

Informe final publicable de proyecto Isótopos estables y paleoecología del Cuaternario continental de Uruguay.

Código de proyecto ANII: FCE_3_2018_1_148922

20/09/2022

CABRERA CURBELO, Fernanda (Responsable Técnico - Científico)

MONTENEGRO TOURON, Felipe Halminton (Investigador)

UBILLA GUTIÉRREZ, Martin (Investigador)

MARTINEZ CHIAPPARA, Sergio Agustín (Investigador)

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. FACULTAD DE CIENCIAS (Institución Proponente)

Resumen del proyecto

El Cuaternario se ha caracterizado por constantes fluctuaciones climáticas, alternando entre glaciaciones y períodos cálidos (interglaciares). Las unidades cuaternarias continentales de Uruguay consideradas en este proyecto (Formaciones Sopas y Dolores) contienen dentro de su registro fósil moluscos y xenartros (ambos con representantes en la fauna actual), además de una extensa fauna de otros vertebrados, plantas, icnofósiles y microfósiles. El estudio de los ensambles de moluscos fósiles continentales (terrestres y dulceacuícolas) tienen una amplia aplicación como indicadores paleoclimáticos y paleoecológicos, permitiendo realizar reconstrucciones paleoambientales muy precisas. Además, los moluscos dulceacuícolas incorporan carbonato de calcio (CaCO_3) en equilibrio con el ambiente, el análisis de isótopos estables en moluscos fósiles permite reconstruir la temperatura al momento de la vida del organismo. Algo similar ocurre con los mamíferos, pero en este caso, es la incorporación de carbonatos a través de la dieta lo que permite reconstruir además de la preferencia alimenticia, el ambiente asociado a los organismos, a partir de la identificación de plantas de tipo C3 (mayoría de plantas) y C4 (aquellas que habitan ambientes preferentemente abiertos). Entonces, el objetivo general de este proyecto es establecer la variación de parámetros climáticos y ecológicos a lo largo del Cuaternario continental de Uruguay a partir de las asociaciones de fósiles, usando para ello sus características ecológicas y el análisis de isótopos estables, comparando de estos últimos, los resultados de moluscos y xenartros entre sí, y asimismo estableciendo una relación de cuál de los dos proxies es más adecuado para la reconstrucción paleoambiental, o si ambos resultados son complementarios, cosa que a la fecha no se ha realizado. Sus conclusiones brindarán datos acerca de cómo puede ser afectada la fauna actual en caso de cambios climáticos futuros.

Ciencias Naturales y Exactas / Ciencias de la Tierra y relacionadas con el Medio Ambiente / Paleontología / Paleoecología

Palabras clave: Cuaternario / Continental / Paleoecología /

Introducción

El Cuaternario (Pleistoceno-Holoceno) se caracteriza por sus fluctuaciones climáticas, alternando entre glaciaciones y períodos cálidos (interglaciares). Estos cambios se registran en los denominados Estadios Isotópicos Marinos (MIS por su nombre en inglés Marine Isotope Stages), los cuales corresponden a variaciones en la proporción de isótopos estables del oxígeno ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) tomados de muestras del fondo marino (por eso también son llamados OIS - Oxygen Isotope Stages) (Cesare & Shackleton, 1974; Cesare et al., 1975).

En Uruguay el Cuaternario está representado por varias unidades, tanto marinas como continentales. Las marinas corresponden a ingresiones ocurridas durante los episodios interglaciares (períodos cálidos) y se depositaron en áreas costeras (Martínez et al., 1999; Rojas & Martínez, 2008; Ubilla & Martínez, 2016). Las unidades continentales se encuentran tanto en el norte como en el sur del territorio uruguayo; en el caso de este proyecto nos centraremos en dos de ellas, las Formaciones Sopas y Dolores (Ubilla et al.; 2004; Goso & Ubilla; 2004; Ubilla et al., 2016). Las mismas fueron seleccionadas debido a que ambas tienen un contenido considerable de fósiles, tanto en cantidad como en riqueza taxonómica.

Contexto geológico y edad

Formación Sopas

La Formación Sopas tiene una distribución en parches abarcando parte del litoral y norte del país (Ubilla et al.; 2004; Goso & Ubilla; 2004). Se compone de niveles de areniscas y conglomerados correspondientes a facies fluviales, cubiertos por lutitas y limolitas de color marrón, relacionadas con depósitos de llanuras de inundación y paleosuelos que ocasionalmente incluyen importantes niveles de bioturbación (Verde et al., 2007; Ubilla & Martínez, 2016; Ubilla et al., 2016). De acuerdo a sus mamíferos fósiles, la Formación Sopas se corresponde al piso Lujanense (Pleistoceno Tardío - Holoceno Temprano) (Ubilla & Perea, 1999; Ubilla et al., 2004). Se han realizado dataciones numéricas ("absolutas") en varias localidades de esta unidad sobre mamíferos (dientes y huesos), madera, conchillas y sedimentos. Las dataciones se han hecho por radiocarbono (^{14}C) y termoluminiscencia/ópticoluminiscencia (TL/OSL) (Ubilla et al., 2016; Ubilla & Martínez, 2016). Las edades obtenidas a partir del ^{14}C van desde 33.560 ± 700 años a 39.900 ± 1.100 años, las que se corresponden con el MIS 3. Algunas localidades presentan rangos entre 12.100 ± 140 años y 13.869 ± 54 años, y pertenecerían a facies más modernas de esta unidad (Ubilla et al., 2016). Las dataciones por TL/OSL fueron realizadas para aquellos yacimientos

con mayor contenido de fósiles; algunas dieron un rango de edad entre 27.400 ± 3.300 y 71.400 ± 11.000 años, lo que también las sitúa en el MIS 3. Nuevas dataciones en ^{14}C AMS se presentarán este año en el V International Paleontological Congress (París) (Cabrera et al., 2018a)

Formación Dolores

Esta unidad está principalmente distribuida en el sur del territorio. Se caracteriza por sus limolitas marrones a verdigrisáceas, pelitas y areniscas con matriz arcillosa. También se han descrito carbonatos y sedimentos pelíticos masivos (Goso Aguilar, 2006; Ubilla et al., 2016).

