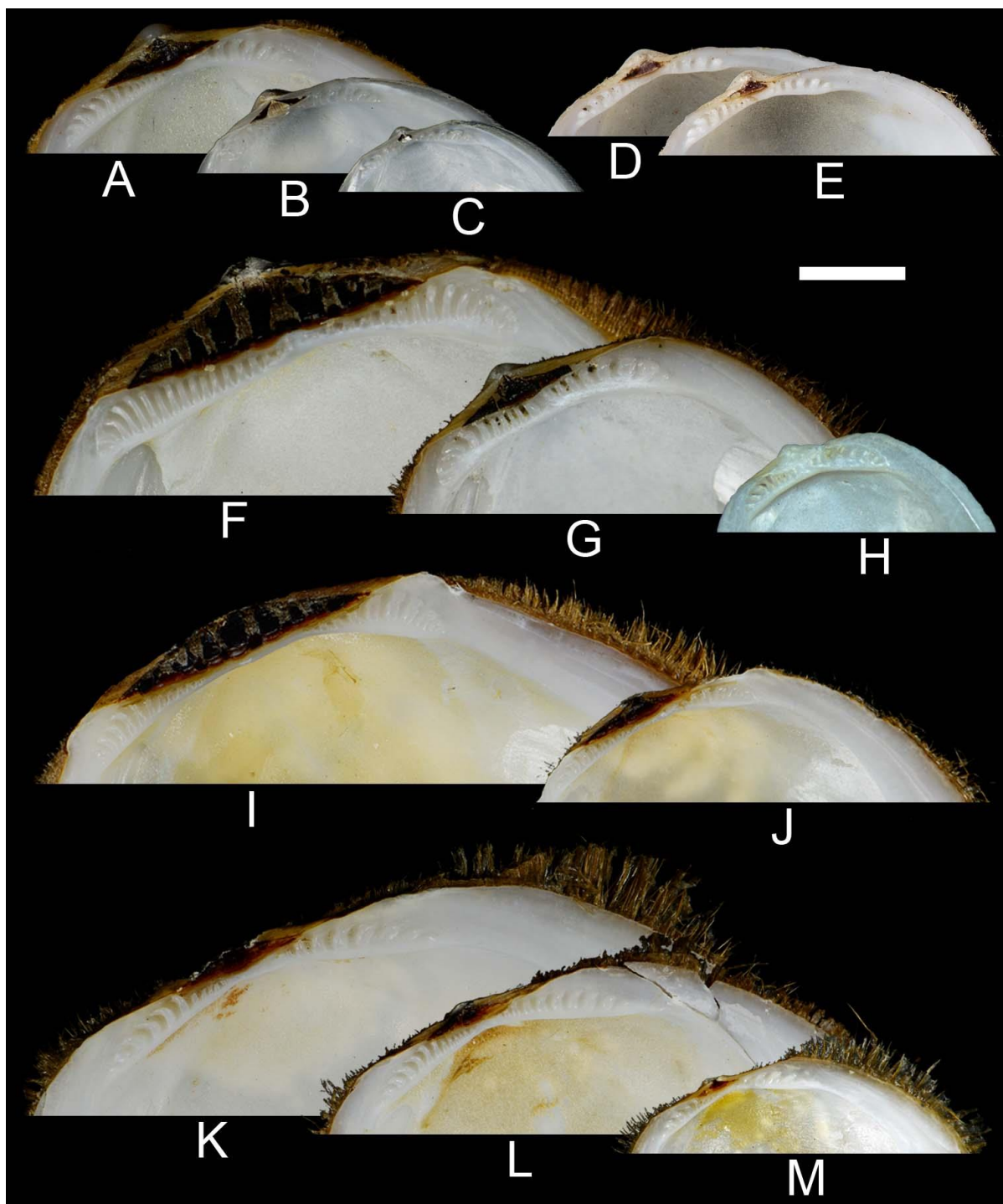


Figura 44. Detalle de las placas charnelares en los distintos grupos de *Limopsis marionensis* (valvas derechas). (A–C) grupo 1, (D, E) grupo 2, (F–H) grupo 3, (I, J) grupo 4, (K–M) grupo 5. A: ejemplar de Islas Príncipe Eduardo, 126 m; B, C: ejemplares de Islas Príncipe Eduardo, 300 m; D, E: sintipos de *Limopsis straminea* (NHMUK 1887.2.9.3052-4); F: ejemplar de Banco Burdwood, 187 m; G, H: ejemplares de Banco Burdwood, 139 m; I, J: ejemplares de Península Antártica, 165m; K–M: ejemplares de Islas Orcadas del Sur, 609 m. Escala: 5 mm.

Relaciones morfométricas de la conchilla

Se analizó las relaciones de A vs. L y C vs. L entre los distintos grupos previamente reconocidos. El análisis de correlación de A en función de L mostró un patrón de crecimiento alométrico similar para todos los grupos, con líneas de regresión casi superpuestas; presentando en todos los casos un buen ajuste al modelo lineal (Fig. 45A; $r^2 > 0,97$). Sin embargo, el ANOVA de un factor reveló la existencia de diferencias significativas en la relación A/L entre grupos ($F_{3, 102} = 23,82$; $p < 0,001$). La prueba de Tukey puso en evidencia que el grupo 3 difiere significativamente de los otros grupos por presentar conchillas más subcirculares (= menos ovaladas). Asimismo, el grupo 5 presentó conchillas significativamente más ovaladas que el grupo 4 ($p < 0,05$) (Fig. 45B).

El análisis de correlación de C en función de L reveló la presencia de crecimiento diferenciales de los distintos grupos, presentando en todos los casos un buen ajuste al modelo lineal (Fig. 45C; $r^2 > 0,90$, en todos los casos). La relación C/L reveló la existencia de diferencias significativas entre grupos ($F_{3, 102} = 69,26$; $p < 0,001$), y permitió reconocer tres conjuntos significativamente diferentes ($p < 0,05$): un conjunto con conchillas infladas (grupo 3), un conjunto con conchillas comprimidas (grupo 5) y un conjunto intermedio (grupos 1 y 4) (Fig. 45D).

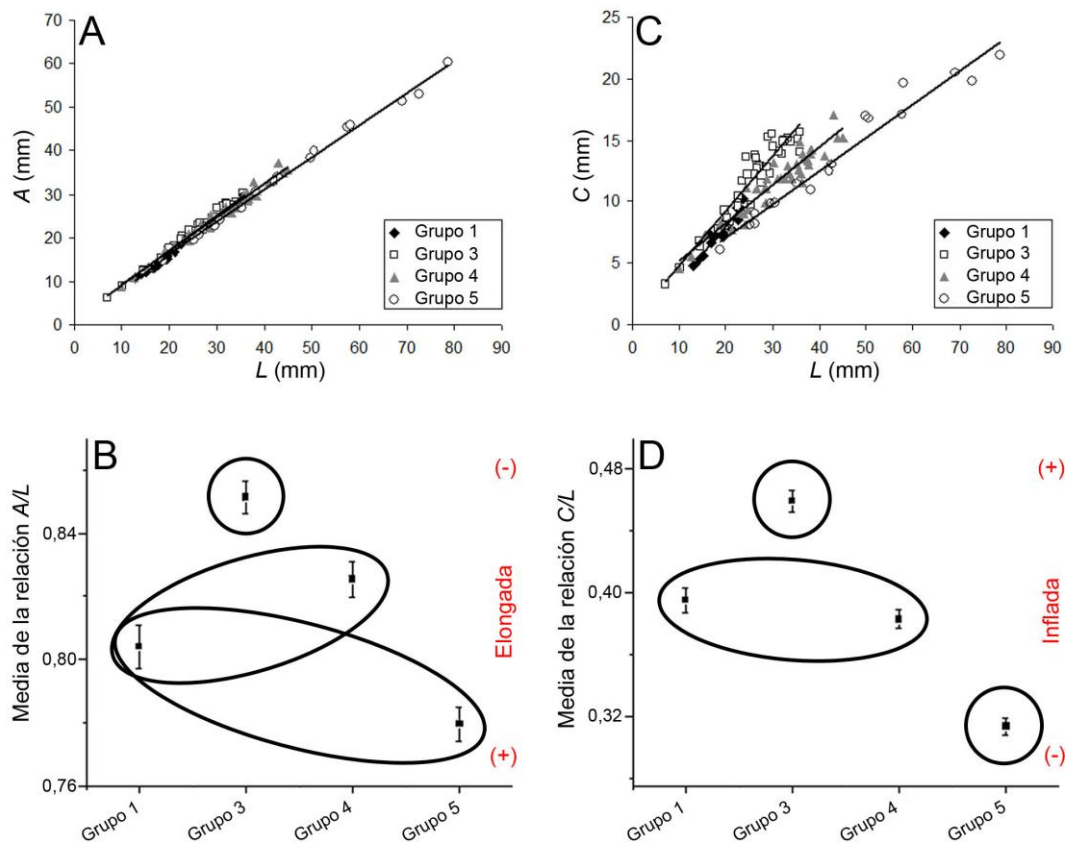


Figura 45. Relaciones morfométricas de cuatro de los grupos reconocidos como parte del presente estudio (grupos 1, 3, 4 y 5). **A:** Correlación de A en función de L; **B:** media de las relaciones A/L con su respectiva desviación estándar; **C:** correlación de C en función de L; **D:** media de las relaciones C/L con su respectiva desviación estándar. Los grupos en un mismo conjunto (en B y D) no presentaron diferencias significativas; $p < 0,05$.

Distribución geográfica y batimétrica

El grupo 1 sólo fue hallado en proximidades de las Islas Marion y Príncipe Eduardo; ejemplares vivos de este grupo fueron recolectados entre 126 y 300 m de profundidad (Tablas 4, 5 y 6; Fig. 46A).

El grupo 2 resulta hasta ahora conocido de un único sitio, entre las Islas Kerguelen y Heard, en donde se hallaron valvas desarticuladas, a 274 m de profundidad (Tabla 4; Fig. 46B).

El grupo 3 fue hallado exclusivamente en Patagonia, desde el centro de Chile hasta Tierra del Fuego, y extendiéndose en el Océano Atlántico hasta las Islas Malvinas y el Banco

Burdwood; ejemplares vivos de este grupo provienen de entre 25 y 800 m de profundidad (Tablas 4, 5 y 6; Fig. 46C).

El grupo 4 fue hallado en la Antártida, Islas Shetland del Sur, Banco Discovery e Islas Sandwich del Sur; ejemplares vivos provienen de entre 156 y 732 m de profundidad (Tablas 4, 5 y 6; Fig. 46D).

El grupo 5 fue hallado en la Antártida, Islas Shetland del Sur, Islas Orcadas del Sur, Banco Discovery e Islas Sandwich del Sur; ejemplares vivos provienen de entre 284 y 609 m de profundidad (Tablas 5 y 6; Fig. 46E).

