

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES y MUSEO

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA



TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES

**Bivalvos Protobranquios y Septibranquios de aguas profundas del Mar
Argentino**

Tesista: Lic. Leonel Iván Pacheco

Directores: Dr. Guido Pastorino

Dr. Gustavo Darrigran

Lugar de Trabajo: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"

Buenos Aires, 2024

Índice

Agradecimientos	6
Publicaciones y Presentaciones a Congresos del Trabajo de Tesis	8
Resumen	10
Abstract	12
Organización de esta Tesis	14
Capítulo 1 - Introducción general	15
Mar profundo.....	15
Bivalvos de profundidad	16
Septibranchios.....	17
Protobranchios.....	19
Biogeografía	20
Objetivos	25
Hipótesis	26
Capítulo 2 - Materiales y métodos	27
Área de muestreo	27
Recolección y procesamiento de muestras	30
Terminología	32
Estudios complementarios.....	34
Morfometría	34
Análisis Biogeográfico.....	35
Microtomografía computarizada.....	36
Molecular.....	37
Capítulo 3 - Septibranchia: Cuspidarioidea Dall, 1886	43
Introducción.....	43
Resultados.....	47
Cuspidarioidea Dall, 1886.....	47
Cuspidariidae Dall, 1886.....	47
<i>Cuspidaria</i> Nardo, 1840	48
<i>Cuspidaria exigua</i> (Jeffreys, 1876).....	48
<i>Cuspidaria circinata</i> (Jeffreys, 1876)	51
<i>Cuspidaria bicarinata</i> (Jeffreys, 1882).....	54
<i>Cuspidaria kerguelensis</i> (E. A. Smith, 1885)	59
<i>Cuspidaria platensis</i> (E. A. Smith, 1885)	62
<i>Cuspidaria parva</i> Verrill & Bush, 1898.....	67
<i>Cuspidaria tenella</i> E. A. Smith, 1907	69
<i>Cuspidaria concentrica</i> Thiele, 1912.....	73

<i>Cuspidaria infelix</i> Thiele, 1912.....	75
<i>Cuspidaria barnardi</i> Knudsen, 1970	79
<i>Cuspidaria minima</i> Egorova, 1993.....	83
<i>Cuspidaria multicostata</i> Egorova, 1993.....	85
<i>Cuspidaria smirnovi</i> Egorova, 1998	85
<i>Cuspidaria infirma</i> Pacheco, Teso & Pastorino, 2022.....	86
<i>Cuspidaria namuncura</i> Pacheco, Teso & Pastorino, 2022	91
<i>Cuspidaria cancellata</i> Pacheco, Teso & Pastorino, 2022.....	92
<i>Cuspidaria</i> sp.	94
<i>Cardiomya</i> Adams, 1864.....	96
<i>Cardiomya cleryana</i> (d'Orbigny, 1846).....	96
<i>Cardiomya fragilissima</i> (E. A. Smith, 1885)	99
<i>Cardiomya knudseni</i> (Allen & Morgan, 1981).....	102
<i>Myonera</i> Dall & E. A. Smith en Dall (1886)	105
<i>Myonera paucistriata</i> Dall, 1886	105
<i>Myonera alleni</i> Poutiers, 1995.....	108
<i>Myonera</i> sp.....	110
<i>Tropidomya</i> Dall & E. A. Smith, 1886	111
<i>Tropidomya abbreviata</i> (Forbes, 1843)	112
<i>Rhinoclama</i> Dall & E. A. Smith en Dall, 1886.....	113
<i>Rhinoclama notabilis</i> (Jeffreys, 1876).....	114
<i>Bathyneera</i> Scarlato & Starobogatov, 1983.....	116
<i>Bathyneera demistriata</i> (Allen & Morgan, 1981)	116
Protocuspidariidae Scarlato & Starobogatov, 1983	119
<i>Protocuspidaria</i> Allen & Morgan, 1981.....	119
<i>Protocuspidaria verity</i> Allen & Morgan, 1981	119
<i>Protocuspidaria</i> cf. <i>atlantica</i> Allen & Morgan, 1981	121
Anatomía de <i>Cuspidaria</i> y <i>Cardiomya</i> mediante MicroCT.....	124
<i>Cuspidaria</i>	124
<i>Cardiomya</i>	131
Análisis morfométrico	134
Capítulo 4 - Septibranchia: Poromyoidea Dall 1886	137
Introducción.....	137
Resultados.....	139
Poromyoidea Dall, 1886	139
Cetoconchidae Ridewood, 1903.....	139
<i>Cetoconcha</i> Dall, 1886	139
<i>Cetoconcha bulla</i> (Dall, 1881).....	140
<i>Cetoconcha sarsii</i> (E. A. Smith, 1885)	142
<i>Cetoconcha spinulosa</i> (Thiele, 1912)	143
<i>Cetoconcha</i> sp. nov.....	147
Anatomía de <i>Cetoconcha</i>	150
Capítulo 5 - Septibranchia: Verticordioidea Stolickza, 1870	154
Introducción.....	154
Resultados.....	156
Verticordioidea Stolickza, 1870	156

Verticordiidae Stolickza, 1871	156
<i>Verticordia</i> J. de C. Sowerby, 1844	157
<i>Verticordia quadrata</i> E. A. Smith, 1885	157
Lyosiellidae Dall, 1985	158
<i>Lyonsiella</i> Friele, 1879.....	159
<i>Lyonsiella abyssicola</i> (G. O. Sars, 1872).....	159
<i>Lyonsiella perplexa</i> Allen & Turner, 1974	162
<i>Lyonsiella</i> cf. <i>fragilis</i> Allen & Turner, 1974	163
<i>Lyonsiella</i> sp. nov.....	164
<i>Allogramma</i> Dall, 1903	168
<i>Allogramma formosa</i> (Jeffreys, 1882).....	168
<i>Policordia</i> Dall, Bartsch & Rehder, 1938	170
<i>Policordia gemma</i> (Verrill, 1880).....	170
<i>Policordia angelika</i> (Linse, 2002).....	173
Capítulo 6 – Análisis biogeográfico	175
Capítulo 7 - Análisis molecular	182
Análisis de calidad de las secuencias obtenidas	182
Análisis bioinformático	182
Capítulo 8 - Protobranchia: Nuculidae y Nuculanidae	186
Resultados.....	186
Nuculanidae H. Adams & A. Adams, 1854.....	186
<i>Propeleda</i> Iredale, 1924.....	186
<i>Propeleda longicaudata</i> (Thiele, 1912).....	186
<i>Propeleda louiseae</i> (A. H. Clarke, 1961).....	191
Nuculidae J. E. Gray, 1824	194
<i>Nucula</i> Lamark, 1799	194
<i>Nucula</i> cf. <i>atacellana</i> Shenck, 1939.....	194
<i>Ennucula</i> Iredale, 1931	196
<i>Ennucula</i> sp.....	196
Capítulo 9 – Discusión.....	199
Sistemática.....	199
Septibranchia.....	199
Protobranchia	203
MicroCT.....	203
Morfometría	206
Biogeografía	207
Molecular	212
Capítulo 10 - Conclusiones	214
Sistemáticas	214
Metodológicas	215
Biogeográficas.....	215

Bibliografía217

Agradecimientos

Me gustaría agradecer a todas las personas que, ya sea directamente o indirectamente me permitieron completar esta etapa de mi desarrollo académico.

Mis padres, Fabiana Lemos y Carlos Pacheco, quienes incentivaron mi amor por la naturaleza y me dieron la oportunidad de seguir una carrera que amo.

Mi hermana Gala y al resto de mi familia y mis mascotas por su apoyo incondicional.

Mi pareja y compañera Carola Faviero por su amor, ternura y paciencia durante la elaboración de este trabajo.