La Formación Dolores cuenta con varias edades numéricas obtenidas por radiocarbono y TL/OSL. A diferencia de la unidad anterior, estas dataciones dan una antigüedad algo diferente a la interpretada a través de los fósiles (Pleistoceno Tardío) (Ubilla & Perea, 1999; Martínez & Ubilla, 2004). Los fechados por ^{14}C indican una edad entre 22.450 ± 400 años y 10.140 ± 50 años y por TL/OSL edades entre 32.230 ± 2.640 años y 10.570 ± 990 años (Ubilla et al., 2016; Ubilla & Martínez, 2016), un reciente fechado dio 96.040 ± 6.300 años (Jones et al., 2017). Estas dataciones y su fauna de mamíferos ubicarían a la Formación Dolores en el Pleistoceno Tardío - Holoceno Temprano.

Contenido fosilífero

Las unidades consideradas en este proyecto (Formaciones Sopas y Dolores) contienen tanto bivalvos como gasterópodos; dentro de los primeros se encuentran géneros de agua dulce: *Cyanocyclas*, *Diplodon*, *Anodontites*, *Monocondylea*, *Musculium?*; en tanto que los gasterópodos comprenden los géneros *Heleobia*, *Potamolithus*, *Pomacea*, *Chilina*, *Gundlachia*, *Anysancylus*, *Biomphalaria* (dulceacuícolas), y el género terrestre *Bulimulus* (Martínez, 1988; Ubilla et al., 1994; Martínez & Rojas, 2004; Martínez & Ubilla, 2004).

Considerando el resto de la fauna, se encuentran mamíferos tales como xenartros representados por folívoros y cingulados. También se registran carnívoros, litopternos, notoungulados, proboscideos, perisodáctilos y artiodáctilos. Otros grupos de vertebrados son: peces teleósteos, reptiles y aves (Ubilla et al., 2003; Ubilla, 2004; Ubilla et al., 2009, 2017; Montenegro et al., 2011). Además se registran particularmente para la Fm. Sopas los icnofósiles *Taenidium*, *Castrichnus incolumis*, y coprolitos de carnívoros (Verde et al., 2007).

En cuanto a los vegetales, se han registrado en estas unidades restos mineralizados de troncos de los géneros *Gleditsia*, *Phyllostylon*, *Prosopis* y *Salix* (Daners, 2008, Meneghin, 2016).

Estudios paleoecológicos previos

En el caso de las unidades cuaternarias continentales de Uruguay, las inferencias paleoclimáticas casi únicamente se han realizado a partir de la fauna de vertebrados, en especial mamíferos. Como fue dicho, para los sedimentos del norte de Uruguay (Fm. Sopas), el concepto general es que estos depósitos se corresponden con MIS-3, es decir, un período cálido comparado con el máximo glacial posterior. La presencia de mamíferos vinculados a contextos tropicales a templados, como tapires (*Tapirus* sp.) y pecaríes (*Tayassuidae*), entre otros, está de acuerdo con esta propuesta, sin embargo aparecen también representantes típicos de otros ambientes tales como *Dolichotis* sp., *Lama* sp., *Vicugna* sp., más frecuente en climas fríos y áridos como la actual Patagonia (Ubilla et al., 2016; Ubilla & Martínez, 2016), este modelo mixto se ve representado en algunos biomas actuales, donde heterogeneidad de hábitats se ve reflejada en los mamíferos (por ejemplo el cerrado) (Ubilla et al., 2017).

La asociación de Dolores de la cuenca del Santa Lucía está englobada según las edades disponibles a los últimos 30 a 7 mil años, que involucra el Último Máximo Glacial (UMG) y la inversión antártica (ver Ubilla et al., 2017). En esta unidad los mamíferos reflejan el efecto del (UMG).

Los moluscos fósiles continentales tienen una amplia aplicación como indicadores paleoclimáticos y paleoecológicos (Ohlweiler & Kawano, 2001; Ohlweiler & Kawano, 2002; Taylor, 2003; De Francesco & Hassan, 2008; De Francesco, 2010; Hassan et al., 2011; Wood et al., 2011; Arendt, 2015), pero hay pocos estudios para el Cuaternario de Uruguay a este respecto, el único antecedente hasta ahora es Martínez & Rojas (2004); los autores realizaron un somero análisis de los moluscos de varias localidades datadas numéricamente de las Formaciones Sopas y Dolores, analizando sus relaciones paleoecológicas y describiendo de esta forma características del ambiente en estos depósitos. A partir del análisis de la asociación de moluscos de una localidad se puede obtener, en el caso de los dulceacuícolas, el tipo de medio acuático (lótico o léntico), velocidad relativa de la corriente (para ambientes lóticos), períodos de desecación (estacionalidad), presencia y abundancia de plantas acuáticas y turbidez relativa, entre otros (Taylor, 2003; Martínez & Rojas, 2004; De Francesco & Hassan, 2008; Arendt, 2015). En el caso de los gasterópodos terrestres, es posible inferir si se trata de ambientes áridos, rocosos y arbustivos o si se trata de ambientes tropicales y húmedos (De Francesco, 2010; Hassan et

al., 2011; Cabrera et al., 2018b in press).

En Uruguay se realizaron con estos fines estudios sobre moluscos continentales provenientes de otros depósitos (Formación Queguay, Cretácico Tardío), lo que permitió llevar a cabo una reconstrucción confiable del ambiente de depositación (Cabrera & Martínez, 2012; Cabrera et al., 2018b in press).

Análisis de isótopos estables ($^{18}O/^{16}O$ y $^{13}C/^{12}C$)

El desarrollo de técnicas para el estudio isotópico de las paleo dietas, ha sido una enorme herramienta. Los isótopos pueden ser incorporados principalmente por dos vías: el alimento consumido por los organismos (vegetales en el caso de los herbívoros) para el caso del ^{13}C aunque, en el caso de los moluscos acuáticos, el ^{13}C se obtendrá principalmente del medio y no tanto de la ingesta. En el caso del ^{18}O , se incorpora principalmente por el agua que consumen, ya sea por ingesta o por vivir en ese medio (organismos acuáticos), aunque también puede incorporarse mediante la ingesta de alimento (Bocherens et al., 1996; França et al., 2015).

Los perfiles isotópicos del ^{13}C en plantas dependen de las vías fotosintéticas que estas usen, las plantas C_3 , corresponden a árboles y arbustos leñosos, hierbas encontradas en praderas y estepas a grandes altitudes o latitudes medias y altas. Mientras que las plantas C_4 , indican mayormente pastos tropicales a subtropicales que crecen en áreas templadas y abiertas sujetas a stress hidrológico (Cerling & Harris, 1999).