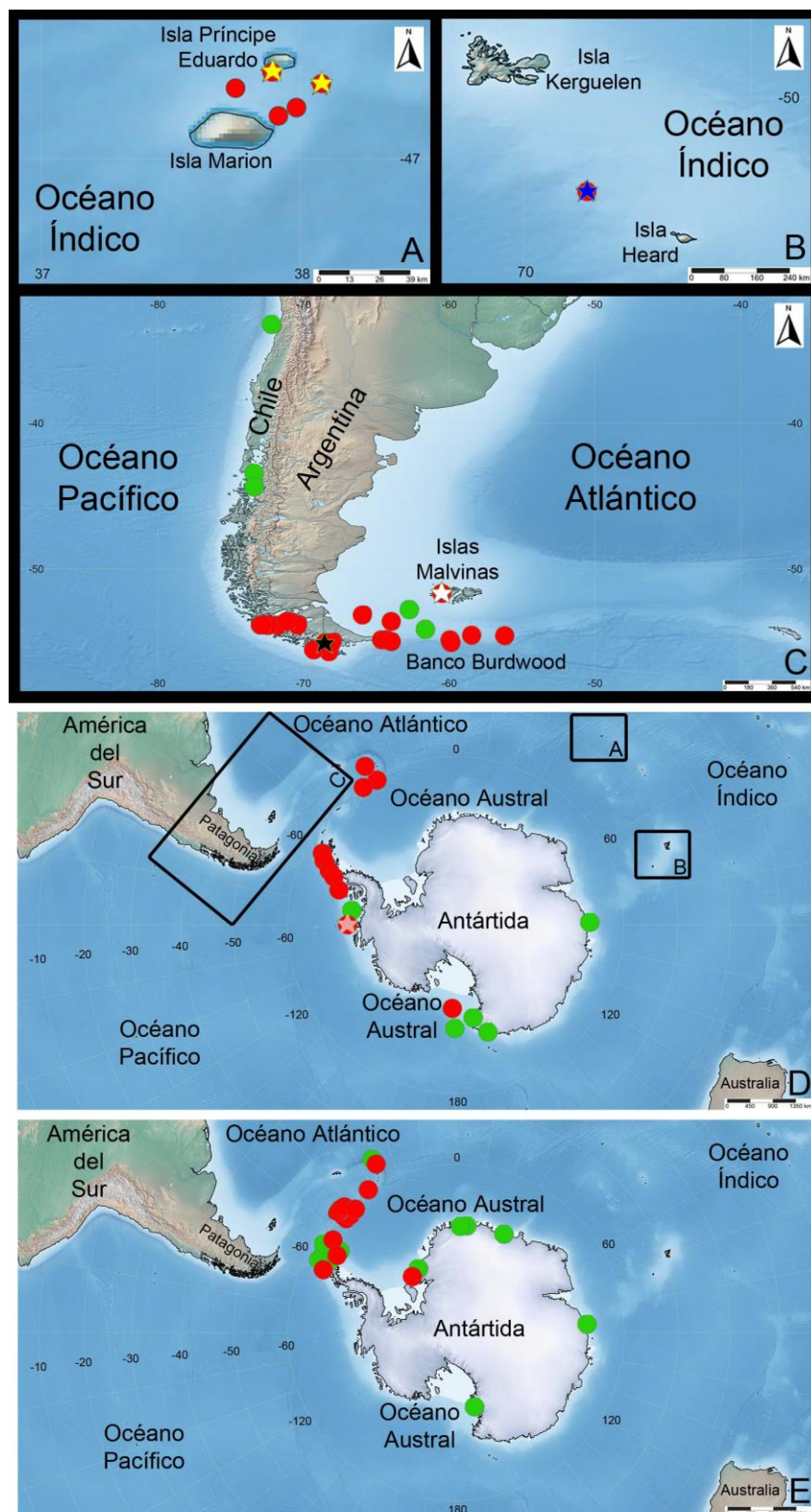


Figura 46. Registros de los distintos grupos de *Limopsis marionensis*. (A) grupo 1, (B) grupo 2, (C) grupo 3, (D) grupo 4, (E) grupo 5. Localidades tipo: *Limopsis marionensis* (estrellas amarillas), *Limopsis straminea* (estrella azul), *Felicia jousseaumi* (estrella negra), *Limopsis hardingii* (estrella blanca), *Limopsis laeviuscula* (estrella rosa). Material personalmente examinado (círculos rojos), otros registros bibliográficos (círculos verdes). A–C: detalles de las áreas indicadas con rectángulos en D.

Resultados moleculares

Se obtuvieron nuevas secuencias de un total de 11 ejemplares (9 para 28S, 6 para ITS y 4 para COI) a los que se agregó información de otros 48 ejemplares provenientes de GenBank (Tabla 3).

El alineamiento del marcador 28S comprendió 52 ejemplares y consistió en 867 pares de bases, de las cuales 69 (8%) fueron sitios variables (31 informativos y 38 *singletons*). Este marcador resultó sumamente conservativo entre todas las muestras secuenciadas como parte de este estudio, que incluyeron representantes de los grupos 1, 3, 4 y 5. Al comparar estas secuencias con las provenientes de GenBank, las más similares fueron las secuencias de los ejemplares “*Limopsis marionensis*-somero”, con las que solo se encontraron 9 diferencias (todas ellas correspondientes a *singletons*).

El alineamiento del marcador ITS comprendió 30 ejemplares, comprendiendo 745 pares de bases y 163 sitios variables, de los cuales 109 resultaron informativos y 51 fueron *singletons*. Las secuencias obtenidas como parte de este estudio difirieron solo en 3 sitios: dos sitios en un ejemplar de Islas Príncipe Eduardo (grupo 1) y uno en un ejemplar de Patagonia (grupo 3). Desestimando estos *singletons*, no se hallaron diferencias entre las nuevas secuencias personalmente obtenidas y los ejemplares del GenBank de “*Limopsis marionensis*-somero”.

El alineamiento del marcador COI de las cuatro secuencias personalmente obtenidas presentó una longitud de 670 pares de bases, con 19 sitios variables, de los cuales 8 sitios resultaron informativos y 11 correspondieron a *singletons*. Todos los sitios informativos correspondieron a mutaciones fijas que permitieron la distinción de los grupos 3 y 4.

Las reconstrucciones filogenéticas utilizando los marcadores 28S e ITS de manera concatenada revelaron la presencia de dos clados diferentes entre los ejemplares anteriormente referidos como “*Limopsis marionensis*” (Fig. 47: clado 1 y clado 2). Estos clados también se recuperaron al considerar de manera independiente los marcadores ITS y 28S (resultados no mostrados), aunque en este caso, el clado 2 careció de soporte. Dentro del clado 1, resultó posible reconocer una serie de ejemplares de aguas profundas (“profundo 1”) que aparecen basales a un subclado que comprende a todos los ejemplares de aguas “someras” y todas las nuevas secuencias obtenidas como parte del presente estudio (Fig. 47). La topología descrita para el clado 1 fue consistente en todas las reconstrucciones filogenéticas.

Sin embargo, los marcadores usados como parte de este estudio no permitieron distinguir los diferentes grupos reconocidos desde el punto de vista morfológico.

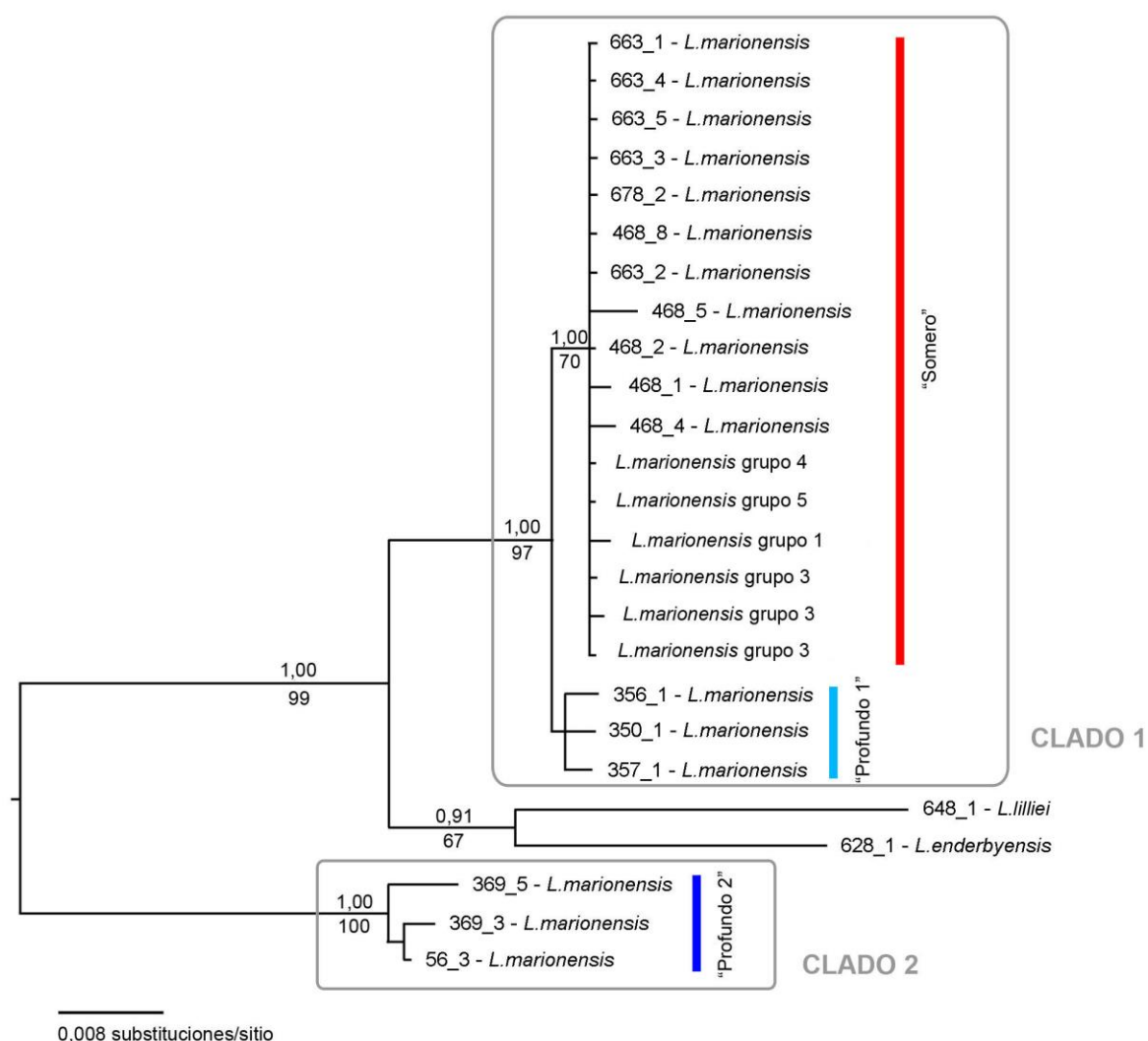


Figura 47. Reconstrucción filogenética obtenida a partir del análisis de Inferencia Bayesiana (IB) para los marcadores 28S e ITS concatenados. Los números en los nodos corresponden a las probabilidades posteriores bayesianas (arriba) y las frecuencias de bootstrap de Máxima Verosimilitud (MV) (abajo); las probabilidades < 0,70 y los valores de bootstrap < 50% no son indicados.

DISCUSIÓN

Dell (1964, 1990) realizó la revisión crítica de las especies actuales de *Limopsis* descritas de aguas antárticas y subantárticas, reconociendo como válidas ocho especies: *L. marionensis*, *L. hirtella* Mabile y Rochebrune en Rochebrune y Mabile, 1889, *L. lilliei* E.A. Smith, 1915, *L.*

scotiana Dell, 1964, *L. mabilliana* Dall, 1908, *L. scabra* Thiele, 1912, *L. knudseni* Dell, 1990 y *L. tenella* Jeffreys, 1876. De esta última especie, Dell (1990) reconoció dos subespecies: *L. tenella tenella* y *L. tenella dalli* Lamy, 1912. Whittle *et al.* (2011) agregaron a *L. enderbyensis* Powell, 1958, *L. longipilosa* Pelseneer, 1903 y dos especies nuevas, que no describieron (*Limopsis* n. sp. 1 y *Limopsis* n. sp. 2).

Oliver (1981) realizó un estudio de las *Limopsis* del mundo, a partir del cual reconoció 13 “clases morfológicas”. Las especies antárticas y subantárticas fueron agrupadas en sólo tres de esos grupos (clases morfológicas 1, 5 y 13). Todo el material estudiado como parte de la presente tesis queda comprendido en la “clase morfológica 1” de Oliver (1981), donde también fueron incluidos por este autor *L. tenella tenella* y *L. tenella dalli*. El primero de estos taxones se diferencia claramente del material aquí estudiado por la forma general de la conchilla, que resulta más equilateral (*i.e.*, con el extremo posterior poco proyectado), y por el hecho de que la ornamentación radial sólo se encuentra presente en la porción posterior de la conchilla (Jeffreys 1876). En el caso de *L. tenella dalli* la forma general de la conchilla de un sintipo (USNM 122889) se asemeja considerablemente a la de los grupos 4 y 5 aquí estudiados, aunque se diferencia por presentar un ligamento alivincular-comprimido a lo largo de toda la ontogenia (Coan y Valentich-Scott 2012). El material ilustrado por Dell (1990: fig. 27) como *L. tenella dalli* no se corresponde con el material tipo de esta especie. Se diferencia por tener las partes anterior y posterior del margen dorsal más largas, el margen posterior más redondeado, y el margen anterior algo puntiagudo. Dicho ejemplar se asemeja al material personalmente asignado al grupo 5, aunque difiere por presentar el margen dorsal anterior más extenso, y por consiguiente el extremo anterior más proyectado, y un aspecto más elongado de la conchilla. Además, en este ejemplar ilustrado por Dell (1990) el umbo es considerablemente más pequeño. De acuerdo a estas diferencias el material aquí estudiado no se corresponde con el ejemplar ilustrado por Dell (1990). Otra diferencia del material personalmente estudiado respecto a *L. tenella tenella* y *L. tenella dalli* radica en el rango de distribución batimétrica: *L. tenella tenella* se encuentra presente entre 2.397 y 4.742 m de profundidad y *L. tenella dalli* entre 2.071 y 4.200 m (Dell 1990) mientras que todos los grupos de *L. marionensis* aquí estudiados se distribuyen a profundidades menores (entre 25 y 800 m).