A mis amigos por su compañía todos estos años: Juan, Ro, Denus, Nico, Dani, Alma, Agus, Cele, Lara, Rafa, Esteban y Adriel.

Guido Pastorino y Valeria Teso quienes me dieron no solo la oportunidad de empezar a trabajar en el Laboratorio de Ecosistemas Costeros (LEMar) en 2015 sino también confiaron en mí como directores de beca doctoral.

Gustavo Darrigran por introducirme al mundo de la Malacología y sumarse a este proyecto.

Pablo Penchaszadeh por fundar el increíble laboratorio del que me honra ser parte.

Todos mis compañeros del Laboratorio de Ecosistemas Marinos (actuales y pasados) que fueron esenciales para el desarrollo de esta tesis, no solo con sus incontables consejos y ayuda sino también con tantos lindos momentos que ayudaron a aliviar un poco el estrés del trabajo: Noe, Reni, Marian, Dani, Jessi, Rodrigo, Sonia, Juli, Sofí, Charly, Diego, Flor, Joni y Pame.

A los Jurados de esta tesis: Dr. Miguel Griffin, Dr. Javier Signorelli y Dr. Federico Márquez por el enorme esfuerzo que pusieron en la corrección de esta tesis, así como sus sugerencias.

A todos los miembros del personal de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo que me ayudaron a poder defender esta tesis a tiempo.

Aquellos que trabajan en colecciones ya sea locales como internacionales: John Pfeiffer (USNM), Ellen Strong (USNM), Yolanda Villacampa (USNM), Andreia Salvador (NHMUK), Tom

White (NHMUK), Thomas von Rintelen (MZB), Christine Zorn (ZMB), Bo Delling (NRM), Anna Persson (NRM), Martin Sørensen (NHMD), Tom Schiøtte (NHMD), Torsten Hugo Struck (NHMO), Ann-Helen Rønning (NHMO), Karsten Sund (NHMO), Oscar Galvez Herrera (MNHNC), Adam Baldinger (MCZ), Alejandro Tablado (MACN), Gustavo Darrigran (MLP), Monica Tassara (MLP), Diego Gutiérrez Gregoric, Hugo Merlo (MLP), Gonzalo Giribet (MCZ) y Jennifer Trimble (MCZ).

Quienes que brindaron muchas observaciones a lo largo de todo el trabajo (Cleo Oliveira, Tarcilla Carvalho de Lima, Fabrizio Scarabino y Fabrizio Marcondes-Machado). Quisiera resaltar al Dr. Fabrizio Machado por haber inspirado la incorporación de estudios de Microtomografía computarizada a este trabajo así como poder brindarme su esencial ayuda durante mi aprendizaje en la técnica.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) de Argentina por proveerme la Beca Doctoral Temas Estratégicos con la cual pude llevar a cabo esta investigación. A su vez, también agradezco el financiamiento otorgado por la Asociación Malacológica Argentina (premio para estudiantes J. J. Parodiz 2020), la Fundación PADI (2021-68560) y la Sociedad de Biología de Aguas Profundas (Support Awards 2022).

Publicaciones y Presentaciones a Congresos del Trabajo de Tesis

Pacheco L, Pastorino G y Teso V (2018) “Análisis Morfométrico de Contorno sobre valvas de moluscos bivalvos del género *Cuspidaria* Nardo, 1840 del Mar Argentino”. X Jornadas de Ciencias del Mar.

Pacheco L, Pastorino G y Teso V (2019) “Bivalvos del género *Cuspidaria* en aguas profundas del atlántico sudoccidental”. III Congreso Argentino de Malacología.

Pacheco L, Pastorino G y Teso V (2020) “Sobre el patrón de distribución de los poros septales a partir del estudio anatómico de especies de *Cuspidaria* del Atlántico Sudoccidental”. XI Congreso Latinoamericano de Malacología, Congreso virtual, 2020.

Teso, V; Martinez, M; Lauretta, D; Pastorino, G; Urteaga, D; Averbuj, A; Brogger, M; Arrighetti, F; Rivadeneira, P; Flores, J; Pertossi, R; Sánchez, N; Pacheco, L ; Di Luca, J; Sanchez Antelo, C; Risaro, J; Ciocco, R; Penchaszadeh, P (2020) “Growing Up in the Deep-Sea Protected development in deep-sea invertebrates: A case study in the southwestern Atlantic Ocean” Environment Coastal y Offshore: Special Issue Deep sea: 48-51.

Pacheco L., Pastorio G y Teso V (2022) La micro tomografía computarizada como herramienta para la descripción de moluscos: el empleo del género *Cuspidaria*, Nardo 1840. Boletín de la Asociación Argentina de Malacología (ASAM) 12 (2): 16-22.

Pacheco L., Pastorino G y Teso V (2022) “Estudio anatómico de los bivalvos del género *Cuspidaria* Nardo, 1840, mediante micro tomografía computarizada”. IV Congreso Argentino de Malacología.

Pacheco L, Pastorino G y Teso V (2022) Taxonomy y biogeography of bivalves of the genus *Cuspidaria* Nardo, 1840, from the southern Southwestern Atlantic deep sea. Malacologia (1-2):137-175.

Teso V, Scarabino F, Pacheco L y Pastorino G (2022) “Los gasterópodos marginélidos en el sur del Atlántico sudoccidental y en las aguas antárticas argentinas”. IV Congreso Argentino de Malacología.

Pacheco L., Pastorio G y Teso V (aceptado) Use of Traditional Tools y Micro-Computed Tomography for the Taxonomy of Carnivorous Bivalves from the Deep Waters of Southwestern Atlantic. Zoological Journal of the Linnean Society.

Resumen

En esta tesis se estudia la taxonomía alfa de los bivalvos septibranchios y protobranchios de aguas profundas del Mar Argentino. Estos grupos de bivalvos se caracterizan por habitar predominantemente en el mar profundo, donde agrupan alrededor de la mitad de las especies de bivalvos conocidas. Los registros conocidos para el Mar Argentino provienen de las expediciones *HMS Challenger* y *Atlantis II*, así como numerosas campañas antárticas/subantárticas. Las campañas oceanográficas llevadas a cabo en el cañón submarino Mar del Plata y el talud continental alrededor del Banco Burdwood han provisto el material básico para el desarrollo de esta tesis.

Se analizaron 330 lotes conteniendo 716 especímenes y 478 valvas desarticuladas provenientes del material coleccionado durante las campañas mencionadas, así como aquel depositado en colecciones malacológicas locales e internacionales, tales como MACN, MLP, USNM, MCZ y NHMUK. Se realizó un estudio principalmente morfológico, incluyendo caracteres conchológicos y anatómicos. Se emplearon técnicas tradicionales como la disección de material bajo lupa estereoscópica y la observación con microscopio electrónico de barrido, y métodos alternativos como la microtomografía computarizada. Este último permite la obtención de un modelo tridimensional del organismo que puede ser inspeccionado sin necesidad de dañar la muestra original. Para validar la delimitación morfológica entre especies se usó morfometría de contorno. Por otro lado se realizó un análisis jerárquico de conglomerados con el objetivo de encontrar patrones de distribución biogeográfica. Un estudio molecular fue realizado empleando secuencias del gen 18S provenientes de Genbank y de muestras propias bajo los métodos de Máxima Verosimilitud y de Inferencia Bayesiana.