Moluscos

Numerosos autores han demostrado que los moluscos continentales incorporan carbonato de calcio ($CaCO_3$) en equilibrio con el ambiente (Dettman et al., 1999; Surge et al., 2001; Elliot et al., 2003; Chauvaud et al., 2005; Yan et al., 2009). En el caso de los moluscos dulceacuícolas, lo hacen en equilibrio con el agua en la que viven, por lo que las proporciones de ^{18}O y ^{13}C serán conservadas en la conchilla (Dettman et al., 1999; Briot, 2008; Yan et al., 2009). Esto es aún más visible en estadios juveniles y en las primeras capas de la conchilla de adultos, donde todo el $CaCO_3$ que la compone es obtenido del ambiente, mientras que en las últimas capas de conchilla adicionada por los adultos el equilibrio decrece debido a que el organismo empieza a reutilizar el carbonato que ya ha incorporado en etapas anteriores de crecimiento (Jones et al., 1989; Goodwin et al., 2001; Schöne et al., 2002; Yan et al., 2009). Los moluscos dulceacuícolas fósiles son por ello muy utilizados para reconstruir paleoclimas y paleoambientes (Grossman & Ku, 1986; Dettman et al., 1999; Surge et al., 2001; Elliot et al., 2003; Goodwin et al., 2003; Mueller-Lupp, 2004; Chauvaud et al., 2005; Gillikin et al., 2005, 2006; Zakharov et al., 2006; Lahijani et al., 2007; Briot, 2008; Wanamaker et al., 2008; Yan et al., 2009).

En el caso de los moluscos terrestres, son importantes para la reconstrucción de paleoambientes y tasas de humedad. Dado que este tipo de moluscos incorpora el $CaCO_3$ de la conchilla a través de la alimentación, se puede conocer a través de la proporción de ^{13}C (Stott, 2002; Metref et al., 2003; Colonese et al., 2013; Yanes et al., 2013; Yanes et al., 2014).

Mamíferos

En Uruguay se ha comenzado a realizar estudios isotópicos en mamíferos, estos han sido hasta ahora en dientes de ungulados y litopternos fósiles, dando muy buenos resultados para reconstruir su dieta y realizar inferencias paleoambientales (Morosi & Ubilla, 2017).

Tradicionalmente el estudio de las paleodietas en mamíferos fósiles se ha basado en análisis ecomorfológicos, los cuales analizan potenciales analogías u homologías de las especies fósiles con especies vivientes (Bargo and Vizcaíno, 2008). En las últimas décadas se han desarrollado nuevas técnicas incluyendo estudios de geoquímica isotópica tanto en huesos como en dientes (MacFadden et al., 2005; Domingo et al 2012, Lopes et al., 2013, Bocherens et al 2016, Dantas et al., 2017; Bocherens et al 2017).

Distintos trabajos multi taxa han utilizado diversas especies de xenartros en la región (Domingo et al., 2012; Lopes et al., 2013; França et al., 2015; Dantas et al., 2017; Bocherens et al., 2017), sin embargo pocos trabajos se han realizado exclusivamente en este grupo (Czerwonogora et al., 2011; Bocheren et al., 2017), siendo el trabajo de Czerwonogora y colaboradores (2011) el único publicado hasta el momento en Uruguay realizado exclusivamente en xenartros (milodontidos unicamente), pero sin realizar reconstrucciones paleoambientales.

Justificación

Este proyecto se entronca con los estudios tradicionales sobre los fósiles cuaternarios de Uruguay, desarrollando una nueva rama para la reconstrucción paleoambiental. La presente propuesta pretende trabajar en profundidad el ensamble de moluscos (invertebrados) y sus amplias utilidades paleoecológicas, y contrastar sus resultados con los brindados por un grupo menos estudiado en estas unidades del punto de vista paleoecológico (no así en la región, lo que es útil como input comparativo) como son los xenartros. Siendo ambos grupos diferentes desde todo punto de vista (filogenéticamente, estructuralmente, en modo de vida), la comparación entre ambos pondrá a prueba con robustez la hipótesis de este

proyecto.

Metodología/diseño del estudio

Obtención de muestras

En primer lugar se realizaron muestreos para disponer de un número de especímenes fósiles lo suficientemente grande para que sea representativo de la diversidad de cada afloramiento. Esta actividad se realizó en los departamentos de Soriano, Canelones, Río Negro, Tacuarembó, Salto, Artigas, y Paysandú, abarcando la mayor cantidad de afloramientos posible, priorizando aquellos que aún no habían sido muestreados exhaustivamente, en particular las localidades Tres Árboles (Río Negro), Arroyo Malo (Tacuarembó), Buey Negro (Salto), Paso del Potrero (Salto), Arroyo Itapebí y Arroyo Itapebí Grande (Salto), Cañada Isleta (Paysandú), Arroyo Perico Flaco, Cañada Farías y Cañada Nieto, Arroyo El Bravío y Arroyo Perdices (Soriano) San Ramón y Río Santa Lucía (Canelones).

Los muestreos siguieron las siguientes metodologías:

- Moluscos: se realizaron muestreos en masa seriados (bulk samples) de cuatro litros de volumen en cada afloramiento. Esto da una muestra representativa de cada lugar y elimina el error humano en el muestreo, y además se obtiene muestras del sedimento asociado a los fósiles.

-Vertebrados: para este grupo el muestreo se realizó según avistamiento, y se extrajeron directamente de la roca. No hubo preselección en campo.

Una vez obtenidas las muestras se procesaron en el laboratorio a los efectos de su posterior selección para los análisis isotópicos y datación. Los ejemplares restantes se describieron taxonómicamente y fueron ingresados en la colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias.

Por otro lado, se visitaron colecciones científicas, tanto de instituciones como particulares en todo el país, para tener un respaldo de muestras (en particular para los xenartros) de los diferentes afloramientos seleccionados en caso de que los muestreos no lleguen a un número o calidad de muestras adecuados para los posteriores análisis isotópicos.