Todo el material estudiado como parte de la presente tesis queda comprendido en el concepto de *L. marionensis* de Dell (1964, 1990) y Whittle *et al.* (2011). Las únicas otras entidades morfológicamente similares al material aquí estudiado son el material referido por Whittle *et*

al. (2011) como *Limopsis* n. sp. 1 y *Limopsis* n. sp. 2.; aunque la ausencia de una descripción y el escaso nivel de detalle de las figuras de de estos organismos impiden una comparación directa con el material personalmente estudiado. Sin embargo, estas dos entidades a diferencia de *L. marionensis*, habitan aguas más profundas (> 2.000 m).

Dell (1964) describió la gran variabilidad morfológica que presentaba el material por él estudiado de “*Limopsis marionensis*”. A partir de la escasa o nula segregación espacial diferencial de los caracteres morfológicos analizados, y a partir de considerar que toda esa variabilidad formaba parte de un continuo, Dell (1964) interpretó esa variación como parte de la variabilidad intraespecífica. Como parte del presente estudio fue posible corroborar la gran variabilidad que existe en la morfología de las valvas de *Limopsis marionensis*. Sin embargo, este estudio revela que dicha variación no representa un continuo (como previamente concebido por Dell (1964)) sino que, por el contrario, permite reconocer 5 grupos discretos (*i.e.*, morfológicamente diferentes), con ausencia de ejemplares con características intermedias; y donde, además, cada uno de los grupos morfológicos aparece asociados a distintas zonas del Océano Austral (con excepción de los grupos 4 y 5). Los estudios moleculares aquí desarrollados no revelan la existencia de una clara diferenciación genética entre estos grupos morfológicos (excepto las evidencias provistas por el marcador COI, para los grupos 3 y 4). La escasa/nula acumulación de diferencias a nivel del material genético (al menos para los marcadores considerados) sugiere que la diferenciación entre estos grupos sería extremadamente reciente, y estaría dando cuenta de un proceso de especiación incipiente.

Por lo tanto, y sobre la base de los datos moleculares actualmente disponibles, se considera que todo el material aquí estudiado corresponde a una única especie: *Limopsis marionensis*. Sin embargo, el reconocimiento de grupos morfológicos asociados a distintas áreas geográficas induce a pensar en la existencia de cinco subespecies diferentes. A partir del estudio del material tipo de las especies nominales descriptas para el área, y de acuerdo al criterio de prioridad nomenclatorial, los nombres válidos para estas subespecies serían: *Limopsis marionensis marionensis* (= grupo 1), *Limopsis marionensis straminea* (= grupo 2), *Limopsis marionensis jousseaumi* (= grupo 3) y *Limopsis marionensis laeviuscula* (= grupo 4). Por su parte, el grupo 5 correspondería a una subespecie nueva.

La condición aquí reconocida para *Limopsis marionensis* resulta similar a la de *L. cristata* Jeffreys, 1876, una especie ampliamente distribuida en el Océano Atlántico, para la cual

Oliver y Allen (1980) reconocieron cuatro subespecies: una de ellas presente en el Atlántico nororiental, otra en el Atlántico noroccidental, otra en el Atlántico sudoriental, y la restante en el Atlántico sudoccidental; con un grado de variabilidad (entre subespecies) similar al aquí reconocido para *Limopsis marionensis*.

Sobre la base de datos moleculares, Brandt *et al.* (2007) concluyeron que “*Limopsis marionensis*” representa un complejo de especies, abarcando un grupo de “aguas poco profundas” (presente entre 300 y 1.500 m de profundidad) y dos grupos de “aguas profundas” (presente a más de 2.000 m profundidad). Todo el material considerado en el presente estudio correspondió al grupo de “aguas poco profundas”. Los dos grupos de aguas profundas (previamente identificados también como “*Limopsis marionensis*” (Linse, datos no publicados)) estarían dando cuenta que la diversificación de este género en el Océano Austral resultaría aún mayor que la actualmente concebida.

DISCUSIÓN GENERAL

Las distribuciones geográficas de los seres vivos suelen reflejar la interacción de diversos procesos (e.g., tectónicos, oceanográficos, climáticos, biológicos), operando a lo largo del tiempo (Crame 1999; Zachos *et al.* 2001; Clarke *et al.* 2005; Aronson *et al.* 2007; Griffiths *et al.* 2009; Poulin *et al.* 2014). Los organismos marinos presentes en Patagonia y Antártida no estarían ajenos a estos procesos: estas dos áreas estuvieron unidas en el pasado, y actualmente se encuentran geográficamente distanciadas, separadas por grandes profundidades y con incidencia de distintas masas de agua, que generan incluso entre ellas un marcado frente oceánico (el FP). Estos hechos tornan a estas áreas particularmente atractivas para el desarrollo de estudios sobre sus similitudes y diferenciaciones faunísticas.

Desde los primeros estudios en estas áreas desarrollados a fines del siglo XIX hasta la actualidad, y para distintos grupos taxonómicos, numerosos trabajos han dado cuenta de la existencia de ciertos taxones compartidos entre Patagonia y Antártida (e.g., Herdman 1882: Ascidiacea; Thiele 1912y Dell 1964: Mollusca; Brandt *et al.* 1999: Crustacea y Mollusca; Moyano 1999: Bryozoa; Saiz-Salinas y Pagola-Carte 1999: Sipuncula). Los géneros *Philobrya* y *Limopsis* son ejemplos de estos taxones compartidos; incluso, dentro de estos géneros, aparecen en la bibliografía mencionadas algunas especies como presentes en ambas áreas: *P. sublaevis*, *P. wandelensis* y *L. marionensis*. Sin embargo, el presente estudio permitió concluir que en el caso de *Philobrya* no existe ninguna especie con registros fehacientemente documentados (i.e., registros en los que se pudo confirmar la identidad de la especie) en las dos áreas. En el caso de *L. marionensis*, el presente estudio permitió reconocer también diferencias entre los ejemplares de Patagonia y Antártida, que llevaron a reconocer la existencia de distintas subespecies en cada una de estas áreas: *L. marionensis jousseaumi* en Patagonia y *L. marionensis laeviuscula* y *L. marionensis* n. ssp. en Antártida. Por consiguiente, los resultados aquí obtenidos de *Philobrya* y *Limopsis* brindan nuevas evidencias sobre la escasa similitud a nivel infragenérico que existe entre las faunas actuales de Patagonia y Antártida. Estos resultados son coincidentes con los mencionados por otros autores para otros grupos de moluscos (Schrödl 1999; Zelaya 2005a) o incluso para otros grupos de invertebrados (Boschi y Gavio 2005; Doti *et al.* 2005; Moyano 2005; Ramos-Esplá *et al.* 2005; Soto Àngel y Peña Cantero 2017).

Cinco de la seis especies de *Philobrya* reconocidas para las costas Atlántica y Pacífica de Patagonia, Canal Beagle y/o Estrecho de Magallanes (*P. magellanica*, *P. multistriata*, *P. blakeana*, *P. brattstromi* y *P. alata*) se encuentran también presentes en Islas Malvinas y el Banco Burdwood. Un patrón similar de distribución se halló también en *L. marionensis*

jousseaumi. Estos resultados permiten ratificar la existencia de una considerable vinculación faunística entre estas áreas, hecho que resulta acorde con lo mencionado previamente por otros autores, tanto para otros grupos de moluscos (Zelaya 2005a; Linse *et al.* 2006) como así también para otros invertebrados (Soto Àngel y Peña Cantero 2017: Hydrozoa; Taverna *et al.* 2018: Ascidiacea). Este hecho permite considerar a todas estas áreas como una única unidad biogeográfica: la Provincia Magallánica. Sin embargo, dentro de esta Provincia se hallaron ciertas diferencias faunísticas entre los sectores Atlántico y Pacífico. Estos sectores comparten solo cuatro (*L. marionensis jousseaumi*, *P. magellanica*, *P. blakeana* y *P. brattstromi*) de los siete taxones mencionados para dicha Provincia. Los cuatro taxones compartidos se encuentran también en el Canal Beagle, representando este una vía de “continuidad” para esos rangos de distribución. Estos resultados son coincidentes con lo previamente mencionado por otros autores para otros grupos de moluscos (Carcelles y Williamson 1951; Soot-Ryen 1959; Stuardo 1964; Bernard *et al.* 1991; Schrödl 2003; Linse *et al.* 2006; Pérez y Ezcurra 2018).

Por su parte, los cinco taxones hallados en este estudio en la Antártida (*L. marionensis laeviuscula*, *L. marionensis* n. ssp., *P. sublaevis*, *P. wandelensis* y *P. olstadi*) se encuentran también presentes en las Islas Shetland del Sur; cuatro de ellos se hallaron además en Islas Orcadas del Sur (*L. marionensis* n. ssp., *P. sublaevis*, *P. wandelensis* y *P. olstadi*) e Islas Sandwich del Sur (*L. marionensis laeviuscula*, *L. marionensis* n. spp., *P. sublaevis* y *P. wandelensis*). Estos resultados brindan nueva evidencia sobre la existencia de considerables vinculaciones faunísticas entre la Antártida y los archipiélagos ubicados al sur y al este del Arco de Scotia, hecho que había sido previamente mencionado para otros moluscos (Zelaya 2005a; Fortes y Absalão 2011) y otros grupos de invertebrados (Moyano 2005: Bryozoa; Tatián *et al.* 2005: Ascidiacea; Munilla y Soler-Membrives 2009: Pycnogonida; Barboza *et al.* 2011: Echinodermata; Montiel *et al.* 2016: Polychaeta; Soto Àngel y Peña Cantero 2017: Hydrozoa); y que ha dado lugar a considerar a estas áreas dentro de la Región Antártica (Griffiths *et al.* 2009).

En los archipiélagos que conforman la rama norte del Arco de Scotia (Islas Georgias del Sur y Shag Rocks) se hallaron dos especies compartidas con la Antártida (*P. sublaevis* y *P. wandelensis*) y una especie compartida con Patagonia (*P. quadrata*). Estos resultados son coincidentes con los previamente mencionados para la fauna de gasterópodos (Schrödl 1999; Zelaya 2005b) e incluso otros grupos de invertebrados (Saiz-Salinas y Pagola-Carte 1999: Sipuncula; Ramos-Esplá *et al.* 2005: Ascidiacea; Tatián *et al.* 2005: Ascidiacea), y proporcionan nuevas evidencias sobre la existencia de una fauna “mixta”, con presencia de

algunas especies propias de Patagonia y otras especies propias de aguas antárticas coexistiendo en el área.

Las grandes profundidades que existen entre la Provincia Magallánica y la Región Antártica (que superan los 4.000 m) parecerían representar una efectiva barrera biogeográfica para los taxones considerados en este estudio. De hecho, todas las especies de *Philobrya* aquí consideradas se encuentran en profundidades menores de 1.000 m. De igual manera, todas las subespecies de *L. marionensis* reconocidas en este estudio fueron halladas por encima de los 800 m de profundidad; y los registros de “*Limopsis marionensis*” de aguas más profundas, han demostrado corresponder a especies diferentes (Brandt *et al.* 2007; Pág. 128 de la presente Tesis). La distinción entre las faunas magallánica y antártica se correlaciona también con la ubicación del FP y del FSCCA. De hecho, sólo una especie considerada en esta Tesis (*P. quadrata*) fue hallada a ambos lados de dichos frentes; y la oscilación temporal del FP y el FSCCA en el ámbito espacial de las Islas Georgias del Sur y Shag Rocks podría ser responsable de la coexistencia de especies magallánicas y antárticas en estos archipiélagos (Thorpe *et al.* 2002; Tatián *et al.* 2005; Kim y Orsi 2014).