Se registraron 42 especies de septibranchios en el Mar Argentino y sus alrededores, i. e.: 29 Cuspidarioidea, 4 Poromyoidea y 9 Verticordioidea; aumentando en 10 el número de especies conocidas para el área. Se verificaron 17 especies de las 32 especies previamente citadas en la región y 14 tienen un registro dudoso. Se considera que los septibranchios están poco representados en la región, respecto del total de especies conocidas. Los protobranchios están representados por 7 especies de aguas profundas i.e.: 5 de Nuculidae y 2 de Nuculanidae. Las distribuciones geográficas y batimétricas de los bivalvos septibranchios siguen la distribución de las masas de agua, que es continua a lo largo del talud al menos hasta los 1.000 m. Siete especies de septibranchios se distribuyen a ambos lados del Frente Polar Antártico, por lo que esta barrera geográfica no las limita. Los árboles filogenéticos obtenidos

soportan la monofilia de Septibranchia, Cuspidarioidea y Poromyoidea, mientras que Verticordioidea resulta polifilético.

Abstract

In this thesis, the alpha taxonomy of the deep-water septibranch and protobranch bivalves of the Argentine Sea is studied. These groups of bivalves are characterized by inhabiting predominantly deep-sea environments, comprising about half of the known bivalve species. Known records for the Argentine Sea come from the *HMS Challenger* and *Atlantis II* expeditions, as well as numerous Antarctic/sub-Antarctic campaigns. The oceanographic campaigns carried out in the Mar del Plata submarine canyon and the continental slope surrounding the Burdwood Bank have provided the basic material for the development of this thesis.

Three hundred and thirty lots containing 716 specimens and 478 disarticulated valves from material collected during the mentioned campaigns, as well as those deposited in local and international malacological collections such as MACN, MLP, USNM, MCZ, and NHMUK, were analyzed. A mainly morphological study was conducted, including conchological and anatomical characters. Traditional techniques such as dissection under a stereoscopic microscope and observation with a scanning electron microscope were used, as well as alternative methods like computed microtomography. This latter technique allows for obtaining of a three-dimensional model of the organism that can be inspected without damaging the original sample. Contour morphometry was used to validate the morphological delimitation between species. Additionally, a hierarchical cluster analysis was conducted to find patterns of biogeographic distribution. A molecular study was carried out using 18S gene sequences from GenBank and own samples under Maximum Likelihood and Bayesian Inference methods.

Forty-two species of septibranchs were recorded in the Argentine Sea and its surroundings, i.e.: 29 Cuspidarioidea, 4 Poromyoidea, and 9 Verticordioidea; increasing the number of known species for the area by 10. Seventeen of the 32 previously cited species in the region were verified, and 14 have dubious records. Septibranchs are considered underrepresented in the region concerning the total known species. Protobranchs are represented by 7 deep-water species, i.e.: 5 Nuculidae and 2 Nuculanidae. The geographic and bathymetric distributions of septibranch bivalves follow the distribution of water masses, which is continuous along the slope at least up to 1,000 m. Seven species of septibranchs are distributed on both sides of the Antarctic Polar Front, so this geographical barrier does not

limit them. The obtained phylogenetic trees support the monophyly of Septibranchia, Cuspidarioidea, and Poromyoidea, while Verticordioidea is polyphyletic.

Organización de esta Tesis

Esta tesis se encuentra estructurada en diez capítulos. El primero desarrolla las características del mar profundo, así como generalidades de los dos grupos de bivalvos explorados en este trabajo, mientras que el segundo explica la metodología empleada. Los siguientes tres capítulos abarcan las especies registradas en cada superfamilia septibranchios. Estos son continuados por dos capítulos donde se exponen los resultados de los análisis biogeográficos y moleculares obtenidos a partir del estudio de las muestras de Septibranchios. El capítulo ocho exhibe las especies de Protobranchia de aguas profundas argentinas estudiadas. Por último, el capítulo nueve incluye la discusión de todos los resultados conseguidos y el diez las conclusiones finales de este trabajo.

Capítulo 1 - Introducción general

Mar profundo

El mar profundo es el ecosistema más grande del planeta, pero, a su vez, es uno de los menos estudiados (Brandt *et al.*, 2007a; Ramirez-Llodra *et al.*, 2011). Hasta mitad del siglo pasado este ambiente se consideraba estable, homogéneo y desprovisto de vida (Etter *et al.*, 1999; Brandt *et al.*, 2009; Cartes *et al.*, 2014). Sin embargo, esto cambió drásticamente gracias a Hessler & Sanders (1967), quienes fueron los primeros en mostrar su alta biodiversidad. Muy lejos de ser monótono, el mar profundo cuenta con numerosas formaciones geológicas, cañones submarinos, volcanes de lodo, montes submarinos, fuentes hidrotermales, fallas, entre otros, que soportan comunidades microbiales y faunísticas únicas (Brandt *et al.*, 2007a), así como variaciones batimétricas en factores tales como la salinidad, temperatura y oxígeno disuelto (Liu & Tanhua, 2021). Hoy en día, este ecosistema es considerado como uno de los más diversos (Chase *et al.*, 1998; Brandt *et al.*, 2007a). Se estima que hay más especies que en cualquier otro lugar de la Tierra y, en muchos taxones, hasta el 90% de las especies recolectadas en los sedimentos abisales son nuevas y muchas incluso raras (Brandt *et al.*, 2007a).

El mar profundo actualmente enfrenta varias amenazas, incluyendo la expansión de explotación de recursos, la disposición de residuos, la acidificación del océano y el cambio climático (Ramirez-Llodra *et al.*, 2011). Esta explotación del mar profundo genera un impacto difícil de evaluar dada la lejanía de este ambiente (Glover & Smith, 2003). Para gestionar y conservar eficazmente el mar profundo, es necesario tener una comprensión clara de sus patrones ecológicos (Carney, 2005), sin embargo, estos estudios se encuentran limitados por la alta proporción de especies desconocidas que suelen recolectarse en este ambiente (Bett & Narayanaswamy, 2014). La precisa descripción de nuevas especies y reinterpretación o redescritión de las ya conocidas son esenciales para alcanzar una adecuada identificación y lograr así comprender la biodiversidad, zoogeografía, especiación y filogenia de las aguas profundas (Brökeland & George, 2009).

El muestreo en aguas profundas es costoso, lo que ha resultado en que ciertas áreas, como las aguas profundas del Hemisferio Norte cerca de instituciones oceanográficas americanas y europeas, reciban considerablemente más atención que otras (McClain & Hardy, 2010). Las aguas profundas del Atlántico Sudoccidental, exceptuando el sector que cubre la

Antártica, representa un hueco importante en el conocimiento de este ecosistema. Tanto es así que hasta el 2012, el poco conocimiento de la biodiversidad del mar profundo argentino provenía de los registros hechos por investigadores extranjeros a partir de material obtenido en diversas campañas oceanográficas a lo largo del siglo XIX y XX. En el año 2012, el Laboratorio de Ecosistemas Marinos (LEMar) del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN) profundizó el proceso de exploración del mar profundo argentino, con énfasis en la diversidad de macroinvertebrados bentónicos. En consecuencia, no solo se han descubierto nuevas especies (Pastorino & Sánchez, 2016; Risaro *et al.*, 2020; Sánchez *et al.*, 2023), sino que también se han identificado especies con amplias distribuciones como *Theta lyronuclea* (Clarke, 1959) (Sánchez & Pastorino, 2020), *Scaphander meridionalis* Siegwald *et al.*, 2020 (Siegwald *et al.*, 2022) y *Laubierina peregrinator* Warén y Bouchet, 1990 (Pastorino, 2016) entre los moluscos, resaltando la importancia de esta región para los estudios biogeográficos.

Bivalvos de profundidad

Dentro de Mollusca, los bivalvos constituyen la segunda clase más rica en especies, luego de Gastropoda. El registro fósil de los bivalvos ha aportado mucha información en la explicación de los patrones bioestratigráficos y ecológicos a nivel global (Bieler *et al.*, 2014) y sus representantes actuales también han sido empleados como grupo modelo en diversos estudios de patrones ecológicos en aguas profundas (Etter *et al.*, 2005; Rex *et al.*, 2005; Etter *et al.*, 2011).