Análisis de isótopos estables y dataciones

En el caso de los moluscos, la calidad de las conchillas fue evaluada a través de la observación de los cristales que la componen mediante Microscopio Electrónico de Barrido, y su composición será analizada mediante EDS (Energy-dispersive X-ray spectroscopy), con el fin de observar que no haya alteraciones y/o sustituciones en la composición química de las mismas. Las conchillas fósiles fueron datadas mediante ^{14}C AMS para todos los afloramientos que aún no cuentan con dataciones numéricas en moluscos. En cuanto a los análisis de isótopos estables ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$), dado que lo que interesa en este proyecto es la temperatura asociada al ambiente en el momento en que vivió el organismo, se utilizarán para estos análisis las primeras capas de la conchilla que son generadas durante los primeros estadios de crecimiento, las cuales se encuentran en equilibrio con el ambiente (ver Antecedentes de este proyecto). De esta forma se obtuvieron los valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del ambiente en el momento de la depositación. Se analizaron al menos 3 ejemplares por localidad (menos de lo previsto originalmente pero esto se debió a la calidad de los fósiles), de dos especies diferentes de moluscos dulceacuícolas: el bivalvo *Cyanocyclas paranensis* y el gasterópodo *Pomacea canaliculata*. El mismo procedimiento se aplicó para ejemplares actuales de las mismas especies, en lo posible provenientes de la misma área que los fósiles. Estos moluscos actuales se usaron como grupo control, incluyéndose la información en la tabla.

En el caso de los vertebrados, hubieron complicaciones puntuales, porque los materiales se encontraron altamente alterados, debido a procesos tafonómicos, lo que resultó en mayoría de muestras estériles en el caso de los xenartros. Se pudo recuperar colágeno en otros mamíferos, pero estos no eran el objeto de estudio del proyecto, de todas formas esto último está en análisis aún.

También se utilizaron los moluscos para las dataciones mediante ^{14}C AMS. Únicamente se dataron los afloramientos que aún no contaban con dataciones numéricas, en el caso de los moluscos, se utilizaron solo aquellos que se presenten en posición de vida y con muy poca o nula alteración, estos resultados se encuentran en proceso de revisión (Cabrera et al., en revisión).

Análisis de requerimientos paleoecológicos

Los estudios se realizarán para cada asociación de fósiles y entre ellas.

Dado que en casi todas las localidades muchos de los moluscos aparecen en posición de vida, se puede asumir que no hay transporte o retrabajo significativos, esto último no aplica a los vertebrados, dado que la mayoría de los afloramientos tratan de rocas de origen fluvial, la presencia de vertebrados en general está asociada a arrastre de los organismos post-mortem por la corriente de un paleorío, por lo que el análisis paleoecológico de los xenartros se realizó en base a inferencias tafonómicas.

En el caso de los moluscos, el tipo de ambiente asociado a cada taxón se analizó con sus parámetros puntuales: humedad, estacionalidad, turbidez, presencia y abundancia de vegetación, velocidad relativa de la corriente (ambientes lóticos), entre otros; y luego se evaluó el ensamble de cada localidad en su totalidad, obteniendo de esta forma un panorama global por localidad.

Los moluscos continentales (de agua dulce y terrestres) existentes son muy informativos desde un punto de vista ambiental. Los requisitos ambientales específicos de diferentes taxones se pueden extrapolar a los ensamblajes de fósiles para reconstruir ambientes pasados. Esto es especialmente cierto para el Cuaternario, cuando los ensamblajes de fósiles están compuestos principalmente por especies existentes. Analizamos dos conjuntos de moluscos continentales del Pleistoceno Superior de Uruguay, con el objetivo de reconstruir los ambientes deposicionales de cada conjunto. Para este análisis se seleccionaron 11 localidades de la Formación Sopas y 10 de la Formación Dolores. Los análisis estadísticos tuvieron como objetivo comprender la diversidad de cada localidad y hacer comparaciones entre ellas, utilizando índices de diversidad tradicionales (Shannon, Simpson, Equitability). Para estimar la diversidad se aplicaron Rarefaction y Chao1. Por último, se comparó la ocurrencia de especies en todas las localidades, utilizando varios análisis multivariados: NMDS con rotación de ejes por Análisis de Componentes Principales, Análisis de Correspondencia y Análisis de Clústers.

Resultados, análisis y discusión

Cómo primer resultado, se amplió el conocimiento de la diversidad de ambas Formaciones. La Formación Sopas aumentó el registro de taxones de 21 a 29 especies, mientras que la Formación Dolores aumentó de seis taxones a 29 especies. De estas especies 17 son nuevas para el Cuaternario de Uruguay, de las cuales dos corresponden a bivalvos, cuatro a gasterópodos terrestres y las restantes a gasterópodos dulceacuícolas. Asimismo, se reconoce una nueva localidad para el Holoceno continental. A esta información se agregan nuevas edades numéricas basadas en AMS 14C para ambas unidades, que incluyen edades para nuevas localidades, además de corroborar edades en localidades ya datadas. En cuanto a las dataciones obtenidas por 14C, las localidades de la Formación Dolores tienen una edad numérica en el entorno de los 13.000 – 15.000 años, mientras que las de la Formación Sopas presentan edades variadas, algunas agrupadas en el entorno de los 38.000 – 48.000 años (edades mínimas, ya que se encuentran en el límite de la resolución del 14C), y otras en el entorno de los 14.000 - 20.000 años. No hay un patrón notable acerca de la distribución geográfica de las edades, ni su relación con las formaciones, excepto por el hecho de que las localidades de la Formación Dolores presentan una edad homogénea en el entorno de los 14.000 años, en tanto que la Formación Sopas presenta un rango más amplio distribuido en dos grupos, uno de ellos con edades mínimas.

Todas las técnicas estadísticas utilizadas, ya sea índices, análisis de ordenamiento (NMDS, AC) o de agrupamiento, muestran claramente dos grandes grupos: por un lado, el ensamble Sopas, compuesto por las localidades de la Formación Sopas: Itapebí R31, SS04 y SS05, Paso del Potrero, Arroyo Malo, Tres Árboles y Paso Farías, y con ellas Buey Negro (Holoceno) y a veces los Arroyos Gutiérrez (Formación Dolores). La segunda agrupación, ensamble Dolores, se compone de las localidades de la Formación Dolores (a veces sin los Arroyos Gutiérrez), y se agrega la localidad de Paso Colman de la Formación Sopas. Los Arroyos Gutiérrez (Fm. Dolores), se ubican en el índice de distancias de Chord y en los ordenamientos (NMDS y AC) dentro del ensamble Sopas. Esto probablemente se deba a que es la única localidad de la Formación Dolores que registra presencia del género *Cyanocyclas*, la cual está presente en la mayoría de las localidades de la Formación Sopas, pero en ninguna otra de la Formación Dolores. El caso de Paso Colman (Formación Sopas) que se ubica siempre en el ensamble Dolores, se explica por la presencia de *Biomphalaria peregrina*, especie que no se registra en el resto de las localidades de la Fm. Sopas y sí lo hace en varias de la Fm. Dolores.