Los registros más antiguos del género *Limopsis* en las altas latitudes del Hemisferio Sur corresponde a ejemplares de fines del Cretácico (66 Ma) hallados en la Península Antártica (Whittle *et al.* 2011). Entre el Oligoceno y el Mioceno el género *Limopsis* experimentó un fenómeno de diversificación en las aguas antárticas, el cual fue correlacionado con el aislamiento de las plataformas continentales acontecido luego de la fragmentación final de Gondwana. En este momento aparecen los primeros registros de *Limopsis* para América del Sur; y es aquí mismo cuando se considera que habrían aparecido las especies actuales (Whittle *et al.* 2011). En particular, materiales “similares” a *L. marionensis* son registrados desde principios del Mioceno (Dell y Fleming 1975; Whittle *et al.* 2011), aunque *L. marionensis* s.s. es documentada recién a partir del Plioceno, cuando Patagonia y la Antártida ya se encontraban separadas por grandes distancias y profundidades. Esto conlleva a inferir que la amplia distribución geográfica que presenta actualmente *L. marionensis* es el resultado de procesos dispersivos ocurridos en tiempos geológicos recientes. El modo de vida semi-infaunal de estas especie (Oliver 1981) induce a pensar que los juveniles y adultos no habrían tenido un rol preponderante en la dispersión de esta especie. Por el contrario, el modo de desarrollo indirecto, con presencia de larvas lecitotróficas (de acuerdo a Hain y Arnaud (1992)), sugiere que esta fase larval habría tenido un rol preponderante para la dispersión de esta especie. En este sentido, la oscilación temporal del FP, que habría tenido un

desplazamiento máximo de 7° de latitud hacia el norte respecto de su actual posición durante la últimas glaciaciones del Cuaternario (Kemp *et al.* (2010), parecería representar un escenario favorable para la dispersión hacia el norte de esta especie. En ese entonces, *L. marionensis* podría haber llegado a Patagonia, las Islas Príncipe Eduardo y las Islas Kerguelen. Sin embargo, una vez finalizados estos eventos glaciales, el FP habría regresado a su posición actual, restringiendo así la dispersión de larvas de esta especie entre distintas áreas del Océano Austral (*e.g.*, entre Patagonia y Antártida; y entre Islas Príncipe Eduardo y Antártida). Este hecho podría haber inducido el desarrollo de “poblaciones” aisladas, originando así las distintas subespecies (morfológicas) reconocidas como parte de esta Tesis. La escasa/nula diferenciación genética entre estas subespecies podría ser una consecuencia de lo reciente en que habrían transcurrido estos fenómenos. De hecho, ciertas evidencias moleculares (*e.g.*, diferencias en el marcador COI para *L. marionensis jousseaumi* y *L. marionensis laeviuscula*) inducen a pensar en la existencia de procesos incipientes de especiación. Durante las glaciaciones del Cuaternario la mayoría de los ambientes someros que rodean a la Antártida se perdieron por el avance de los hielos (Thatje *et al.* 2005; Allcock y Strugnell 2012; Dambach *et al.* 2012), y varias de las islas subantárticas pudieron haber actuado como “refugios” para los organismos antárticos que habitaban dichos ambientes (Fraser *et al.* 2012). Estos refugios a su vez, podrían haber funcionado como centros de especiación, generando algunas de las subespecies de *L. marionensis* aquí reconocidas (*L. marionensis marionensis* y *L. marionensis straminea*).

A diferencia de lo que sucede con las *Limopsis*, el registro fósil de *Philobrya* sugiere que se trata de un grupo mucho más reciente, que se habría originado en el Mioceno (23–5 Ma) (Tevesz 1977); y que aparece en la Antártida recién para el Pleistoceno (2,59–0,0117 Ma) (Egorova 2016), y en Patagonia recién a partir del Holoceno (10.000–4.000 años antes del presente) (Gordillo *et al.* 2005). Lo reciente de estos registros fósiles conlleva a inferir que la distribución geográfica actual de este grupo es también el resultado de procesos dispersivos ocurridos en tiempos geológicos recientes. Sin embargo, en este caso, todas las especies para las cuales se conoce su modo de reproducción presentan desarrollo directo (Howard 1953; Arnaud 1974; Tevesz 1977; Morton 1978). Esto mismo ha sido observado también como parte de la presente Tesis en la mayoría de las especies estudiadas. Por lo tanto, la ausencia de una fase larval de vida libre en los representantes de este grupo induce a pensar que los juveniles/adultos representarían la fase dispersiva. De hecho, ejemplares de *Philobrya* fueron hallados sobre frondes y grampones de macroalgas (Arnaud 1974; Tevesz 1977; Morton

1978; pers. obs.). La dispersión de juveniles/adultos asociados a algas parecería tener particular incidencia en el caso de *P. barbata*, una especie que como parte de este estudio es reconocida como presente en el Banco Burdwood (al sur del Océano Atlántico), las Islas Kerguelen (al sur del Océano Índico) y las Islas Macquarie (al sur del Océano Pacífico). Un patrón similar de distribución geográfica al de esta especie fue mencionado para otras especies que viven sobre algas (e.g., el bivalvo *Gaimardia trapesina* (Güller *et al.* 2020), los gasterópodos *Siphonaria lateralis* y *Siphonaria fuegiensis* (González-Wevar *et al.* 2018), el isópodo *Limnoria stephenseni*, el anfípodo *Parawaldeckia kidderi* (Nikula *et al.* 2010)); y en todos estos casos, los patrones de distribución geográfica de estas especies fueron explicados como consecuencia de la dispersión de juveniles/adultos asociados al rafting de las macroalgas (Helmuth *et al.* 1994; Nikula *et al.* 2010; Fraser *et al.* 2011; Cumming *et al.* 2014; Güller *et al.* 2020).

De lo anterior se desprende que las fases dispersivas de las especies de *Limopsis* y *Philobrya* parecerían ser diferentes (larvas en el primero de los casos vs. juveniles/adultos en el segundo caso). Independientemente de ello, la CCA habría tenido un rol fundamental en ambos casos, favoreciendo/determinando los fenómenos de dispersión que habrían resultado en los actuales patrones de distribución geográfica de estos dos grupos de bivalvos.



Lic. Matías R. Urcola



Dr. Diego G. Zelaya

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Absher T.M. y Feijó A.R. (1998) Morphology and ecology of bivalve molluscs from Admiralty Bay, King George Island, Antarctica. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 41: 437–446.
- Aldea C. y Troncoso J.S. (2008) Systematics and distribution of shelled molluscs (Gastropoda, Bivalvia and Scaphopoda) from the South Shetland Islands to the Bellingshausen Sea, West Antarctica. *Iberus*, 26: 43–117.
- Aldea C., Rosenfeld S. y Cárdenas J. (2011) Caracterización de la diversidad de moluscos bentónicos sublitorales en Isla Carlos III y áreas adyacentes, Estrecho de Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 39: 73–89.
- Allcock A.L. y Strugnell J.M. (2012) Southern Ocean diversity: new paradigms from molecular ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27: 520–528.
- Arnaud P.M. (1974) Invertébrés marins des XII^{ème} et XV^{ème} Expéditions Antarctiques Françaises en Terre Adélie. 13. Polyplacophores, Scaphopodes et Pélécypodes. *Téthys*, 5: 549–560.
- Arntz W.E., Thatje S., Gerdes D., Gili J.M., Gutt J., Jacob U., Montiel A., Orejas C. y Teixidó N. (2005) The Antarctic-Magellanic connection: macrobenthos ecology on the shelf and upper slope, a progress report. *Scientia Marina*, 69: 237–269.
- Aronson R.B., Thatje S., Clarke A., Peck L.S., Blake D.B., Wilga C.D. y Seibel B.A. (2007) Climate change and invasibility of the Antarctic benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 38: 129–154.
- Aronson R.B., Thatje S., McClintock J.B. y Hughes K.A. (2011) Anthropogenic impacts on marine ecosystems in Antarctica. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223: 82–107.
- Barboza C.A.M., Bendayan de Moura R., Monnerat Lanna A., Oackles O. y Campos L.S. (2011) Echinoderms as clues to Antarctic-South American connectivity. *Oecologia Australis*, 15: 86–110.
- Barker P.F. y Thomas E. (2004) Origin, signature and palaeoclimatic influence of the Antarctic Circumpolar Current. *Earth-Science Reviews*, 66: 143–162.

- Barker P.F., Filippelli G.M., Florindo F., Martin E.E. y Scher H.D. (2007) Onset and role of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep-Sea Research II*, 54: 2.388–2.398.
- Barnes D.K.A. y Fraser K.P.P (2003) Rafting by five phyla on man-made flotsam in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 262: 289–291.
- Barnich R., Fiege D., Micaletto G. y Gambi M.C. (2006) Redescription of *Harmothoe spinosa* Kinberg, 1856 (Polychaeta, Polynoidae) and related species from Subantarctic and Antarctic waters, with the erection of a new genus. *Journal of Natural History*, 40: 33–75.
- Barrett P.J. (1996) Antarctic palaeoenvironment through Cenozoic times - A review. *Terra Antartica*, 3: 103–119.
- Behrendt J.C. y Laudon T.S. (1964) Cretaceous fossils collected at Johnson Nunatak, Antarctica. *Science*, 143: 353–354.
- Bernard F. (1897) Études comparatives sur la coquille des lamellibranches. II. Les genres *Philobrya* et *Hochstetteria*. *Journal de Conchyliologie*, 45: 5–47.
- Bernard F. (1898) Recherches ontogéniques et morphologiques sur la coquille des Lamellibranches. *Annales des Sciences Naturelles*, 8: 1–208, 12 pls.
- Bernard F.R. (1983) Catalogue of the living Bivalvia of the Eastern Pacific Ocean: Bering Strait to Cape Horn. *Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61: 1–102.
- Bernard F.R., McKinnell S.M. y Jamieson G.S. (1991) Distribution and zoogeography of the Bivalvia of the Eastern Pacific Ocean. *Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences*, 112: 1–60.
- Bohoyo F., Larter R.D., Galindo-Zaldívar J., Leat P.T., Maldonado A., Tate A.J., Flexas M.M., Gowland E.J.M., Arndt J.E., Dorschel B., Kim Y.D., Hong J.K., López-Martínez J., Maestro A., Bermúdez O., Nitsche F.O., Livermore R.A. y Riley T.R. (2019) Morphological and geological features of Drake Passage, Antarctica, from a new digital bathymetric model. *Journal of Maps*, 15: 49–59.
- Böning C.W., Dispert A., Visbeck M., Rintoul S.R. y Schwarzkopf F.U. (2008) The response of the Antarctic Circumpolar Current to recent climate change. *Nature Geoscience*, 1: 864–869.

- Boschi E.E. y Gavio M.A. (2005) On the distribution of decapod crustaceans from the Magellan biogeographic province and the Antarctic region. *Scientia Marina*, 69: 195–200.
- Branch M.L., Arnaud P.M., Cantera J. y Gianakouras D. (1991) The benthic Mollusca and Brachiopoda of Subantarctic Marion and Prince Edward Islands: 1) Illustrated key to the species; 2) Records of the 1982–1989 University of Cape Town Surveys. *South African Journal of Antarctic Research*, 21: 45–64.
- Brandt A., Linse K. y Mühlenhardt-Siegel U. (1999) Biogeography of Crustacea and Mollusca of the Magellan and Antarctic region. *Scientia Marina*, 63: 383–389.
- Brandt A., De Broyer C., De Mesel I., Ellingsen K.E., Gooday A.J., Hilbig B., Linse K., Thomson M.R.A. y Tyler P.A. (2007) The biodiversity of the deep Southern Ocean benthos. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362: 39–66.
- Burne R.H. (1920) Mollusca. Parte 4. Anatomy of Pelecypoda. British Antarctic (“Terra Nova”) Expedition, 1910–1913. *Natural History Reports, Zoology*, 2: 233–256.
- Calvo J., Morriconi E. y Orler P.M. (1998) Estrategias reproductivas de moluscos bivalvos y equinoideos. *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*, 2: 195–231.
- Cano-Sánchez E. y López-González P.J. (2019) Two new species and new findings in the genus *Pallenopsis* (Pycnogonida: Pallenopsidae) with an updated identification key to Antarctic and Sub-Antarctic species. *Zootaxa*, 4585: 517–530.
- Carcelles A. (1950) Catálogo de los moluscos marinos de la Patagonia. *Anales del Museo Nahuel Huapí*, 2: 41–100.
- Carcelles A. (1953) Catálogo de la malacofauna Antártica Argentina. *Anales del Museo Nahuel Huapí*, 3: 155–250.
- Carcelles A. y Williamson S.L. (1951) Catálogo de los moluscos marinos de la Provincia Magallánica. *Revista del Instituto Nacional de Investigaciones de las Ciencias Naturales, Zoología*, 2: 225–383.
- Cárdenas J., Aldea C. y Valdovinos C. (2008) Chilean marine Mollusca of northern Patagonia collected during the Cimar-10 Fjords cruise. *Gayana*, 72: 202–240.

- Cárdenas L., Leclerc J.C., Bruning P., Garrido I., Détrée C., Figueroa A., Astorga M., Navarro J.M., Johnson L.E., Carlton J.T. y Pardo L. (2020) First mussel settlement observed in Antarctica reveals the potential for future invasions. *Scientific Reports*, 10: 5.552.
- Carpenter P.P. (1864) Diagnoses of new forms of molluscs collected at Cape St. Lucas by Mr. Xantus. *The Annals and Magazine of Natural History*, 13: 311–315.
- Castellanos Z.J.A de (1960) *Una microcomunidad antártica*. Contribución del Instituto Antártico Argentino N° 50, Buenos Aires, 11 pp.
- Choe B.L., Lee J.R., Ahn I.Y. y Chung H. (1994) Preliminary study of malacofauna of Maxwell Bay, South Shetland Islands, Antarctica. *Korean Journal of Polar Research*, 5: 15–28.
- Clarke A. y Crame J.A. (1989) The origin of the Southern Ocean marine fauna. En: Crame J.A. (Ed.). *Origins and evolution of the Antarctic biota*; Special Publication 47. Geological Society, London, pp. 253–268.
- Clarke A., Barnes D.K.A. y Hodgson D.A. (2005) How isolated is Antarctica? *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 1–3.
- Clarke A., Griffiths H.J., Linse K., Barnes D.K.A. y Crame J.A. (2007) How well do we know the Antarctic marine fauna? A preliminary study of macroecological and biogeographical patterns in Southern Ocean gastropod and bivalve molluscs. *Diversity and Distributions*, 13: 620–632.
- Clasing M. (1918) Die Anatomie von *Stempellaria magellanica* und das buccale Nervensystem von *Margaritifera vulgaris* Schum. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster*, 1: 22–26.
- Coan E.V. y Valentich-Scott P. (2012) *Bivalve seashells of tropical west America. Marine bivalve mollusks from Baja California to northern Perú*, Parte 1. Santa Barbara Museum of Natural History.
- Coxall H.K., Wilson P.A., Pälike H., Lear C.H. y Backman J. (2005) Rapid stepwise onset of Antarctic glaciation and deeper calcite compensation in the Pacific Ocean. *Nature*, 433: 53–57.