Allen (2008) realizó un análisis de las 456 especies y subespecies de bivalvos identificados a partir de las muestras recolectadas por el Atlantis II en las aguas profundas del Atlántico. Del total estudiado, 47% de las especies pertenecían a representantes de Protobranchia y Septibranchia, conocidos por predominar en estas aguas profundas. Debido a esta distribución casi restringida al mar profundo, el acceso a material y su estudio es una tarea compleja. En las últimas décadas ha habido un aumento en los estudios sobre la taxonomía de Septibranchia y Protobranchia en el Atlántico Sudoccidental (Oliveira & Absalão, 2009; Benaim & Absalão, 2011a, b, c, d; Machado *et al.*, 2016; entre otros). Lo conocido para el Mar Argentino y sus alrededores consiste principalmente en registros de especies a partir de las expediciones HMS *Challenger* y *Atlantis II* (Allen & Turner, 1974; Allen & Morgan, 1981; Allen & Sanders, 1982; Allen & Hannah, 1989; Allen *et al.*, 1995; Allen & Sanders, 1996a; entre otros.), así como numerosas campañas antárticas/subantárticas (Dell, 1964; Mühlenhard-Siegel, 1989; Dell,

1990; Hain, 1990; entre otros). El material obtenido en las recientes campañas oceanográficas argentinas constituye una oportunidad ideal para llevar a cabo una revisión de las especies de estos grupos registradas en la zona, así como se realizó con Mytilidae y Vesicomidae, llevando incluso a la descripción de nuevas especies (Signorelli & Pastorino 2015; Signorelli & Crespo 2017).

Septibranchios

La subclase Anomalodesmata, distribuida globalmente, incluye aproximadamente una sexta parte de las especies de Bivalvia. Este clado cuenta con una gran diversidad de tamaños, formas y modos de vida, pero poco estudiados (Harper *et al.*, 2006). Se cree que este grupo tan dominante en el Paleozoico (Runnegar, 1972; 1974) fue forzado a especializarse en nichos peculiares debido a la competencia con grupos más generalistas tales como los Pteriomorpha y Veneroidea (Morton, 2003). Uno de estos nichos es el mar profundo, donde muchos han desarrollado un modo de vida carnívoro. Gran parte de estas familias carnívoras se encuentran agrupadas hoy en día en Septibranchia. A pesar de los continuos debates en relación a la validez de Septibranchia (Harper *et al.*, 2006; Sartori & Harper, 2009; Bieler *et al.*, 2014; Combosch *et al.*, 2017; Morton & Machado, 2019; Machado & Passos, 2022), este nombre es comúnmente utilizado para incluir a tres superfamilias: Verticordioidea Stoliczka, 1871, Poromyoidea Dall, 1886 y Cuspidarioidea Dall, 1886. En aguas argentinas se conocen hasta el momento 31 especies pertenecientes a cinco familias (E. A. Smith, 1885; 1915; Dell, 1964; Allen & Turner, 1974; Allen & Morgan, 1981; Dell, 1990; Zelaya & Ituarte, 2006; entre otros.).

El nombre “Septibranchia” fue propuesto originalmente por Pelseneer (1888a) para reunir a los géneros *Cuspidaria*, *Poromya* y *Silenia* (ahora *Cetoconcha*) haciendo referencia a la presencia de un septo muscular, derivado de la modificación del ctenidio lamelibranquio filamentosos. Este septo separaba la cavidad paleal en una cámara supra e infraseptal comunicadas por diversos poros (Figura 1), ya sean separados (*Cuspidaria*) o formando dos (*Poromya*) o tres pares (*Cetoconcha*) de grupos de poros dispuestos en hilera. Comparando estos géneros con *Lyonsiella abyssicola*, Pelseneer (1888a) notó un proceso de regresión respecto al desarrollo de los ctenidios. En *Lyonsiella* los ctenidios están orientados horizontalmente y fusionados lateralmente al manto, anteriormente al pie y posteriormente a la separación entre los dos sifones formando dos cámaras que se corresponden con las cámaras supra e infraseptal. En *Poromya* se ve la misma separación pero ya muscularizada y conservando en los poros agrupados los filamentos interbranquiales. En *Cetoconcha* los

filamentos interbranquiales ya estaban ausentes y en *Cuspidaria* los poros ya no están agrupados sino separados y reducidos a 4 o 5 pares. A pesar de que los ctenidios de *Lyonsiella* presentaban diferencias respecto al usual formato de los demás Lamelibranquios, Pelseneer (1888a) no incluyó el género en Septibranchia. Tanto este género como el resto de los Verticordioidea, fueron considerados por muchos autores como cercanos a los Poromyoidea y Cuspidarioidea, pero sin ser incluidos dentro de Septibranchia hasta muchos años después (Clarke, 1962).

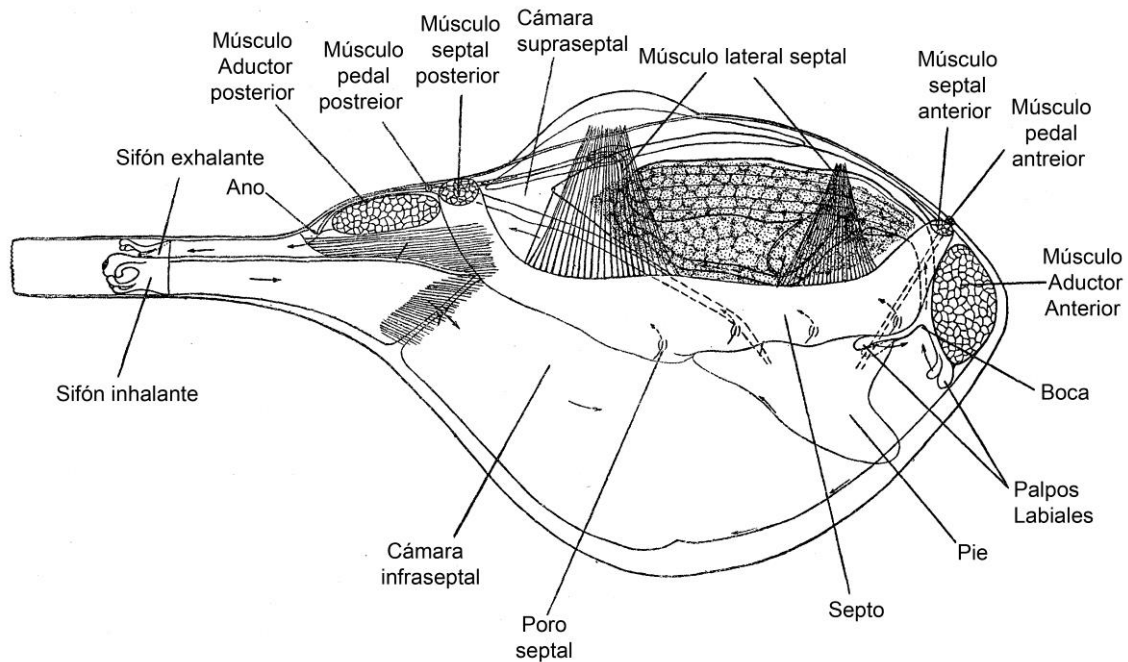


Figura 1 Ilustración del septibranquio *Cuspidaria rostrata* modificado de Yonge (1928).