También se establecieron dos ensambles bien diferenciables entre sí respecto de su composición malacológica. Por un lado, el ensamble Sopas, que se caracteriza por una asociación de moluscos de ambiente lótico, con corriente moderada y sustrato firme; y por otro lado el ensamble Dolores, con una asociación de moluscos de ambiente tanto léntico como lótico de corriente muy baja, con sustrato blando, pelítico, abundante vegetación acuática y circundante y posible estacionalidad, más probablemente asociado a planicies de inundación y arroyos de poco caudal.

Ambos ensambles difieren notoriamente. Si bien tienen elementos en común (*Cochliopidae*, *Unionida*, *Ampullariidae*), las proporciones son diferentes. El ensamble Sopas se caracteriza por la presencia de los géneros *Cyanocyclas* (*Cyrenidae*) y *Potamolithus* (*Tateidae*); en el caso del primero es exclusivo del ensamble Sopas, y el segundo se encuentra allí en una proporción del 32 %, mientras que en el ensamble Dolores apenas se registra con menos del 1 %. Otro elemento exclusivo del ensamble Sopas, aunque menos abundante, es la presencia del género *Chilina*.

Por otro lado, el ensamble Dolores se caracteriza por la presencia de *Planorbinae* (*Biomphalaria* y *Drepanotrema*) y *Sphaeriidae* (*Pisidium*, *Afropisidium* y *Musculium*). *Heleobia* (*Cochliopidae*) es un elemento abundante en ambos ensambles, aunque la proporción en el ensamble Dolores duplica la del ensamble Sopas. Los planórbinos, *Pisidium* y *Musculium* están

presentes en ambos ensambles, pero mientras que son elementos dominantes en el ensamble Dolores, en el ensamble Sopas se registran en el entorno del 1 % respecto al total de especies. Los elementos exclusivos del ensamble Dolores son las familias Physidae y Succineidae.

En cuanto a los otros gasterópodos terrestres, el género *Zylchogira* está registrado con un ejemplar para cada ensamble. El género *Bulimulus* se encuentra únicamente en el ensamble Sopas, mientras que el ensamble Dolores registra las especies *Miradiscops brasiliensis* y *Plagiodontes dentatus* (Cabrera et al., 2022; Cabrera et al., en revisión).

El análisis isotópico se encuentra aún en desarrollo debido a los atrasos producidos por la pandemia.

En cuanto a los mamíferos, si bien el proyecto buscaba enfocarse únicamente en los xenartros, la esterilidad de las muestras en cuanto al contenido isotópico y el estado de preservación de los materiales en general, se optó por analizar todos los restos de mamíferos encontrados durante el proyecto, que también incluyeron resultados novedosos. El muestreo de nuevas localidades trajo como resultado el registro de grupos no registrados previamente en las áreas exploradas. Estas nuevas localidades presentaron una diversidad importante de fauna, se identificaron numerosos ejemplares de antiguo abuelo Sudamericano pertenecientes a los órdenes: Xenarthra, Rodentia, Notoungulata y Liptoptera. Asimismo, se encuentran restos fósiles pertenecientes a linajes inmigrantes procedentes de América del Norte, entre ellos las familias Canidae, Felidae, Ursidae, Gomphotheriidae, Camelidae, Cervidae, Equidae y Tayassuidae. Tanto las edades obtenidas como la fauna encontrada ubican a estos yacimientos en el piso-edad mamífero Lujanense. Estas nuevas localidades amplían la distribución geográfica de estos taxones en el territorio uruguayo, y permiten realizar mejores correlaciones con los yacimientos ya conocidos (Montenegro et al., 2022).

Conclusiones y recomendaciones

Este trabajo obtuvo varios resultados muy positivos en lo que respecta al conocimiento de los ensambles de moluscos del Cuaternario continental de Uruguay. Por un lado, se incrementó la cantidad de localidades conocidas con presencia de moluscos fósiles, todas para la Formación Dolores: Cañada Nieto, Cañada Farías, Estancia Calcaterra, Cañada Perdices, Cañada La Paraguaya y Arroyo El Bravío. Por otro lado, se aumentó el registro de la biodiversidad para el Cuaternario de Uruguay. La Formación Sopas pasó de 20 especies reconocidas a 29, y la Formación Dolores, que tenía identificados seis taxones, aumenta aún más notoriamente presentando ahora 29 especies (cuatro bivalvos, 14 gasterópodos dulceacuícolas y cinco gasterópodos terrestres). Asimismo, se reconoce una nueva localidad para el Holoceno continental, en la cual se identificaron cinco taxones. De estos, 17 se registran por primera vez para el Cuaternario continental de Uruguay: *Pisidium sterkianum*, *P. vile*, *Pomacea lineata*, *Asolene platae*, *A. spixii*, *Stenophysa marmorata*, *Drepanotrema heloicum*, *D. kermatoides*, *Heleobia robusta*, *Potamolithus catharinae*, *Hebetancylus moricandi*, *Uncancylus concentricus*, *Miradiscops brasiliensis*, *Zylchogira costellata*, *Omalonyx convexus*, *Succinea meridionalis* y *Plagiodontes dentatus*.

También se identificaron dos ensambles de fósiles, por un lado, el Ensamble Sopas, que representa un ambiente lótico, de sustrato semiblando a firme y velocidad de corriente moderada; por otro lado, el Ensamble Dolores que se corresponde con ambientes lénticos o lóticos de baja velocidad, sustrato blando, barroso y con abundante vegetación acuática. Ambos ensambles se caracterizaron a partir del conjunto de moluscos que lo componen, además de la información litológica en la literatura y observada en campo. Cada ensamble está compuesto casi exclusivamente por localidades de la Formación homónima. Se verifica entonces que hay heterogeneidad de ambientes entre las Formaciones, pero dentro de cada unidad las localidades tienden a tener similares características.