- Crame J.A. (1987) Late Mesozoic bivalve biogeography of Antarctica. En: McKenzie (Ed.). *Gondwana Six: stratigraphy, sedimentology, and paleontology*; AGU Geophysical Monograph 41. American Geophysical Union, Washington D.C., pp. 93–102.
- Crame J.A. (1999) An evolutionary perspective on marine faunal connections between southernmost South America and Antarctica. *Scientia Marina*, 63: 1–14.
- Cumming R.A., Nikula R., Spencer H. y Waters J.M. (2014) Transoceanic genetic similarities of kelp-associated sea slug populations: long-distance dispersal via rafting? *Journal of Biogeography*, 41: 2.357–2.370.
- Dall W.H. (1895) Diagnoses of new species of mollusks from the western coast of America. *Proceedings of the United States National Museum*, 18: 7–20.
- Dall W.H. (1902) Illustrations and descriptions of new, unfigured, or imperfectly known shells, chiefly American, in the U.S. National Museum. *Proceedings of the United States National Museum*, 24: 499–566.
- Dambach J., Thatje S., Rödder D. y Basher Z. (2012) Effects of late-Cenozoic glaciation on habitat availability in Antarctic benthic shrimp (Crustacea: Decapoda: Caridea). *PLoS ONE*, 7: e46283.
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R. y Posada D. (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9: 772.
- Dell R.K. (1964) Antarctic and sub-Antarctic Mollusca: Amphineura, Scaphopoda and Bivalvia. *Discovery Reports*, 33: 93–250.
- Dell R.K. (1972a) Antarctic benthos. *Advances in Marine Biology*, 10: 1–216.
- Dell R.K. (1972b) Some Mollusca from the vicinity of Mawson Base, Antarctica, resulting from ANARE collections. *Records of the Dominion Museum*, 8: 1–7.
- Dell R.K. (1990) Antarctic Mollusca with special reference to the fauna of the Ross Sea. *Bulletin the Royal Society of New Zealand*, 27: 1–311.

- Dell R.K. y Fleming C.A. (1975) Oligocene-Miocene bivalve Mollusca and other macrofossils from Sites 270 and 272 (Ross Sea), DSDP, Leg 8. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 28: 693–703.
- Díaz A., Féral J.P., David B., Saucède T. y Poulin E. (2011) Evolutionary pathways among shallow and deep-sea echinoids of the genus *Sterechinus* in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research II*, 58: 205–211.
- Domaneschi O., da Silva J.R.M.C, Porto Neto L.R. y Dias Passos F. (2002) New perspectives on the dispersal mechanisms of the Antarctic brooding bivalve *Mysella charcoti* (Lamy, 1906). *Polar Biology*, 25: 538–541.
- Donohue K.A., Tracey K.L., Watts D.R., Chidichimo M.P. y Chereskin T.K. (2016) Mean Antarctic Circumpolar Current transport measured in Drake Passage. *Geophysical Research Letters*, 43: 11.760–11.767.
- Doti B.L., Roccatagliata D. y Zelaya D.G. (2005) The shallow-water Asellota (Crustacea: Isopoda) from the Beagle Channel: Preliminary taxonomic and zoogeographical results. *Scientia Marina*, 69: 159–166.
- Downey R.V., Griffiths H.J., Linse K. y Janussen D. (2012) Diversity and distribution patterns in high southern latitude sponges. *PLoS ONE*, 7: e41672.
- Egorova E.N. (1982) Biological results of the Soviet Antarctic Expeditions 7. Molluscs of the Davis Sea (East Antarctica). *Explorations of the Fauna of the Seas*, 26: 1–143.
- Egorova E.N. (2000). Mollusca: Gastropods and Bivalves. En: Gutt J., Sirenko B.I., Arntz W.E., Smirnov I.S., De Broyer C. (Eds.). *Biodiversity of the Weddell Sea: macrozoobenthic species (demersal fish included) sampled during the expedition ANT XIII/3 (EASIZ I) with RV "Polarstern"*. *Berichte zur Polarforschung*, 372: 1–103.
- Egorova E.N. (2016) Fossils bivalves in marine sediments of Vestfold Hills in Eastern Antarctica. *Biology Bulletin*, 43: 619–627.
- Engl W. (2012) *Shells of Antarctica*. ConchBooks, Hackenheim.
- Figuerola B., Gordon D.P., Polonio V., Cristobo J. y Avila C. (2014) Cheilostome bryozoan diversity from the southwest Atlantic region: is Antarctica really isolated? *Journal of Sea Research*, 85: 1–17.

- Finlay H.J. (1926) A further commentary on New Zealand molluscan systematics. *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand*, 57: 320–485.
- Fitzgerald P. (2002) Tectonics and landscape evolution of Antarctic plate since the breakup of Gondwana, with an emphasis on the West Antarctic rift system and the transantarctic mountains. *Royal Society of New Zealand Bulletin*, 35: 453–469.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R. y Vrijenhoek R. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3: 294–299.
- Forcelli O. D. (2000) *Moluscos Magallánicos*. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires.
- Fortes R.R. y Absalão R.S. (2011) Biogeography and connectivity between Western South American and Antarctic marine molluscs. *Oecologia Australis*, 15: 111–123.
- Fraser C.I., Nikula R. y Waters J.M. (2011) Oceanic rafting by a coastal community. *Proceedings of the Royal Society B*, 278: 649–655.
- Fraser C.I., Nikula R., Ruzzante D.E. y Waters J.M. (2012) Poleward bound: biological impacts of Southern Hemisphere glaciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 27: 462–471.
- Gelfo J.N., Reguero M.A., López G.M., Carlini A.A., Ciancio M.R., Chornogubsky L., Bond M., Goin F.J. y Tejedor M. (2009) Eocene mammals and continental strata from Patagonia and Antarctic Peninsula. *Museum of Northern Arizona Bulletin*, 65: 567–592.
- Gerdes D. y Montiel A. (1999) Distribution patterns of macrozoobenthos: A comparison between the Magellan region and the Weddell Sea (Antarctica). *Scientia Marina*, 63: 149–154.
- Glorioso P.D., Piola A.R. y Leben R.R. (2005) Mesoscale eddies in the Subantarctic Front - Southwest Atlantic. *Scientia Marina*, 69: 7–15.
- González-Wevar C.A., Díaz A., Gérard K., Cañete J.I. y Poulin E. (2012) Divergence time estimations and contrasting patterns of genetic diversity between Antarctic and southern South America benthic invertebrates. *Revista Chilena de Historia Natural*, 85: 445–456.

- González-Wevar C.A., Hüne M., Rosenfeld S., Saucède T., Férald J.P., Mansilla A. y Poulin E. (2016) Patterns of genetic diversity and structure in Antarctic and sub-Antarctic *Nacella* (Patellogastropoda: Nacellidae) species. *Biodiversity*, 17: 46–55.
- González-Wevar C.A., Segovia N.I., Rosenfeld S., Ojeda J., Hüne M., Naretto J., Saucède T., Brickle P., Morley S.A., Férald J.P., Spencer H.G. y Poulin E. (2018) Unexpected absence of island endemics: long-distance dispersal in sub-Antarctic *Siphonaria* (Gastropoda: Ethyneura) species. *Journal of Biogeography*, 45: 874–884.
- González-Wevar C.A., Gérard K., Rosenfeld S., Saucède T., Naretto J., Díaz A., Morley S.A., Brickle P. y Poulin E. (2019) Cryptic speciation in Southern Ocean *Aequiyoldia eightsii* (Jay, 1839): Mio-Pliocene *trans*-Drake Passage separation and diversification. *Progress in Oceanography*, 174: 44–54.
- Gordillo S., Coronato A.M.J. y Rabassa J.O. (2005) Quaternary molluscan faunas from the island of Tierra del Fuego after the Last Glacial Maximum. *Scientia Marina*, 69: 337–348.
- Graham R.M. y De Boer A.M. (2013) The dynamical Subtropical Front. *Journal of Geophysical Research*, 118: 5.676–5.685.
- Griffiths H.J., Barnes D.K.A. y Linse K. (2009) Towards a generalized biogeography of the Southern Ocean benthos. *Journal of Biogeography*, 36: 162–177.
- Güller M., Puccinelli E. y Zelaya D.G. (2020) The Antarctic Circumpolar Current as a dispersive agent in the Southern Ocean: evidence from bivalves. *Marine Biology*, 167: 143.
- Hain S. (1990) Die beschalten benthischen Mollusken (Gastropoda und Bivalvia) des Weddelmeeres, Antarktis. *Berichte zur Polar- und Meeresforschung*, 70: 1–181.
- Hain S. y Arnaud P.M. (1992) Notes on the reproduction of high-Antarctic mollusks from the Weddell Sea. *Polar Biology*, 12: 303–312
- Harley S.L., Fitzsimons I.C.W. y Zhao Y. (2013) Antarctica and supercontinent evolution: historical perspectives, recent advances and unresolved issues. En: Harley S.L., Fitzsimons I.C.W. y Zhao Y. (Eds.). *Antarctica and Supercontinent Evolution*; Special Publications, 383. Geological Society, London, pp. 1–34.

- Havermans C., Nagy Z.T., Sonet G., De Broyer C. y Martin P (2011) DNA barcoding reveals new insights into diversity of Antarctic species of *Orchomene sensu lato* (Crustacea: Amphipoda: Lysianassoidea). *Deep-Sea Research II*, 58: 230–241.
- Hedgpeth J.W. (1969) Introduction to Antarctic zoogeography. En: Distribution of selected groups of marine invertebrates in waters south of 35° S latitude. *Antarctic Map Folio Series*, 11: 1–9.
- Hedley C. (1916) Mollusca. Australasian Antarctic Expedition 1911–1914. *Scientific Reports*, Series C, Zoology and Botany, 4: 3–80.
- Helmuth B., Veit R.R. y Holberton R. (1994) Long-distance dispersal of a subantarctic brooding bivalve (*Gaimardia trapesina*) by kelp-rafting. *Marine Biology*, 120: 421–426.
- Herdman W.A. (1882). Report on the Tunicata collected during the voyage of H.M.S. “Challenger” during the years 1873–1876. Part. I. Ascidiæ simplices. *Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. “Challenger” during the years 1873–76 Zool.*, 6: 1–296.
- Hill D.J., Haywood A.M., Valdes P.J., Francis J.E., Lunt D.J., Wade B.S. y Bowman V.C. (2013) Paleogeographic controls on the onset of the Antarctic circumpolar current. *Geophysical Research Letters*, 40: 1–6.
- Holland D.M. (2001) Explaining the Weddell Polynya - a large ocean eddy shed at Maud Rise. *Science*, 292: 1.697–1.700.
- Howard A.D. (1953) Some viviparous pelecypod molluscs. *The Wasmann Journal of Biology*, 11: 233–240.
- Huber M. (2010) *Compendium of bivalves*. ConchBooks, Hackenheim.
- Hunter R.L. y Halanych K.M. (2008) Evaluating connectivity in the brooding brittle star *Astrota agassizii* across the Drake Passage in the Southern Ocean. *Journal of Heredity*, 99: 137–148.
- Ituarte C. (2009) Unusual modes of oogenesis and brooding in bivalves: the case of *Gaimardia trapesina* (Mollusca: Gaimardiidae). *Invertebrate Biology*, 128: 243–251.
- Ivany L.C., Simaëys S.V., Domack E.W. y Samson S.D. (2006) Evidence for an earliest Oligocene ice sheet on the Antarctic Peninsula. *Geology*, 34: 377–380.