La taxonomía de los miembros de Septibranchia está muy pobremente resuelta. Este grupo incluye un total de 493 especies (WoRMS, 2024), la mayoría de ellas restringidas a aguas profundas, un área de difícil acceso, y generalmente fueron descritas a partir de escasos especímenes, a veces en mal estado, y con frecuencia solo a partir de caracteres de la concha. Desafortunadamente, las descripciones basadas solo en caracteres conquiológicos tienden a dificultar el estudio de taxones polimórficos (Oliveira *et al.*, 2017), como muchas especies de *Cuspidaria* (Allen & Morgan, 1981). A pesar de estos problemas, trabajos modernos han comenzado a destacar otras características en la delimitación de especies, como la anatomía interna (Zelaya & Ituarte, 2006; Oliveira & Sartori, 2014; Machado, *et al.* 2019), y caracteres conquiológicos detallados, como la microescultura (Absalão & Oliveira, 2011).

Protobranquios

La subclase Protobranchia agrupa 750 especies (Zardus, 2002), en su mayoría detritívoros, habitantes de sustratos blandos distribuidos en todos los mares en diversos ambientes, aunque con predominio en aguas de profundidades mayores a los 200 m (Allen, 2008). En territorio argentino continental, insular y antártico se registran 67 especies (Scarabino, 2003; Zelaya, 2005; 2016).

El nombre “Protobranchia” hace referencia a la presencia de ctenidios “primitivos”, cada uno con dos demibranquias compuestas de amplios filamentos (Yonge, 1939). A diferencia de aquellos presentes en la mayor parte de los bivalvos, los ctenidios de los protobranquios no cuentan con una función filtradora sino únicamente respiratoria (Pelseneer, 1889). En estos organismos la función alimentaria la cumplen sus desarrollados palpos labiales. Estos seleccionan y transportan el alimento del sustrato hasta la boca y se encuentran compuestos por numerosas lamelas y una probóscide posterior (Figura 2). La concha se caracteriza por tener una charnela taxodonta, en la cual hay numerosos dientes de igual forma y desarrollo.

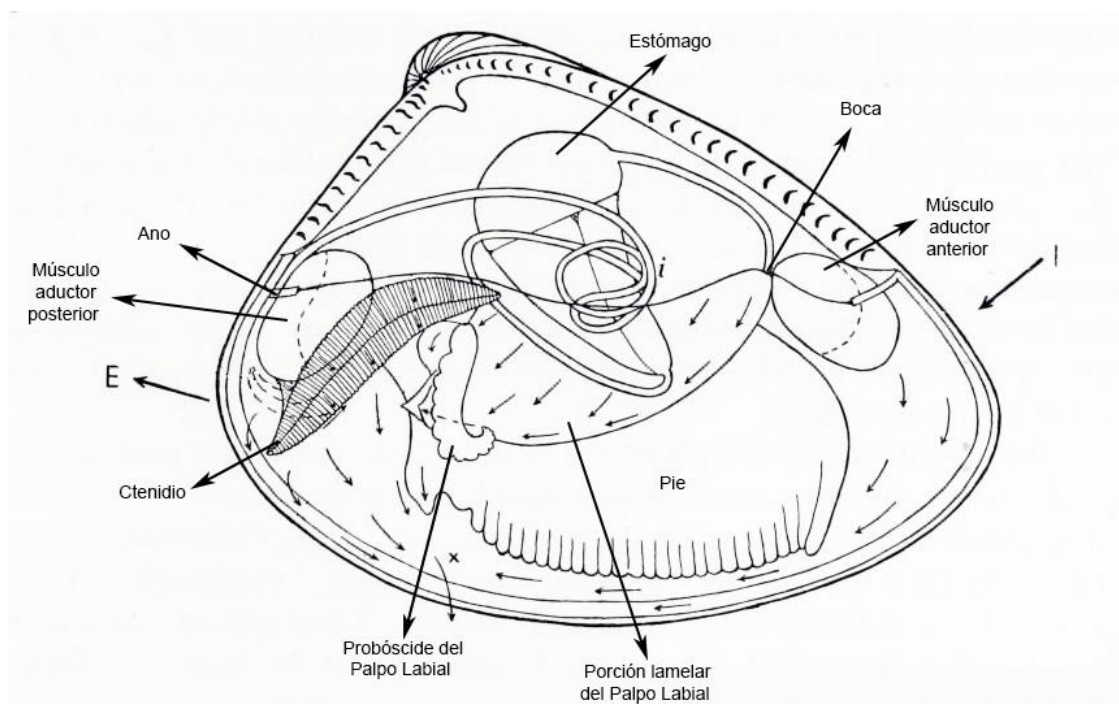


Figura 2 Ilustración de un ejemplar del género *Nucula* modificado de Yonge (1939).

Se incluyen dentro de Protobranchia tres órdenes: Nuculida, Nuculanida y Solemyida. Nuculida y Nuculanida conforman la mayor parte de las especies de Protobranchia y siguen los patrones mencionados anteriormente. Por otro lado, los Solemyida representan una excepción a la descripción general de protobranquios. Se componen de especies que se alimentan a

partir de bacterias endosimbióticas que alojan en el interior de sus muy desarrollados y expansivos ctenidios, y cuentan con una concha que carece de dentición.

La gran profundidad donde viven la mayoría de los protobranquios y su consecuente dificultad para muestrearlos han colaborado, posiblemente, a la falta de estudios, en particular aquellos moleculares (Sharma *et al.*, 2013) donde se impone la necesidad de colecciones frescas. Estos estudios son principalmente importantes en grupos de baja variabilidad morfológica como los Protobranchia, ya que numerosos estudios han detectado una gran variabilidad genética, por lo que se podría estar frente a especies crípticas (Zardus *et al.*, 2006). Estos factores, sumados a otros tales como su crecimiento no alométrico, por lo que juveniles de una especie pueden ser confundidos con adultos de otras (Zardus, 2002), y el alto grado de endemismo que existe en el Atlántico sur (Allen & Sanders, 1996b), hacen de su taxonomía una tarea compleja.

Biogeografía

Dos provincias biogeográficas, la Argentina y la Magallánica, se ubican en el Mar Argentino (Balech & Ehrlich, 2008). La primera se extiende sobre la plataforma submarina entre los 30-32°S hasta los 41-44°S. Se caracteriza por una alternancia de aguas cálidas y templadas. Por otro lado, la provincia Magallánica cubre la costa desde el límite sur de la anterior hasta el sur de Chile, así como la plataforma de toda esta área más la que se encuentra al este de la provincia Argentina. Se caracteriza por aguas frías subantárticas. En cuanto a la Antártida y las Islas del Arco de Scotia, conforman una provincia biogeográfica separada a la Magallánica, aunque algunos estudios han mencionado fauna en común entre ambas áreas (Linse, 2002; Page & Linse, 2002; Linse, 2004; Linse *et al.*, 2006; Hunter & Halanych, 2008; O'Loughlin *et al.*, 2011). Las explicaciones de esta conectividad son variadas y entre ellas se resaltan la existencia de un camino escalonado formado a partir de la conexión entre las comunidades bentónicas asociadas a las islas del Arco de Scotia (Clarke & Crame, 1989) o a los poco estudiados montes submarinos del Pasaje de Drake (Auscavitch & Waller, 2017), la dispersión de adultos a través del frente mediante balsas (Avila *et al.*, 2020), e incluso transporte de larvas mediante los remolinos (*eddies*) formados en la región (Clarke *et al.*, 2005). El Frente Polar Antártico (FPA) es considerado una importante barrera geográfica que se cree influyó en el grado de endemismo encontrada en la Antártida. No obstante, esta barrera es más efectiva en la superficie que en las aguas más profundas (Brandt *et al.*, 2007b)