A pesar de las limitaciones que implican el time averaging y la posible condensación de paleoambientes presentes en ambas unidades, la Formación Sopas muestra una tendencia uniforme en cuanto sus ambientes de depositación, de tipo lótico, en tanto que aquellos de la Formación Dolores indican una mayor humedad ambiental. Esta situación es coherente con los ambientes globales postulados de acuerdo a las dataciones obtenidas (Hassan et al., 2012; De Francesco et al., 2013; Ubilla & Martínez, 2016; De Francesco et al., 2020)

En cuanto a la geocronología, se agregan nuevas edades numéricas para 14 localidades, cuatro para la Formación Dolores en el Departamento de Soriano, y 10 para la Formación Sopas, con dos repeticiones (Paso del Potrero y Paso Farías AS01); anteriormente la Formación Sopas contaba con dataciones para cuatro localidades (con varias repeticiones) y la Formación Dolores contaba con edades numéricas para seis localidades, todas en el Departamento de Canelones.

Los resultados relativos a los isótopos estables se encuentran en preparación, en primer lugar debido a atrasos puntuales durante la pandemia, pero porque también demostraron ser un campo de estudio amplio y provechoso, dando origen a la formación de recursos humanos, en particular tesis de posgrado, que estarán culminando en los próximos años. Por lo que los resultados referidos a ese aspecto del proyecto se reservan hasta no tenerlos publicados en revistas referadas y subidas a repositorios de libre acceso.

Referencias bibliográficas

- Arendt, J. 2015. Why get big in the cold? Size–fecundity relationships explain the temperature–size rule in a pulmonate snail (Physa). *Journal of Evolutionary Biology*, doi: 10.1111/jeb.12554.
- Bargo, M.S.; Vizcaíno, S.F. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45, 175–196.
- Bocherens, H.; Koch, P.L.; Mariotti, A.; Geraads, D.; Jaeger, J.J. 1996. Isotopic biogeochemistry ($\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$) of mammalian enamel from African Pleistocene hominid sites. *Palaios*. 11:306–318.
- Bocherens, H.; Cotte, M.; Bonini, R.; Scian, D.; Straccia, P.; Soibelzon, L.; Prevosti, F.J. 2016. Paleobiology of sabretooth cat *Smilodon populator* in the Pampean region (Buenos Aires Province, Argentina) around the last glacial maximum: insights from carbon and nitrogen stable isotopes in bone collagen. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 449, 463–474.
- Bocherens, H.; Cotte, M.; Bonini, R.A.; Straccia, P.; Scian, D.; Soibelzon, L.; Prevosti, F.J. 2017. Isotopic insight on paleodiet of extinct Pleistocene megafaunal Xenarthrans from Argentina. *Gondwana Research* 48: 7-14.
- Briot, D. 2008. Sr isotopes of the shells of the euryhaline gastropod *Potamides lamarcki* from the Oligocene of the French Massif Central and Paris Basin — A clue to its habitats. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 268: 116–122.
- Cabrera, F.; Martínez, S. 2012. The oldest Odontostomidae (Mollusca: Gastropoda): *Bahiensis priscus* n. sp. (Paleocene, Uruguay). *Paläontologische Zeitschrift*, 86: 451-456.
- Cabrera, F.; Martínez, S.; Ubilla, M. 2018a. New radiocarbon AMS ages on mollusks from the Sopas Formation (Pleistocene, Uruguay) and a new continental Holocene record for Uruguay. V International Paleontological Congress. 2018, París.
- Cabrera, F.; Martínez, S.; Verde, M. 2018b. Continental Late Cretaceous gastropod assemblages from Uruguay. Paleocology, age, and the oldest record of two families and a genus. *Historical Biology*. In press.
- Cabrera, F., Montenegro, F., Ubilla, M., Martínez, S. 2022. Palaeoecological analysis of two Late Pleistocene continental mollusc assemblages from Uruguay. *WCM 2022, München*.
- Cabrera, F., Montenegro, F., Badín, AC, Ubilla, M., Martínez, S. en revisión. New ages and new records of terrestrial and freshwater mollusk species for the Quaternary of Uruguay. *Journal of Southamerican Earth Sciences*.
- Cerling, T.E.; Harris, J.M. 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia*. 120(3):347–363.
- Cesare, E.; Shackleton, N.J. 1974. The Brunhes Epoch: Isotopic Paleotemperatures and Geochronology. *Science, New Series*, 183(4124): 511-514.
- Cesare, E.; Gartner, S.; Lidz, B.; Eldridge, K.; Elvey, D.K.; Huang, T.C.; Stipp, J.J.; Swanson, M.F. 1975. Paleoclimatological Analysis of Late Quaternary Cores from the Northeastern Gulf of Mexico. *Science, New Series*, 189(4208): 1083-1088.
- Chauvaud, L.; Lorrain, A.; Dunbar, R.B.; Paulet, Y.V.; Thouzeau, G.; Jean, F.; Guarini, J.M.; Mucciarone, D. 2005. Shell of the Great Scallop, *Pecten maximus*, as a high frequency archive of paleoenvironmental changes. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 6(8): 1–15.
- Colonese, A.C.; Zanchetta, G.; Perlès, C.; Drysdale, R.N.; Manganelli, G.; Baneschi, I.; Dotsika, E.; Valladas, H. 2013. Deciphering late Quaternary land snail shell $\delta^{18}O$ and $\delta^{13}C$ from Franchthi Cave (Argolid, Greece). *Quaternary Research*, 80(1): 66-75.
- Czerwonogora, A.; Fariña, R.A.; Tonni, E.P. 2011. Diet and isotopes of late Pleistocene ground sloths: first results for *Lestodon* and *Glossotherium* (Xenarthra, Tardigrada). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 262, 257–266.
- Daners, G. 2008. Plantas fósiles. En: Perea, D. (ed.). *Fósiles de Uruguay*. DIRAC. Montevideo, Uruguay.
- Dantas, M.A.T.; Cherkinsky, A.; Bocherens, H.; Drefahl, M.; Bernardes C.; Franca L.D.M. 2017. Isotopic paleoecology of the Pleistocene megamammals from the Brazilian Intertropical Region: Feeding ecology ($\delta^{13}C$), niche breadth and overlap. *Quaternary Science Reviews*, 170, pp. 152-163
- De Francesco, C.G.; Hassan, G.S. 2008. Dominance of reworked fossil shells in modern estuarine environments: implications for paleoenvironmental reconstructions based on biological remains. *Palaios*, 23: 14-23.
- De Francesco, C.G. 2010. Moluscos y paleoambientes del centro-oeste de Argentina durante el Cuaternario. En: Zárate, M.; Gil, A.; Neme, G. (comps.) *Condiciones paleoambientales y ocupaciones humanas durante la transición Pleistoceno–Holoceno y Holoceno de Mendoza*. Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología. Pp. 151.
- Dettman, D.L.; Reische, A.K.; Lohmann, K.C. 1999. Controls on the stable isotope composition of seasonal growth bands in aragonitic fresh-water bivalves (Unionidae). *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 63: 1049–1057.