- Jackson J.A., Linse K., Whittle R., Griffiths H.J. (2015) The evolutionary origins of the Southern Ocean philobryid bivalves: Hidden biodiversity, ancient persistence. *PLoS ONE*, 10: e0121198.
- Janosik A.M., Mahon A.R. y Halanych K.M. (2011) Evolutionary history of Southern Ocean *Odontaster* sea star species (Odontasteridae; Asteroidea). *Polar Biology*, 34: 575–586.
- Jeffreys J.G. (1876) New and peculiar Mollusca of the *Pecten*, *Mytilus* and *Arca* families, procured in the Valorous expedition. *Annals and Magazine of Natural History* 18: 424–436.
- Kemp A.E.S., Grigorov I., Pearce R.B. y Naveira Garabato A.C. (2010) Migration of the Antarctic Polar Front through the mid-Pleistocene transition: evidence and climatic implications. *Quaternary Science Reviews*, 29: 1.993–2.009.
- Kennett J.P. (1977) Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the circum-Antarctic Ocean, and their impact on global paleoceanography. *Journal of Geophysical Research*, 82: 3.843–3.860.
- Kennett J.P. y Barker P.F. (1990) Latest Cretaceous to Cenozoic climate and oceanographic developments in the Weddell Sea, Antarctica: An ocean-drilling perspective. En: Barker P.F., Kennett J.P., *et al.* (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program; Scientific Results 113*. Ocean Drilling Program, College Station, Texas, pp. 937–960.
- Kennett J.P. y Exon N.F. (2004) Paleoceanographic evolution of the Tasmanian Seaway and its climatic implications. *Geophysical Monograph Series*, 151: 345–367.
- Kim Y.S. y Orsi A.H. (2014) On the variability of Antarctic circumpolar current fronts inferred from 1992–2011 altimetry. *Journal of Physical Oceanography*, 44: 3.054–3.071.
- Klinck J. y Nowlin W.D. (2001) Antarctic Circumpolar Current. En: Turekian K.K., Steele J. y Thorpe A. (Eds.). *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Academic Press, Oxford, pp. 151–159.
- Knox G. A. (1960) Littoral ecology and biogeography of the southern oceans. *Proceedings of the Royal Society B*, 152: 577–624.
- Knudsen J. (1970) The systematics and biology of abyssal and hadal Bivalvia. *Galathea Report*, 11: 1–240.

Kobelt W. (1881) *Illustriertes Conchylienbuch*, Volumen 2. Verlag von Bauer & Raspe, Nürnberg.

Kott P. (1969) Ascidiacea. En: Distribution of selected groups of marine invertebrates in waters south of 35° S latitude. *Antarctic Map Folio Series*, 11: 43–44.

Krabbe K., Leese F., Mayer C., Tollrian R. y Held C. (2010) Cryptic mitochondrial lineages in the widespread pygogonid *Colossendeis megalonix* Hoek, 1881 from Antarctic and Subantarctic waters. *Polar Biology*, 33: 281–292.

Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C. y Tamura K. (2018) MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35: 1.547–1.549.

Kvasov D.D. y Verbitsky M.Ya. (1981) Causes of Antarctic glaciation in the Cenozoic. *Quaternary Research*, 15: 1–17.

Lamy E. (1906a) Lamellibranches recueillis par l'Expédition Antarctique Française du Dr. Charcot. *Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle*, 12: 44–52.

Lamy E. (1906b) Gastropodes prosobranches et pélécy-podes. *Expédition Antarctique Française (1903–1905) Comandée par le Dr. Jean Charcot, Sciences Naturelles: Documents Scientifiques*, Masson et Cie, Paris, 20 pp, 1 pl.

Lamy E. (1908) Description d'un lamellibranche nouveau des îles Malouines. *Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle*, 14: 128–129.

Lamy E. (1912) Révision des *Limopsis* vivants du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. *Journal de Conchyliologie*, 60: 108–137.

Lamy E. (1936) Révision des Mytilidae vivants du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. *Journal de Conchyliologie*, 80: 66–102.

Lamy F., Arz H.W., Kilian R., Lange C.B., Lembke-Jene L., Wengler M., Kaiser J., Baeza-Urrea O., Hall I.R., Harada N. y Tiedemann R. (2015) Glacial reduction and millennial-scale variations in Drake Passage throughflow. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 13.496–13.501.

- Lau S.C.Y., Grange L.J., Peck L.S. y Reed A.J. (2018) The reproductive ecology of the Antarctic bivalve *Aequiyoldia eightsii* (Protobranchia: Sareptidae) follows neither Antarctic nor taxonomic patterns. *Polar Biology*, 41: 1.693–1.706.
- Lawver L.A., Gahagan L.M. y Coffin M.F. (1992) The development of paleoseaways around Antarctica. En: Kennett J.P. y Warnke D.A. (Eds.). *The Antarctic paleoenvironment: a perspective on global change (parte 1)*; AGU Geophysical Monograph, 56. American Geophysical Union, Washington DC, pp. 7–30.
- Lawver L.A. y Gahagan L.M. (2003) Evolution of Cenozoic seaways in the circum-Antarctic region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 198: 11–37.
- Lee J.E. y Chown S.L. (2007) *Mytilus* on the move: transport of an invasive bivalve to the Antarctic. *Marine Ecology Progress Series*, 339: 307–310.
- Leese F., Agrawal S. y Held C. (2010) Long-distance island hopping without dispersal stages: transportation across major zoogeographic barriers in a Southern Ocean isopod. *Naturwissenschaften*, 97: 583–594.
- Leppe M., Mihoc M., Varela N., Stinnesbeck W., Mansilla H., Bierma H., Cisterna K., Frey E. y Jujihara T. (2012) Evolution of the Austral-Antarctic flora during the Cretaceous: New insights from a paleobiogeographic perspective. *Revista Chilena de Historia Natural*, 85: 369–392.
- Linse K. (1999) Mollusca of the Magellan region. A checklist of the species and their distribution. *Scientia Marina*, 63: 399–407.
- Linse K. (2002) The shelled Magellanic Mollusca: with special reference to biogeographic relations in the Southern Ocean. *Theses Zoologicae*, 34: 1–251.
- Linse K. (2004) Scotia Arc deep-water bivalves: composition, distribution and relationship to the Antarctic shelf fauna. *Deep-Sea Research II*, 51: 1.827–1.837.
- Linse K. (2006) New records of shelled marine mollusks at Bouvet Island and preliminary assessment of their biogeographic affinities. *Polar Biology*, 29: 120–127.
- Linse K. (2014) Bivalvia. En: De Broyer C., Koubbi P., Griffiths H.J., Raymond B., d’Udekem d’Acoz C., *et al.*, (Eds.). *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*, Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, pp. 126–128.

- Linse K., Griffiths H.J., Barnes D.K.A. y Clarke A. (2006) Biodiversity and biogeography of Antarctic and sub-Antarctic Mollusca. *Deep-Sea Research II*, 53: 985–1.008.
- Littlewood D.T.J. (1994). Molecular phylogenetics of cupped oysters based on partial 28S rRNA gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 3: 221–229.
- Livermore R., Nankivell A., Eagles G. y Morris, P. (2005) Paleogene opening of Drake Passage. *Earth and Planetary Science Letters*, 236: 459–470.
- Lyle M., Gibbs S., Moore T.C. y Rea D.K. (2007) Late Oligocene initiation of the Antarctic Circumpolar Current: Evidence from the South Pacific. *Geology*, 35: 691–694.
- Mackensen A. (2004) Changing Southern Ocean palaeocirculation and effects on global climate. *Antarctic Science*, 16: 369–386.
- Malchus N. (2006) Amended description of the arcoid bivalve *Philobrya brattstromi* Soot-Ryen, 1957, from Chile. *The Nautilus*, 120: 8–14.
- Malchus N. y Warén A. (2005) Shell and hinge morphology of juvenile *Limopsis* (Bivalvia: Arcoida) - implications for limopsid evolution. *Marine Biology Research*, 1: 350–364.
- Malchus N. y Sartori A.F. (2013) The early shell: ontogeny, features, and evolution. Parte N, Revisada, Volumen 1, Capítulo 4. *Treatise Online 61*. The University of Kansas, Paleontological Institute, Kansas, pp. 1–114.
- Martens E. von y Pfeffer G. (1886) Die Mollusken von Süd-Georgien nach der Ausbeute der Deutschen Station 1882–83. *Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten*, 3: 63–135, pl. 1–4.
- Melvill J.C. y Standen R. (1907) The marine Mollusca of the Scottish National Antarctic Expedition. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 46: 119–157, 1 pl.
- Melvill J.C. y Standen R. (1912) The marine Mollusca of the Scottish National Antarctic Expedition. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 48: 333–366, 1 pl.
- Melvill J.C. y Standen R. (1914) Notes on Mollusca collected in the north-west Falklands by Mr. Rupert Valentine F.L.S., with descriptions of six new species. *Annals and Magazine of Natural History*, 13: 110–136, pl. 7.

- Merritt T.J.S., Shi L., Chase M.C., Rex M.A., Etter R.J. y Quattro J.M. (1998) Universal cytochrome b primers facilitate intraspecific studies in molluscan taxa. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 7: 7–11.
- Montiel A. (2005) Biodiversity, zoogeography and ecology of polychaetes from the Magellan region and adjacent areas. *Berichte zur Polar- und Meeresforschung*, 505: 1–112.
- Montiel A., Quiroga E., Gerdes D. y Ebbe B. (2016) Polychaete diversity in the Scotia Arc benthic realm: Are polychaetes tracers for faunal exchange? *Polar Biology*, 39: 1.233–1.244.
- Moore K.J., Abbott M.R. y Richman J.G. (1999) Location and dynamics of the Antarctic Polar Front from satellite sea surface temperature data. *Journal of Geophysical Research*, 104: 3.059–3.073.
- Moore J.M., Carvajal J.I., Rouse G.W. y Wilson N.G. (2018) The Antarctic Circumpolar Current isolates and connects: Structured circumpolarity in the sea star *Glabraster antarctica*. *Ecology and Evolution*, 8: 10.621–10.633.
- Moreau C., Linse K., Griffiths H., Barnes D., Kaiser S., Glover A., Sands C., Strugnell J., Enderlein P. y Geissler P. (2013) Amundsen Sea Mollusca from the BIOPEARL II expedition. *Zookeys*, 294: 1–8.
- Mörs T., Reguero M. y Vasilyan D. (2020) First fossil frog from Antarctica: implications for Eocene high latitude climate conditions and Gondwanan cosmopolitanism of Australobatrachia. *Scientific Reports*, 10: 5.051.
- Morton B. (1978) The biology and functional morphology of *Philobrya munita* (Bivalvia: Philobryidae). *Journal of Zoology*, 185: 173–196.
- Moyano H.I. (1999) Magellan Bryozoa: a review of the diversity and of the sub-Antarctic and Antarctic zoogeographical links. *Scientia Marina*, 63: 219–226.
- Moyano H.I. (2005) Scotia Arc bryozoans from the LAMPOS expedition: a narrow bridge between two different faunas. *Scientia Marina*, 69: 103–112.
- Mühlenhardt-Siegel U. (1989) Antarktische Bivalvia der Reisen des FS “Polarstern” und des FFS “Walther Herwig” aus den Jahren 1984 bis 1986. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, 86: 153–178.

- Mundl A., Ntaflos T., Ackerman L., Bizimis M., Bjerg E.A. y Hauzenberger C.A (2015). Mesoproterozoic and Paleoproterozoic subcontinental lithospheric mantle domains beneath southern Patagonia: Isotopic evidence for its connection to Africa and Antarctica. *Geology*, 43: 39–42.
- Munilla T. y Soler-Membrives A. (2009) Check-list of the pycnogonids from Antarctic and sub-Antarctic waters: zoogeographic implications. *Antarctic Science*, 21: 99–111.
- Narchi W., Domaneschi O. y Dias Passos F. (2002) Bivalves Antárticos e Subantárticos coletados durante as Expedições Científicas Brasileiras à Antártica I a IX (1982–1991). *Revista Brasileira de Zoologia* 19: 645–675.
- Narvarte M. y Kroeck M. (2002) Intraspecific variation in the reproductive cycle of the tehuelche scallop *Aequipecten tehuelchus* (Pelecypoda, Pectinidae), in San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. *Journal of Shellfish Research*, 21: 571–576.
- Nicol D. (1966) Descriptions, ecology, and geographic distribution of some Antarctic pelecypods. *Bulletins of American Paleontology*, 51: 1–102.
- Nielsen S.N. y Salazar C. (2011) *Eutrephoceras subplicatum* (Steinmann, 1895) is a junior synonym of *Eutrephoceras dorbignyanum* (Forbes in Darwin, 1846) (Cephalopoda, Nautiloidea) from the Maastrichtian Quiriquina Formation of Chile. *Cretaceous Research*, 32: 833–840.
- Nikula R., Fraser C.I., Spencer H.G. y Waters J.M. (2010) Circumpolar dispersal by rafting in two subantarctic kelp-dwelling crustaceans. *Marine Ecology Progress Series*, 405: 221–230.
- Ó Foighil D. (1989) Planktotrophic larval development is associated with a restricted geographic range in *Lasaea*, a genus of brooding, hermaphroditic bivalves. *Marine Biology*, 103: 349–358.
- Ó Foighil D., Marshall B.A., Hilbish T.J. y Pino M.A. (1999) Trans-Pacific range extension by rafting is inferred for the flat oyster *Ostrea chilensis*. *Biological Bulletin*, 196: 122–126.
- Okutani T. (1986) A note on Antarctic benthic mollusks collected with a beam-trawl from Breid Bay by the 25th Japanese Antarctic Research Expedition. *Memoirs of the National Institute of Polar Research*, Special Issue, 40: 277–287.