En aguas profundas aún no se han establecido provincias biogeográficas, pero sí se ha registrado una compleja estratificación vertical de especies (zonación) generada por la distribución de masas de agua en la Cuenca de Campos, Brasil, (Arantes *et al.*, 2009) y en el Atlántico Norte (Radice *et al.*, 2016). Las masas de agua consisten en cuerpos de agua que se originan en un área particular del océano con una historia de formación común y características que difieren de las que las rodean (Liu & Tanhua, 2021). Las características de las masas de agua (por ejemplo, concentración de oxígeno, salinidad, temperatura, entre otras) crean entornos distintos que pueden ofrecer condiciones óptimas para diferentes especies (Radice *et al.*, 2016). Estas condiciones influyen en sus distribuciones geográficas y batimétricas y afectan la dispersión y la zonación (Brandt *et al.*, 2007a). Las diversas masas de aguas que llegan al Atlántico Sudoccidental se originaron en áreas remotas del mundo, en particular el Atlántico Norte, el Pacífico Sur y la Antártida, y es por esta razón que al Atlántico Sudoccidental se lo considera la “encrucijada de la circulación oceánica mundial” (Piola & Matano, 2001). Teso *et al.* (2019), estudiaron las distribuciones de gasterópodos y quitones en aguas del norte y sur de Argentina y obtuvieron grupos que se correspondían con la distribución de masas de agua del talud continental superior e inferior, mientras que Carranza *et al.* (2008) encontraron resultados que sugerían una correspondencia de la estructura de la comunidad de gasterópodos con las aguas subtropicales o Magallánicas en la plataforma externa de aguas uruguayas y argentinas del norte.

La distribución de masas de agua no es estable a lo largo del Mar Argentino y se describirá a continuación limitándose al norte y sur de la región*¹:

Norte del Mar Argentino (Piola & Matano, 2001; Hernández-Molina *et al.*, 2009; Preu *et al.*, 2013; Voigt, 2013)

- TW (Aguas Tropicales). Superficiales
- SACW (Aguas centrales del Atlántico Sur). Profundidades menores a 500 m
- AAIW (Aguas intermedias antárticas) 500-1000 m
- uCDW (Aguas profundas circumpolares superiores) 1000-2000 m

¹ Los rangos batimétricos aportados son aproximados ya que la estratificación varía según el área

- NADW (Aguas profundas del Atlántico Norte) 2000-3000 m
- ICDW (Aguas profundas circumpolares inferiores) 3000-3500 m
- AABW (Aguas de fondo antárticas) 3500-4000m

Cerca de la superficie se encuentran las dos principales corrientes marinas de la región: la Corriente de Brasil, con una dirección sur, y la Corriente de Malvinas, con una dirección norte. Aproximadamente a los 38°S estas corrientes chocan generando una de las zonas oceánicas más energéticas, la Confluencia de Brasil-Malvinas (Figura 3). Las masas de agua con flujo sur incluyen a TW, SACW, AAIW (aguas recirculadas con dirección sur) y NADW, mientras que aquellas de flujo norte son AAIW, uCDW, ICDW y AABW (Figura 4). Al sur de la confluencia la circulación en aguas profundas está condicionada por el flujo norte de AAIW, uCDW y ICDW. AAIW se forma por mezcla y descenso hacia el norte a lo largo del Frente Polar Antártico. Las masas uCDW y ICDW provienen de la división por interacción con NADW de la masa de agua CDW, que consiste en las aguas más profundas de la Corriente Circumpolar Antártica. NADW se origina en altas latitudes del Atlántico Norte y tiene un flujo sur que bordea el talud del continente hasta el norte de la Confluencia, alejándose de este al sur de la Confluencia cada vez más hacia el este. Debido a la batimetría de la región, la AABW, una masa de agua originada a partir de CDW y WSDW (Liu & Tanhua, 2021), queda limitada dentro de la planicie abisal argentina.

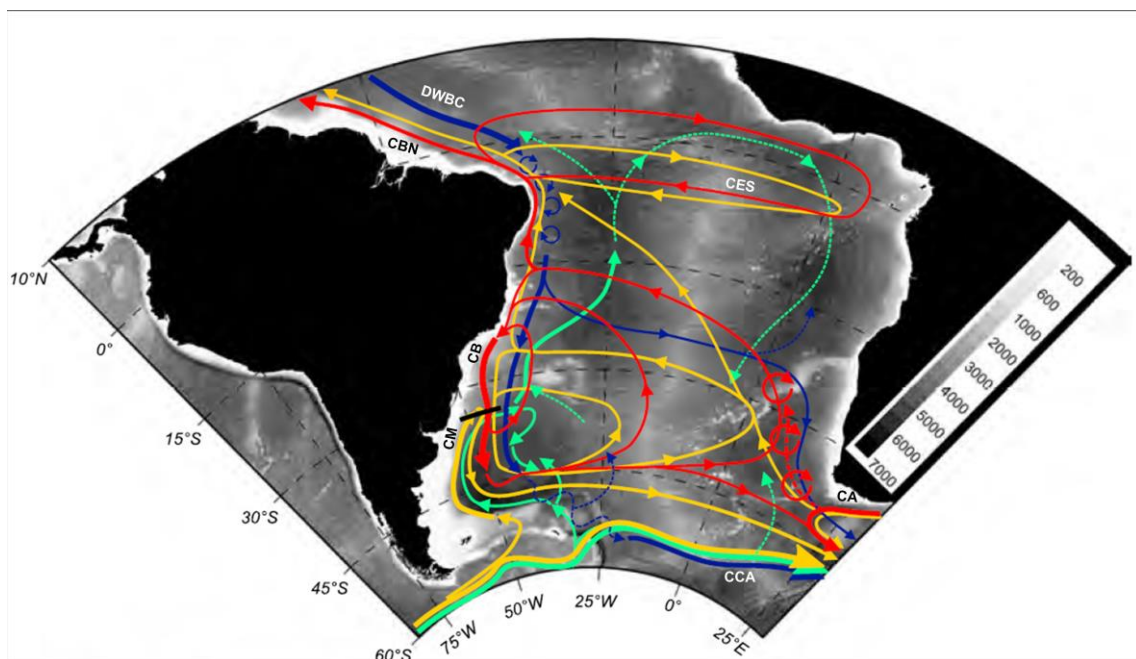


Figura 3 Mapa con las corrientes del Atlántico Sudoccidental y profundidad de las masas de agua que transportan. Tomado de Valla *et al.* (2018). En rojo se representan las masas de aguas más superficiales (TW y SACW), amarillo

las intermedias (AAIW y uCDW) en azul las profundas (NADW) y en turquesa las abisales (ICDW y AABW).

Corrientes: Corriente de Malvinas (CM) Corriente de Brasil (CB) Corriente Circumpolar Antártica (CCA), Corriente de Agulhas, Corriente Ecuatorial Sur (CES), Corriente de Brasil Norte (CBN) y Corriente profunda de Borde Oeste (DWBC).