- Domingo, L.; Prado, J.L.; Alberdi, M.T. 2012. The effect of paleoecology and paleobiogeography on stable isotopes of Quaternary mammals from South America. *Quaternary Science Review*, 55, 103e113.
- Elliot, M.; deMenocal, P.B.; Braddock, K.L.; Howe, S.S. 2003. Environmental controls on the stable isotopic composition of *Mercenaria mercenaria*: potential application to paleoenvironmental studies. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 4: 1056–1072.
- França, L.M.; Dantas, M.A.T.; Bocchiglieri, A.; Cherkinsky, A.; Ribeiro, A.S.; Bocherens, H. 2015. Chronology and ancient feeding ecology of two upper Pleistocene megamammals from the Brazilian Intertropical Region. *Quat. Sci. Rev.* 99 (2014),78–83.
- Gillikin, D.P.; Ridder, F.D.; Ulens, H.; Elskens, M.; Keppens, E.; Baeyens, W.; Dehairs, F. 2005. Assessing the reproducibility and reliability of estuarine bivalve shells (*Saxidomus giganteus*) for sea surface temperature reconstruction: Implications for paleoclimate studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 228: 70-85.
- Gillikin, D.P.; Dehairs, F.; Lorrain, A.; Steenmans, D.; Baeyens, W.; André, L. 2006. Barium uptake into the shells of the common mussel (*Mytilus edulis*) and the potential for estuarine paleo-chemistry reconstruction. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 70: 395-407.
- Goodwin, D.H.; Flessa, K.W.; Schöne, B.R.; Dettman, D.L. 2001. Cross-calibration of daily growth increments, stable isotope variation, and temperature in the Gulf of California bivalve mollusk *Chione cortezi*: implications for environmental analysis. *Palaios*, 16: 387–398.
- Goodwin, D.H.; Schöne, B.R.; Dettman D.L. 2003. Resolution and fidelity of oxygen isotopes as paleotemperature proxies in Bivalve mollusk shells: models and observations. *Palaios*, 5: 110-125.
- Goso Aguilar, C. 2006. Aspectos sedimentológicos y estratigráficos de los depósitos cuaternarios de la costa platense del Departamento de Canelones (Uruguay). *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 13:77-89
- Goso, C.; Ubilla, M. 2004. Los depósitos continentales cuaternarios en el norte de Uruguay: estratigrafía y paleontología. IV Congreso Uruguayo de Geología, Actas 13: 1-6
- Grossman, E.L.; Ku, T.L. 1986. Oxygen and carbon isotope fractionation in biogenic aragonite: temperature effects. *Chemical Geology (Isotope Geoscience Section)*, 59: 59-74.
- Hassan, G.S.; De Francesco, C.G.; Peretti, V. 2011. Distribution of diatoms and mollusks in shallow lakes from the semiarid Pampa region, Argentina: Their relative paleoenvironmental significance. *Journal of Arid Environments*, 78: 65-72.
- Jones, D.S.; Arthur, M.A.; Allard, D.J. 1989. Sclerochronological records of temperature and growth from shells of *Mercenaria mercenaria* from Narragansett Bay, Rhode Island. *Marine Biology*, 102: 225–234
- Jones, W., Rinderknecht, A., Alvarenga, H., Montenegro F, H y M Ubilla. (2017), The last terror birds (Aves, Phorusrhacidae): new evidence from the late Pleistocene of Uruguay, *PalZ* 41 1-8. <https://doi.org/10.1007/s12542-017-0388-y>.
- Lahijani, H.; Tavakoli, V.; Hosseindoost, M. 2007. History of Caspian environmental changes by molluscan stable isotope records. *Journal of Coastal Research*, SI 50 (Proceedings of the 9th International Coastal Symposium), 438-442.
- Lopes, R.P.; Ribeiro, A.M.; Dillenburg, S.R.; Schultz, C.L. 2013. Late middle to late Pleistocene paleoecology and paleoenvironments in the coastal plain of Rio Grande do Sul state, Southern Brazil, from stable isotopes in fossils of *Toxodon* and *Stegomastodon*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 369 (2013), 385–394. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.10.042>.
- MacFadden, B.J. 2005. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America. *Quat. Res.* 64 (1), 113–124. <http://dx.doi.org/10.1016/j.yqres.2005.05.003>.
- Martínez, S. 1988. Adiciones a la malacofauna de la Fm. Sopas (Pleistoceno Superior, Uruguay), con algunas consideraciones paleoecológicas. *Paulacoutiana*, 3: 67-75.
- Martínez, S.; Ubilla, M.; Verde, M.; Perea, D.; Rojas, A.; Guérèquiz, R.; Piñeiro, G. 1999. Paleoecology and Geochronology of Uruguayan Coastal Marine Pleistocene Deposits. *Quaternary Research*, 55: 246-254.
- Martínez, S.; Rojas, A. 2004. Quaternary continental molluscs from Northern Uruguay: distribution and paleoecology. *Quaternary International*, 114: 123-128.
- Martínez, S.; Ubilla, M. 2004. El Cuaternario en Uruguay. En: Veroslavsky, G.; Ubilla, M.; Martínez, S. (eds.). *Cuencas sedimentarias de Uruguay – Cenozoico*. DIRAC, Montevideo, Uruguay.
- Meneghin H (2016) La tradición Fell en el sur del territorio uruguayo. Seis nuevas dataciones radiocarbónicas. *Orígenes* 14:1–27
- Metref, S.; Rousseau, D.D.; Bentaleb, I.; Labonne, M.; Vianey-Liaud, M. 2003. Study of the diet effect on $\delta^{13}C$ of shell carbonate of the land snail *Helix aspersa* in experimental conditions. *Earth and Planetary Science Letters*, 211: 381–393.
- Montenegro, F.; Roland, G.; Garcia, G.; Rinderknecht, A.; Ubilla, D.; Lecuona, G; Jones, W. 2011. Los vertebrados fósiles del arroyo Perico Flaco, Departamento de Soriano, Uruguay. *Ameghiniana* 48, 184R.
- Montenegro, F., Cabrera, F., Corona, A., Martínez, S., Ubilla, M. 2022. Nuevas localidades con vertebrados fósiles para la