Oliver P.G. (1981) The functional morphology and evolution of Recent Limopsidae (Bivalvia, Arcoidea). *Malacologia*, 21: 61–93.

Oliver P.G. y Allen J.A. (1980) The functional and adaptive morphology of deep-sea species of the family Limopsidae (Bivalvia: Arcoidea) from the Atlantic. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 291: 77–125.

O’Loughlin P.M. y Ahearn C. (2008) Antarctic and Sub-Antarctic species of *Psolidium* Ludwig (Echinodermata: Holothuroidea: Psolidae). *Memoirs of Museum Victoria*, 65: 23–42.

Orsi A.H., Whitworth III T. y Nowlin Jr. W.D. (1995) On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current, *Deep Sea Research, Part I*, 42: 641–673.

Ohshima K.I., Fukamachi Y., Williams G.D., Nihashi S., Roquet F., Kitade Y., Tamura T., Hirano D., Herraiz-Borreguero L., Field I., Hindell M., Aoki S. y Wakatsuchi M. (2013) Antarctic Bottom Water production by intense sea-ice formation in the Cape Darnley polynya. *Nature Geoscience*, 6: 235–240.

Osorio C. y Reid D.G. (2004) Moluscos marinos intermareales y submareales entre la Boca del Guafo y el estero Elefantes, sur de Chile. *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, 32: 71–89.

Osorno-Arango A. y Cantera-Kintz J. (2021) Moluscos bentónicos recolectados en la Antártida occidental durante las expediciones “Caldas”, “Almirante Padilla” y “Almirante Campos” en los veranos australes de 2014–2015, 2016–2017 y 2018–2019. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 50: 187–212.

Pagani M., Huber M., Liu Z., Bohaty S.M., Henderiks J., Sijp W., Krishnan S. y DeConto R.M. (2011) The role of carbon dioxide during the onset of Antarctic glaciation. *Science*, 334: 1.261–1.264.

Palumbi S.R. (1996) Nucleic acids II: the polymerase chain reaction. En: Hillis D.M., Moritz C. y Mable B.K. (Eds.). *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 205–247.

Panti C., Pujana R.P., Zamaloa M.C. y Romero E.J. (2012) Araucariaceae macrofossil record from South America and Antarctica. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 36: 1–22.

- Pardo P.C., Perez F.F., Velo A. y Gilcoto M. (2012) Water masses distribution in the Southern Ocean: improvement of an extended OMP (eOMP) analysis. *Progress in Oceanography*, 103: 92–105.
- Patarnello T., Bargelloni L., Varotto N. y Battaglia B. (1996) Krill evolution and the Antarctic Ocean currents: evidences of vicariant speciation as inferred by molecular data. *Marine Biology*, 126: 603–608.
- Pearse J., McClintock J.B. y Bosch I. (1991) Reproduction of Antarctic benthic marine invertebrates: tempos, modes and timing. *American Zoologist*, 31: 65–80.
- Pelseneer P. (1903) Zoologie: Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches). En: *Resultats du Voyage du S.Y. "Belgica" Expedition Antarctique Belge 1897–1899*. Imprimerie J. E. Buchmann, Anvers, pp. 1–85.
- Peña Cantero A.L. (2020) Species of *Acryptolaria* Norman, 1875 (Cnidaria: Hydrozoa) collected by US Antarctic and sub-Antarctic expeditions. *Zootaxa*, 4767: 277–294.
- Pérez D.E. y Ezcurra M.D. (2018) Quantitative palaeobiogeographical analysis of South American Neogene Chioninae (Bivalvia: Veneridae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 495: 278–283.
- Pérez-Díaz L. y Eagles G. (2014) Constraining South Atlantic growth with seafloor spreading data. *Tectonics*, 33: 1.848–1.873.
- Philippi R. (1868) Conchylia nova potissimum magellanica. *Malakozoologische Blatter*, 15: 222–226.
- Poulin E., González-Wevar C.A., Díaz A., Gérard K. y Hüne M. (2014) Divergence between Antarctic and South American marine invertebrates: What molecular biology tells us about Scotia Arc geodynamics and the intensification of the Antarctic Circumpolar Current. *Global and Planetary Change*, 123: 392–399.
- Powell A.W.B. (1958) Mollusca of the Kermadec Islands. Parte 1. *Records of the Auckland Institute and Museum*, 5: 65–85, 3 pls.
- Powell A.W.B. (1960) Antarctic and Subantarctic Mollusca. *Records of the Auckland Institute and Museum*, 5: 117–193.

- Powell A.W.B. (1965) Mollusca of Antarctic and Subantarctic seas. En: van Miegheem J. y van Oye P. (Eds.). *Biogeography and ecology in Antarctica*. Junk, The Hague, pp. 333–380.
- Powell A.W.B. (1979) *New Zealand Mollusca: marine, land and freshwater shells*. Collins, Auckland.
- Puccinelli E., von der Meden C.E.O., MacQuaid C.D. y Ansorge I.J. (2018) Biological characteristics of the rafting bivalve *Gaimardia trapesina* in the Southern Ocean. *Marine Biology*, 165: 172.
- Ramorino L.M. (1968) Pelecypoda del fondo de la Bahía de Valparaíso. *Revista de Biología Marina*, 13: 176–285.
- Ramos V.A. y Naipauer M. (2014) Patagonia: where does it come from? *Journal of Iberian Geology*, 40: 367–379.
- Ramos-Esplá A.A., Cárcel J.A. y Varela M. (2005) Zoogeographical relationships of the littoral ascidiofauna around the Antarctic Peninsula, in the Scotia Arc and in the Magellan region. *Scientia Marina*, 69: 215–223.
- Rintoul S.R. (2000) Southern Ocean currents and climate. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 133: 41–50.
- Rintoul S.R. y da Silva C.E. (2019) Antarctic Circumpolar Current. En: Cochran J.K., Bokuniewicz H. y Yager P. (Eds.). *Encyclopedia of Ocean Sciences* (Third Edition). Academic Press, Oxford, pp. 248–261.
- Ríos C., Mutschke E. y Morrison E. (2003) Biodiversidad bentónica sublitoral en el estrecho de Magallanes, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 38: 1–12.
- Ronquist F., Teslenko M., Van der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A. y Huelsenbeck J.P. (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61: 539–542.
- Rosenfeld S., Aldea C., Ojeda J., Marambio J., Hüne M., Troncoso J.S. y Mansilla A. (2017) Molluscan assemblages associated with *Gigartina* beds in the Strait of Magellan and the South Shetland Islands (Antarctica): a comparison of composition and abundance. *Polar Research*, 36: 1297915.

- Rozadilla S., Agnolin F.L., Novas F.E., Aranciaga Rolando A.M., Motta M.J., Lirio J.M. y Isasi M.P. (2015) A new ornithopod (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Antarctica and its palaeobiogeographical implications. *Cretaceous Research*, 57: 311–324.
- Saiz-Salinas J.I. y Pagola-Carte S. (1999) Sipuncula of the Magellan area compared with adjacent regions of Antarctica. *Scientia Marina*, 63: 227–232.
- Sands C.J., O’Hara T.D., Barnes D.K.A. y Martín-Ledo R. (2015) Against the flow: evidence of multiple recent invasions of warmer continental shelf waters by a Southern Ocean brittle star. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3: 63.
- Scher H.D., Whittaker J.M., Williams S.E., Latimer J.C., Kordesch W.E.C. y Delaney M.L. (2015) Onset of Antarctic Circumpolar Current 30 million years ago as Tasmanian Gateway aligned with westerlies. *Nature*, 523: 580–583.
- Schmitz W.J. (1995) On the interbasin-scale thermohaline circulation. *Reviews of Geophysics*, 33: 151–173.
- Schrödl M. (1999) Zoogeographic relationships of Magellan Nudibranchia (Mollusca: Opisthobranchia) with particular reference to species from adjacent regions. *Scientia Marina*, 63: 409–416.
- Schrödl M. (2003) *Sea slugs of southern South America: systematics, biogeography and biology of Chilean and Magellanic Nudipleura (Mollusca: Ophistobranchia)*. ConchBooks, Hackenheim.
- Senkans A., Leroy S., d’Acremont E., Castilla R. y Despinois F. (2019) Polyphase rifting and break-up of the central Mozambique margin. *Marine and Petroleum Geology*, 100: 412–433.
- Shorthouse D.P. (2010). SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. Disponible en: <https://www.simplemappr.net>.
- Smith E.A. (1907) Mollusca: Lamellibranchiata. British National Antarctic Expedition 1901–1904. *Natural History*, 2: 1–7.
- Sokolov S. y Rintoul S.R. (2009) Circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar Current fronts: 1. Mean circumpolar paths. *Journal of Geophysical Research*, 114: 11.018–11.037.

- Soot-Ryen T. (1951) Antarctic pelecypods. *Scientific Results of the Norwegian Antarctic Expeditions (1927–1928)*, 32: 1–46.
- Soot-Ryen T. (1957) Preliminary diagnoses of new genera and species of pelecypods from Chile. *Astarte*, 16: 1–5.
- Soot-Ryen T. (1959) Reports of the Lund University Chile Expedition 1948–49. Pelecypoda. *Lunds Universitets Arsskrift*, 55: 1–86.
- Soot-Ryen T. (1960) Pelecypods from Tristan da Cunha. *Results of the Norwegian Scientific Expedition to Tristan da Cunha 1937–1938*, 49: 1–47.
- Soto Ángel J.J. y Peña Cantero A.L. (2017) A new piece in the puzzle of the Antarctic biogeography: What do benthic hydroids tell us about the Scotia Arc affinities? *Polar Biology*, 40: 863–872.
- Souto V., Escolar M., Genzano G. y Bremec C. (2014) Species richness and distribution patterns of echinoderms in the southwestern Atlantic Ocean (34–56°S). *Scientia Marina*, 78: 269–280.
- Speer K., Rintoul S.R. y Sloyan B. (2000) The diabatic Deacon cell. *Journal of Physical Oceanography*, 30: 3.212–3.222.
- Spencer H.G., Marshall B.A. y Willan R.C. (2009) Checklist of New Zealand living Mollusca. En: Gordon D.P. (Ed.). *New Zealand inventory of biodiversity*. Volumen 1, Kingdom Animalia: Radiata, Lophotrochozoa, Deuterostomia. Canterbury University Press, Christchurch, pp. 196–219.
- Stanley S.M. (1970) Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). *Geological Society of America Memoirs*, 125: 1–282.
- Stark J.S., Raymond T., Deppeler S.L. y Morrison A.K. (2019) Antarctic Seas. En: Sheppard C. (Ed.). *World Seas: an Environmental Evaluation* (Second Edition). Academic Press, Oxford, pp. 1–44.
- Stempell N. (1899) Die Muscheln der Sammlung Plate. *Zoologische Jahrbücher*, 5: 217–250.

- Stickley C.E., Brinkhuis H., Schellenberg S.A., Sluijs A., Röhl U., Fuller M., Grauert M., Huber M., Warnaar J. y Williams G.L. (2004) Timing and nature of the deepening of the Tasmanian Gateway. *Paleoceanography*, 19: 1–18.
- Stuardo J. (1962) Sobre el género *Limopsis* y la distribución de *L. jousseaumei* (Mabille y Rochebrune, 1889) (Mollusca: Bivalvia). *Gayana*, 6: 1–11.
- Stuardo J. (1964) Distribución de los moluscos marinos litorales en Latinoamérica. *Boletín del Instituto de Biología Marina*, 7: 79–91.
- Tatián M., Antacli J.C. y Sahade R. (2005) Ascidians (Tunicata, Ascidiacea): species distribution along the Scotia Arc. *Scientia Marina*, 69: 205–214.
- Tavares M. y de Melo G.A.S. (2004) Discovery of the first known benthic invasive species in the Southern Ocean: the North Atlantic spider crab *Hyas araneus* found in the Antarctic Peninsula. *Antarctic Science*, 16: 129–131.
- Taverna A., Lagger C., Maggioni T., Reyna P., Lovrich G. y Tatián M. (2018) Ascidian distribution provides new insights to help define the biogeographic provinces in the South American Region. *Polar Biology*, 41: 1.123–1.131.
- Tevesz M.J.S. (1977) Taxonomy and ecology of the Philobryidae and Limopsidae (Mollusca: Pelecypoda). *Postilla*, 171: 1–64.
- Thatje S. y Fuentes V. (2003) First record of anomuran and brachyuran larvae (Crustacea: Decapoda) from Antarctic waters. *Polar Biology*, 26: 279–282.
- Thatje S., Hillenbrand C.D. y Larter R. (2005) On the origin of Antarctic marine benthic community structure. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 534–540.
- Thatje S. (2012) Effects of capability for dispersal on the evolution of diversity in Antarctic benthos. *Integrative and Comparative Biology*, 52: 470–482.
- Thiele J. (1912) Die Antarktischen Schnecken und Muscheln. *Deutsche Süd-Polar Expedition 1901–1903*, Volumen 13, Zoologie. Verlag Georg Reimer, Berlín, pp. 183–285.
- Thiele J. (1923) Über die Gattung *Philobrya* und das sogenannte Buccalnervensystem von Muscheln. *Zoologischer Anzeiger*, 55: 287–292.