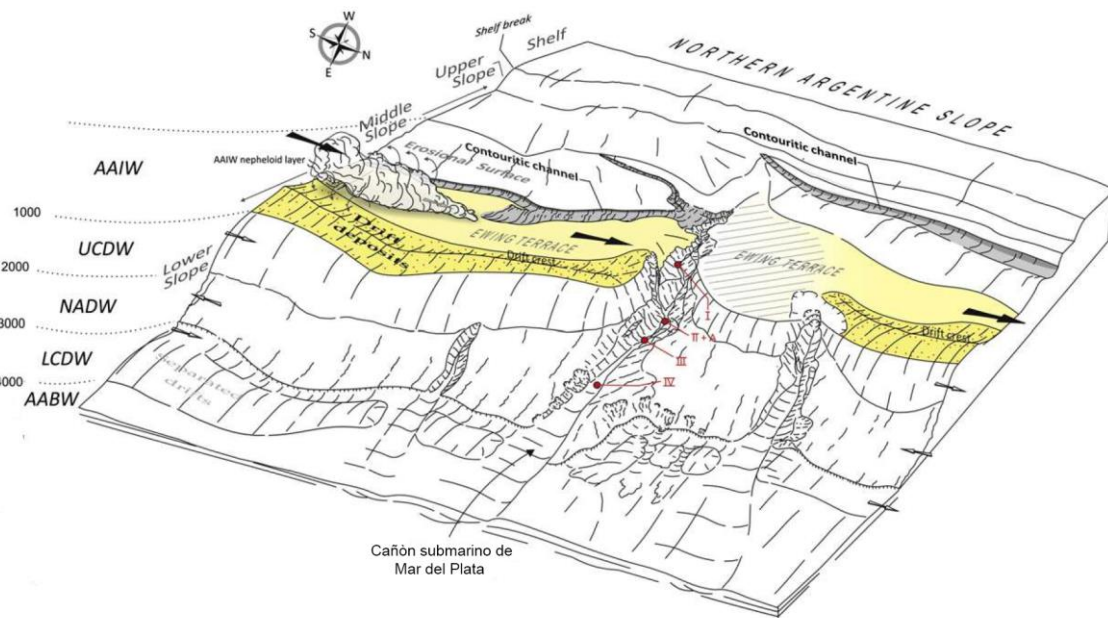


Figura 4 Representación del perfil del Talud Continental Argentino en la zona del Cañón submarino Mar del Plata junto con la batimetría de las masas de agua de la zona. Tomado de Preu *et al.* (2013).

Sur del Mar Argentino (Pérez *et al.*, 2015)

- AASW (Aguas superficiales antárticas) 0-500 m
- AAIW 500-1500 m
- uCDW 1000-1700 m
- SPDSW (Aguas profundas de Talud del Pacífico Sudeste) 1800-2900 m
- ICDW 2000-3500 m
- SPDW (Aguas profundas del Pacífico Sur) 2700-4000 m
- WSDW (Aguas profundas del Mar de Weddell) 4000 hasta el fondo

Al sur de Tierra del Fuego se encuentra el Pasaje de Drake y el Mar de Scotia, separando al Mar Argentino de la Península antártica. En esta región se genera un intercambio de masas de agua entre los océanos Atlántico y Pacífico y el mar de Weddell (Figura 5). Del lado Atlántico se originan las previamente descritas AAIW, uCDW y ICDW, mientras que del lado Pacífico provienen SPDSW, la cual circula a lo largo del talud del oeste de Sudamérica hasta llegar al Pasaje de Drake y divide a la CDW en uCDW y ICDW, y SPDW circula a profundidades similares a ICDW, la cual acompaña por un largo trecho del talud. En el sur de esta región, a profundidades abisales, se encuentra WSDW.

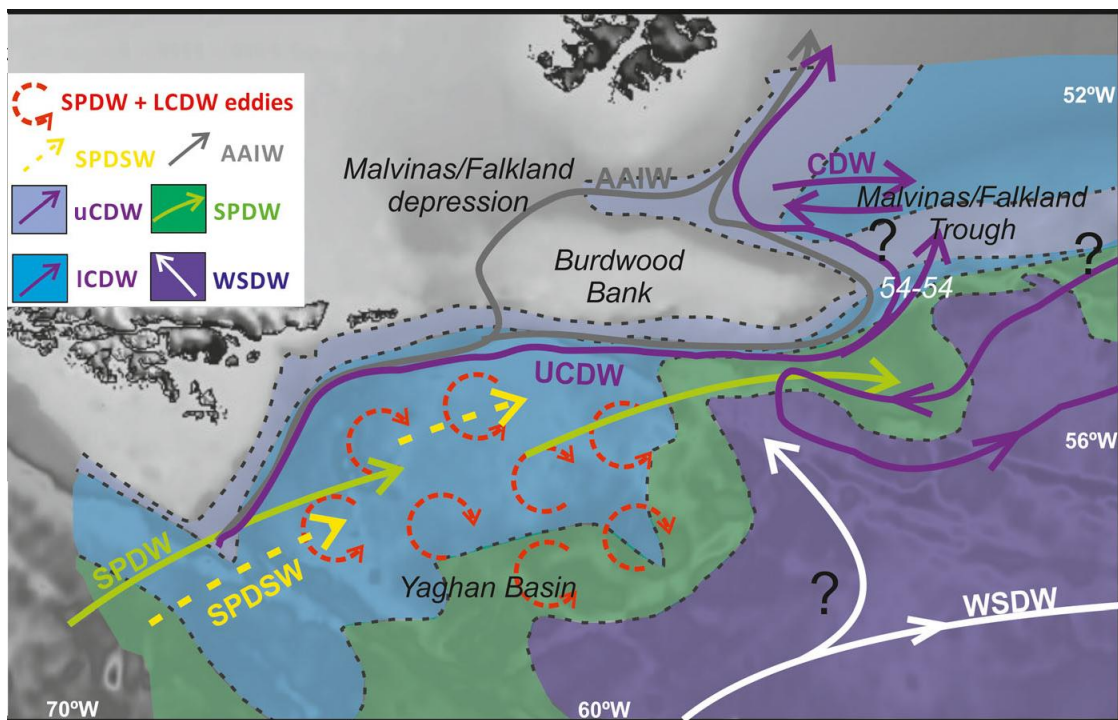


Figura 5 Distribución de masas de agua en la zona del Pasaje de Drake. Tomado de Perez *et al.*, (2015).

Objetivos

Objetivo general

- Conocer la biodiversidad de los bivalvos de aguas profundas de Argentina.

Este estudio forma parte de un proyecto marco que estudia la fauna de bivalvos de aguas profundas en el Atlántico Sudoccidental. Esta tesis, específicamente trata los bivalvos septibranchios y protobranchios del mar profundo.

Objetivos específicos

- Realizar la revisión taxonómica de las especies de Protobranchia y Septibranchia de aguas profundas del Mar Argentino utilizando caracteres anatómicos, morfológicos / conquiológicos.
- Distinguir especies morfológicamente similares de Septibranchios mediante herramientas moleculares.
- Establecer la distribución geográfica y batimétrica de las especies de Protobranchia y Septibranchia presentes en aguas profundas del Mar Argentino sobre la base de material propio recolectado y aquél depositado en instituciones locales y extranjeras.

Hipótesis

Dada la llegada al Atlántico Sur de aguas provenientes del Atlántico Norte, Pacífico Sur y Antártida, se espera que la fauna de bivalvos argentinos de aguas profundas incluya especies representativas de estas regiones.

Teniendo en cuenta que tanto septibranchios como protobranchios poseen una larva de vida libre, se espera que su distribución geográfica y batimétrica esté restringida por la distribución de las masas de agua en las habitan.

Capítulo 2 - Materiales y métodos

Área de muestreo

Este estudio abarca los bivalvos septibranquios y protobranquios del mar profundo argentino, incluyendo la Antártida Argentina y las Islas del Atlántico Sur, y sus alrededores.

Los especímenes empleados para este estudio provienen tanto de campañas oceanográficas realizadas por miembros del Laboratorio de Ecosistemas Marinos (LEMAR) como de colecciones malacológicas de diversas instituciones.

Las campañas oceanográficas se realizaron a bordo de los buques oceanográficos Puerto Deseado y Austral (Figura 6), ambos pertenecientes y administrados por el CONICET, y abarcaron al Cañón submarino Mar del Plata y sus alrededores (2012, 2013 y 2022), al Área Marina Protegida Namuncurá – Banco Burdwood (2016-2018) y al Golfo de San Jorge (GSJ 2017). Una lista de las 55 estaciones puede verse en la Tabla 1 y Figura 7.



Figura 6 (A-B) Buques Oceanográficos donde se realizaron las campañas de recolección de material. (A) ARA Austral. (B) ARA Puerto Deseado.

Tabla 1 Lista de estaciones de las campañas oceanográficas a bordo de los buques Puerto Deseado y Austral donde se recolectó el material de estudio.