- Formación Dolores (Pleistoceno Tardío – Holoceno Temprano), Uruguay. XXXV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. del 18 al 20 de mayo en el Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina.
- Morosi, E.; Ubilla, M. 2017. Dietary and Palaeoenvironmental Inferences in *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Protheroheriidae) using Carbon and Oxygen Stable Isotopes (Late Pleistocene; Uruguay). *Historical Biology*, DOI: 10.1080/08912963.2017.1355914.
- Mueller-Lupp, T.; Bauch H.A.; Erlenkeuser, H. 2004. Holocene hydrographical changes of the eastern Laptev Sea (Siberian Arctic) recorded in $\delta^{18}O$ profiles of bivalve shells. *Quaternary Research*, 61: 32-41.
- Ohlweiler, F.P.; Kawano, T. 2001. Effects of the Desiccation on *Biomphalaria tenagophila* (Orbigny, 1835) (Mollusca) Infected by *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96(5): 737-749.
- Ohlweiler, F.P.; Kawano, T. 2002. *Biomphalaria tenagophila* (Orbigny, 1835) (MOLLUSCA): adaptation to desiccation and susceptibility to infection with *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 44(4): 191-201.
- Rojas, A.; Martínez, S. 2008. Las últimas ingresiones marinas. En: Perea, D. (ed.). *Fósiles de Uruguay*. DIRAC. Montevideo, Uruguay.
- Schöne, B.R.; Flessa, K.W.; Dettman, D.L.; Goodwin, D.H.; Roopnarine, P.D. 2002. Sclerochronology and growth of the bivalve mollusks *Chione* (*Chionista*) *fluctifraga* and *C. (Chionista) cortezi* in the northern Gulf of California, Mexico. *The Veliger*, 45: 45–54.
- Stott, L.D. 2002. The influence of diet on the $\delta^{13}C$ of shell carbon in the pulmonate snail *Helix aspersa*. *Earth and Planetary Science Letters*, 195: 249–259.
- Surge, D.M.; Lohmann, K.C.; Dettman, D.L. 2001. Controls on isotopic chemistry of the American oyster, *Crassostrea virginica*: implications for growth patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 172: 283–296.
- Taylor, D.W. 2003. Introduction to *Physidae* (Gastropoda: Hygrophila); biogeography, classification, morphology. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 51(1): 1-287.
- Ubilla, M.; Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12: 75-90.
- Ubilla, M. 2004. Mammalian biostratigraphy of Pleistocene fluvial deposits in northern Uruguay, South America. *Proceedings of the Geologists' Association*, 115: 347-357.
- Ubilla, M.; Perea, D.; Goso, C.; Lorenzo, N. 2003. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International*, 114: 129-142.
- Ubilla, M.; Perea, D.; Martínez, S. 1994. Paleofauna del Cuaternario Tardío continental del Uruguay (Fm. Sopas y Fm. Dolores). *Acta Geológica Leopodensia*, 39(1): 441-458.
- Ubilla, M.; Perea, D.; Rinderknecht, A.; Corona, A. 2009. Pleistocene mammals from Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and environmental connotations. In: Girardi S, Scherer C (eds) *Ribeiro AM. Cuaternario de Rio Grande do Sul. Integrando Conhecimentos. Monografías, Sociedade Brasileira de Paleontología, Porto Alegre*
- Ubilla, M.; Martínez, S. 2016. Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay, Capítulo 3. Series Editors: Rabassa, J., Lohmann, G., Notholt, J., Mysak, L.A., Unnithan, V. *SpringerBriefs in Earth System Sciences*
- Ubilla, M.; Corona, A.; Rinderknecht, A.; Perea, D.; Verde, M. 2016. Marine Isotope Stage 3 (MIS-3) and continental beds from northern Uruguay (Sopas Formation): paleontology, chronology and climate In Gasparini, GM, Rabassa J, Deschamps MC & Tonni EP: *Marine Isotope Stage 3 in Southern South America 60 KA B.P.-30 KA B.P.* Editorial Springer International Publishing AG-Springer Earth System Sciences.
- Verde, M.; Ubilla, M.; Jiménez, J.J.; Genise, J.F. 2007. A new earthworm trace fossil from paleosols: Aestivation chambers from the Late Pleistocene Sopas Formation of Uruguay. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 243: 339-347.
- Wanamaker Jr.; A.D., Kreutz, K.J.; Wilson, T.; Burns Jr., H.W.; Introne, D.S.; Feindel, S. 2008. Experimentally determined Mg/Ca and Sr/Ca ratios in juvenile bivalve calcite for *Mytilus edulis*: implications for paleotemperature reconstructions. *Geo-Marine Letters* DOI 10.1007/s00367-008-0112-8.
- Wood, A.M.; Haro, C.R.; Haro, R.J.; Sandland, G.J. 2011. Effects of desiccation on two life stages of an invasive snail and its native cohabitant. *Hydrobiologia*, 675:167–174.
- Yan, H.; Lee, X.; Zhou, H.; Cheng, H.; Peng, Y.; Zhou, Z. 2009. Stable isotope composition of the modern freshwater bivalve *Corbicula fluminea*. *Geochemical Journal*, 43: 379-387.
- Yanes, Y.; García-Alix, A.; Asta, M.P.; Ibáñez, M.; Alonso, M.R.; Delgado, A. 2013. Late Pleistocene–Holocene environmental conditions in Lanzarote (Canary Islands) inferred from calcitic and aragonitic land snail shells and bird bones. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 378: 91–102.
- Yanes, Y.; Izeta, A.D.; Cattáneo, R.; Costa, T.; Gordillo, S. 2014. Holocene (~4.5–1.7 cal. kyr BP) paleoenvironmental conditions in central Argentina inferred from entire-shell and intra-shell stable isotope composition of terrestrial gastropods. *The*

Holocene, 24(10) 1193–1205.

Zakharov, Y.D.; Popov, A.M.; Shigeta, Y.; Smyshlyeva, O.P.; Sokolova, E.A.; Nagendra, R.; Velivetskaya, T.A.; Afanasyeva, T.B. 2006. New Maastrichtian oxygen and carbon isotope record: Additional evidence for warm low latitudes. *Geosciences Journal* 10: 347-367.

Licenciamiento

Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional. (CC BY-NC-ND)