- Thornhill D.J., Mahon A.R., Norenburg J.L. y Halanych K.M. (2008) Open-ocean barriers to dispersal: a test case with the Antarctic Polar Front and the ribbon worm *Parborlasia corrugatus* (Nemertea: Lineidae). *Molecular Ecology*, 17: 5.104–5.117.
- Thorpe S.E., Heywood K, Brandon M.A. y Stevens D.P. (2002) Variability of the Southern Antarctic Circumpolar Current Front north of South Georgia. *Journal of Marine Systems*, 37: 87–105.
- Trenberth K.E., Large W.G. y Olson J.G. (1990) The mean annual cycle in global ocean wind stress. *Journal of Physical Oceanography*, 30: 1.742–1.760.
- Tripathi A., Backman J., Elderfield H. y Ferretti P. (2005) Eocene bipolar glaciation associated with global carbon cycle changes. *Nature*, 436: 341–346.
- Trovant B., Ruzzante D.E., Basso N.G. y Orensanz J.M. (2013) Distinctness, phylogenetic relations and biogeography of intertidal mussels (*Brachidontes*, Mytilidae) from the southwestern Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93: 1.843–1.855.
- Urcola M.R. y Zelaya D.G. (2018) The genus *Cyamiocardium* Soot-Ryen, 1951 (Bivalvia: Cyamiidae) in sub-Antarctic and Antarctic waters. *Polar Biology*, 41: 1.157–1.174.
- Urcola M.R. y Zelaya D.G. (2021) New species of Philobryidae (Bivalvia: Pteriomorpha) from Patagonian and Antarctic waters. *Zoologischer Anzeiger*, 291: 23–33.
- Valentich-Scott P., Coan E.V. y Zelaya D.G. (2020) *Bivalve seashells of western South America: marine bivalve mollusks from northern Perú to southern Chile*, Volumen 6. Santa Barbara Museum of Natural History.
- Veevers J.J. (1986) Breakup of Australia and Antarctica estimated as mid-Cretaceous (95 ± 5 Ma) from magnetic and seismic data at the continental margin. *Earth and Planetary Science Letters*, 77: 91–99.
- Waters J. (2008) Driven by the West Wind Drift? A synthesis of southern temperate marine biogeography, with new directions for dispersalism. *Journal of Biogeography*, 35: 417–427.
- White T.J., Bruns T., Lee S. y Taylor J. (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. En: Innis M., Gelfand D., Sninsky J. y White T.J.

(Eds.). *PCR protocols a guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego, pp. 315–322.

Whittle R.J., Linse K. y Griffiths H.J. (2011) The fossil record of *Limopsis* (Bivalvia: Limopsidae) in Antarctica and the southern high latitudes. *Palaeontology*, 54: 935–952.

Windley B.F. (1978) *The evolving continents*. John Wiley & Sons, New York.

Yao W., Shi J. y Zhao X. (2017) Freshening of Antarctic Intermediate Water in the South Atlantic Ocean in 2005–2014. *Ocean Science*, 13: 521–530.

Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E. y Billups K. (2001) Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292: 686–693.

Zelaya D.G. (2005a) The bivalves from Scotia Arc islands: species richness and faunistic affinities. *Scientia Marina*, 69: 113–122.

Zelaya D.G. (2005b) Systematics and biogeography of marine gastropod molluscs from South Georgia. *Spixiana*, 28: 109–139.

Zelaya D.G. e Ituarte C. (2009) A redefinition of *Pseudokellya* Pelseneer, 1903 (Bivalvia: Cyamiidae) and the description of a new species from the Southern Ocean. *The Nautilus*, 123: 1–8.

APÉNDICES

Apéndice A. Caracteres morfológicos de las especies de *Philobrya* estudiadas.

| | <i>P. quadrata</i> | <i>P. magellanica</i> | <i>P. sublaevis</i> | <i>P. multistriata</i> | <i>P. atlantica</i> | <i>P. wandelensis</i> | <i>P. brattstromi</i> | <i>P. sanjuani</i> | <i>P. alata</i> | <i>P. barbata</i> | <i>P. blakeana</i> | <i>P. olstadi</i> | <i>P. capillata</i> | <i>Philobrya</i> n. sp. |
|-------------------------------------|------------------------|------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Contorno conchilla | ovalado | ovalado | ovalado | ovalado | modioliforme | modioliforme | modioliforme | modioliforme | modioliforme | mitiliforme | mitiliforme | mitiliforme | mitiliforme | mitiliforme |
| Ángulo umbonal | 85 a 95° | 100 a 115° | 100 a 120° | 90 a 100° | 110 a 120° | 100 a 120° | 100 a 120° | 110 a 115° | 115 a 120° | 90 a 100° | 90 a 110° | 85 a 90° | 90 a 100° | 90 a 100° |
| Ornamentación disoconcha | radial | radial | radial y comarginal | radial y comarginal | radial y comarginal | radial y comarginal | radial y comarginal | radial y comarginal | radial y comarginal | radial y comarginal | radial y comarginal | radial y comarginal | radial y comarginal | radial |
| Superficie interna conchilla | lisa | lisa | pliegues radiales en margen dorsal | pliegues radiales en toda la superficie | pliegues radiales en margen dorsal | pliegues radiales en toda la superficie | pliegues radiales en margen dorsal | pliegues radiales en toda la superficie | pliegues radiales en toda la superficie | lisa | pliegues radiales en toda la superficie | lisa | pliegues radiales en toda la superficie | pliegues radiales en toda la superficie |
| Posición impronta aductor posterior | central/ subcentral | central/ subcentral | central/ subcentral | central/ subcentral | tercio posterior | tercio posterior | tercio posterior | tercio posterior | tercio posterior | central/ subcentral | tercio posterior | tercio posterior | tercio posterior | tercio posterior |
| Características periostraco | liso, sin setas | pliegues radiales, sin setas | pliegues radiales y comarginales, con setas largas y delgadas | pliegues radiales y comarginales, con setas cortas y delgadas | pliegues radiales y comarginales, con setas cortas y anchas | pliegues radiales y comarginales, con setas cortas y delgadas | pliegues radiales y comarginales, con setas cortas y delgadas | pliegues radiales y comarginales, con setas cortas y delgadas | pliegues radiales y comarginales, con setas cortas y delgadas | pliegues radiales y comarginales, con setas largas y delgadas | pliegues radiales y comarginales, con setas cortas y delgadas | pliegues radiales y comarginales, con setas cortas y delgadas | pliegues radiales y comarginales, con setas cortas y delgadas | desconocido |
| Longitud prodisoconcha | 315 a 385 µm | 400 a 430 µm | 670 a 750 µm | 850 a 950 µm | 470 a 530 µm | 450 a 500 µm | 590 a 660 µm | 550 a 580 µm | 520 a 570 µm | 465 a 485 µm | 500 a 550 µm | 500 a 550 µm | 470 a 575 µm | 625 a 650 µm |
| Ornamentación prodisoconcha | micro punteada | micro punteada | 25 a 35 costillas radiales (primarias + secundarias) | 9 a 13 costillas radiales (primarias + secundarias) | 10 a 13 costillas radiales (primarias + secundarias) | micro punteada | numerosos pliegues comarginales | micro punteada | 8 a 10 costillas radiales (primarias + secundarias) | numerosos pliegues comarginales | 4 costillas radiales y numerosos pliegues comarginales | lisa | micro punteada | micro punteada |

Apéndice A (cont.)

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|------------|------------|------------|------------|--------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| Presencia de engrosamientos anterodorsal y posterodorsal en prodisoconcha | sí | sí | no | sí | sí | sí | sí | sí | sí | no | sí | sí | sí | sí |
| Margen prodisoconcha | sin cordón | sin cordón | sin cordón | con cordón | con cordón | con cordón | con cordón | con cordón | con cordón | sin cordón | con cordón | con cordón | con cordón | con cordón |
| Ángulo placa charnelar | 160 a 165° | 164 a 172° | 165 a 170° | 161 a 169° | 151 a 160° | 165 a 170° | 167 a 170° | 168 a 172° | 175 a 178° | 165 a 170° | 155 a 160° | 152 a 156° | 170 a 172° | 167 a 170° |
| Relación extensión series anterior y posterior dientes G1b | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 1/3 | 1/5 | 1/3 | 1/3 | 1/3 | 1/3 | 1/4 | 1/5 | 1/4 | 1/4 | 1/4 |
| Presencia dientes G1b en todo el rango de tallas estudiado | no | no | no | sí | sí | sí | sí | sí | sí | no | sí | no | sí | sí |
| Extensión resilífero | elongado | elongado | elongado | corto | muy elongado | corto | elongado | muy corto | muy corto | elongado | elongado | elongado | elongado | elongado |

Apéndice B. Caracteres morfológicos de las subespecies de *L. marionensis* estudiadas.

| | <i>L. marionensis</i> <i>marionensis</i> = grupo 1 | <i>L. marionensis straminea</i> = grupo 2 | <i>L. marionensis</i> <i>jousseaumi</i> = grupo 3 | <i>L. marionensis</i> <i>laeviuscula</i> = grupo 4 | <i>Limopsis marionensis</i> n. ssp. = grupo 5 |
|-----------------------------------|--|---|---|---|---|
| Tamaño conchilla | medio (Lmáx. = 26,1 mm) | medio (Lmáx. = 19,8 mm) | medio (Lmáx. = 38,9 mm) | grande (Lmáx. = 47,3 mm) | grande (Lmáx. = 78,7 mm) |
| Contorno conchilla | oblicuamente subcircular a ovalado | ovalado | oblicuamente subcircular | ovalado | ovalado-elongado |
| Solidez conchilla | gruesa | delgada | gruesa | gruesa | delgada |
| Tamaño umbo | pequeño | pequeño | pequeño | pequeño | diminuto |
| Ornamentación radial | Costillas radiales estrechamente dispuestas, separadas por interespacios tan anchos como las costillas | Costillas radiales relativamente espaciadas, por interespacios más anchos que el ancho de las costillas | Costillas radiales relativamente espaciadas, por interespacios más anchos que el ancho de las costillas | Costillas radiales relativamente espaciadas, por interespacios más anchos que el ancho de las costillas; a veces con costillas intercalares (secundarias) | Costillas radiales relativamente espaciadas, por interespacios más anchos que el ancho de las costillas |
| Longitud setas periostracales | cortas (long. máx. = 3,7 mm) | cortas (long. máx. = 3,2 mm) | cortas (long. máx. = 4,0 mm) | largas (long. máx. = 5,2 mm) | muy largas (long. máx. = 9,7 mm) |
| Cresta posterior aductor anterior | débil | débil | fuerte | fuerte | débil |

Apéndice B (cont.)

| | 1/3 | 1/3 | 1/4 | 1/3 | 1/4 |
|--|--|--|---|---|---|
| Relación entre impronta aductor anterior y posterior | | | | | |
| Solidez placa charnelar | moderadamente sólida | débil | sólida | débil | débil |
| Longitud espacio edéntulo | Corto (aumenta su longitud a lo largo de la ontogenia) | Corto (aumenta su longitud a lo largo de la ontogenia) | Muy corto (permanece casi constante a lo largo de la ontogenia) | Largo (aumenta su longitud a lo largo de la ontogenia) | Largo (aumenta su longitud a lo largo de la ontogenia) |
| Tamaño área cardinal | estrecha | estrecha | relativamente ancha | estrecha | muy estrecha |
| Tipo ligamento | alivicular-comprimido | alivicular-comprimido | alivicular-comprimido en ejemplares menores de 20,9 mm L; multi- alivicular en ejemplares más grandes | alivicular-comprimido en ejemplares menores de 18,6 mm L; multi- alivicular en ejemplares más grandes | alivicular-comprimido en ejemplares menores de 35,2 mm L; multi- alivicular en ejemplares más grandes |