Estación	Campaña	Latitud(S)	Longitud(O)	Profundidad (m)
3	Talud Continental I	37°59'39"	55°13'03"	250
6	Talud Continental I	37°58'20"	55°08'54"	530
8	Talud Continental I	37°57'51"	54°57'24"	647
10	Talud Continental	37°59'12"	54°41'51"	852
12	Talud Continental	37°57'54"	54°31'55"	1144
14	Talud Continental I	38°00'59"	54°30'19"	1006
15	Talud Continental I	38°00'30"	54°25'04'	1199
17	Talud Continental I	38°01'07"	54°06'06"	1498

19	Talud Continental I	37°56'41"	54°10'59"	1508
21	Talud Continental I	38°08'04"	53°50'42"	2082
22	Talud Continental I	38°11'43"	53°47'38"	2503
25	Talud Continental I	37°51'41"	54°10'33"	1950
26	Talud Continental I	37°52'18"	53°57'25"	1738
27	Talud Continental I	38°07'37"	54°10'35"	1301
28	Talud Continental I	38°01'54"	53°58'24"	1600
30	Talud Continental I	38°02'37"	53°54'45"	1770
32	Talud Continental I	37°59'48"	55°12'28"	319
33	Talud Continental I	37°58'41"	55°11'53"	308
37	Talud Continental II	37°59'51"	54°24'12"	1275
38	Talud Continental II	37°59'18"	54°25'12"	1099
39	Talud Continental II	37°58'03"	54°31'43"	1144
43	Talud Continental II	37°53'50"	54°30'27"	998
44	Talud Continental II	37°53'33"	54°42'56"	780
45	Talud Continental III	38°01'54"	53°39'16"	2934
46	Talud Continental III	38°05'19"	53°39'59"	3282
49	Talud Continental III	37°58'47"	53°43'28"	2711
51	Talud Continental III	38°01'26"	53°51'00"	2212
53	Talud Continental III	37°52'36"	53°54'14"	1763
55	Talud Continental III	37°52'09"	53°51'34"	1712
59	Talud Continental III	37°49'41"	54°05'14"	1398
60	Talud Continental III	37°51'42"	54°04'35"	1584
61	Talud Continental III	37°55'13"	54°07'00"	2161
62	Talud Continental III	37°55'11"	54°13'53"	1404
63	Talud Continental III	37°57'50"	54°16'18"	1310
64	Talud Continental III	37°49'39"	54°07'56"	1395
13/172	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2016	54°36'14"	62°50'54"	647
17/282	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2016	54°37'10"	61°05'11"	201
18/266	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2016	54°49'10"	60°42'27"	611
21/239	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2016	54°53'32"	59°48'33"	798
25/37	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2016	54°53'00"	58°24'15"	485
40/320	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2016	54°37'32"	61°24'47"	409
13/103	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2017	54°32'50"	63°00'59"	458
14/118	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2017	54°24'15"	62°49'30"	481
31/269	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2017	53°41'01"	61°38'28"	641
33/256	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2017	53°28'13"	61°50'27"	599
34/248	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2017	53°31'17"	63°01'48"	513
43/328	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2017	54°37'29"	61°27'56"	398
17/76	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2018	54°40'48"	58°51'54"	161
19/62	AMP Namuncurá – Banco Burdwood 2018	54°30'25"	58°39'59"	146
E138	Y-TEC-GTGM 5	39°53'29"	55°52'44"	772
E26	GSJ-02-2017	45°34'48"	66°07'48"	83
E28	GSJ-02-2017	45°54'07"	65°08'30"	250
E29	GSJ-02-2017	45°55'12"	65°50'24"	99

E39	GSJ-02-2017	46°14'24"	65°49'12"	98
E44	GSJ-02-2017	44°40'52"	65°21'44"	83

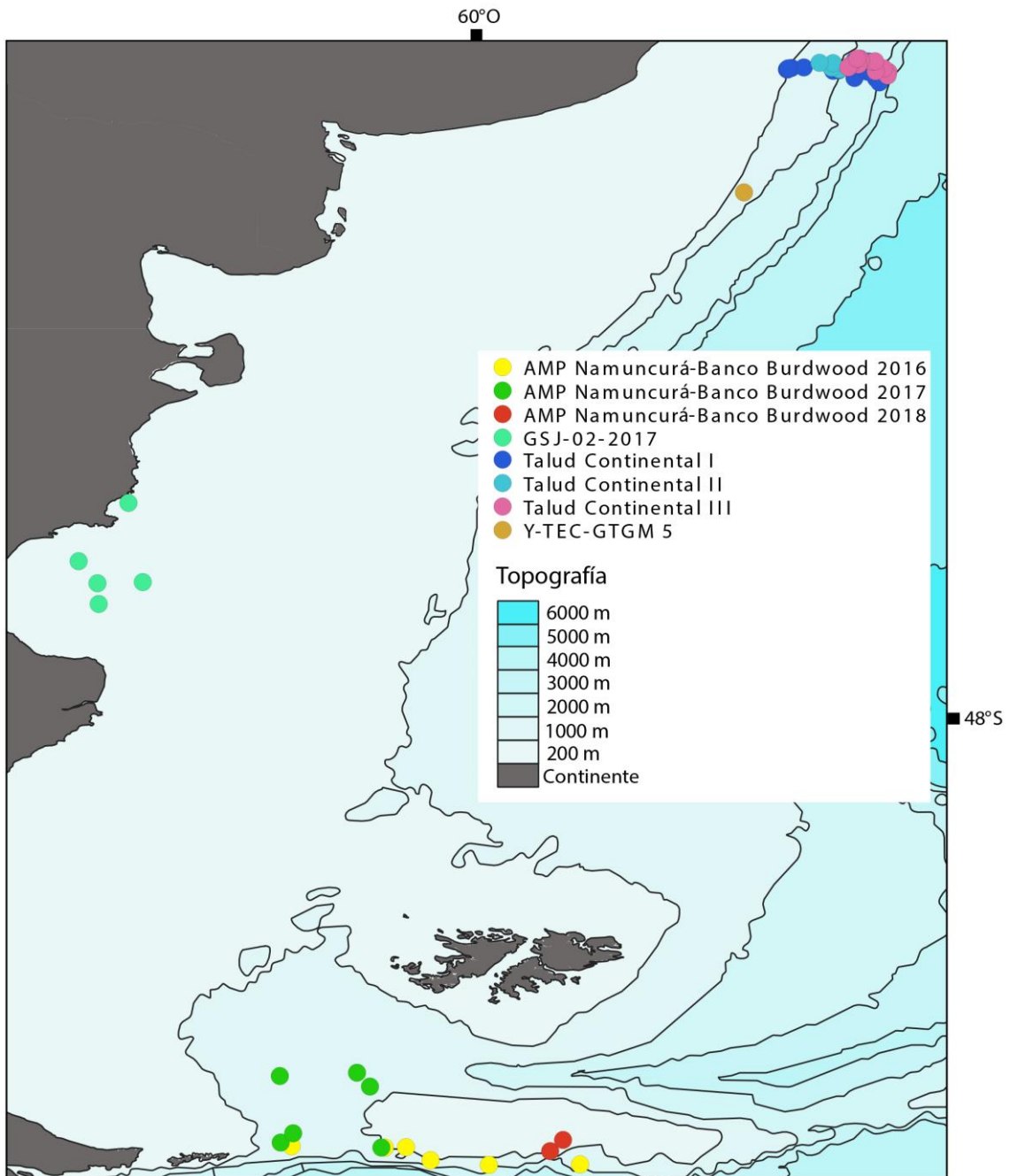


Figura 7 Mapa representando las estaciones de las campañas oceanográficas a bordo de los buques Puerto Deseado y Austral donde se recolectó el material de estudio.

Se visitaron las colecciones malacológicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Museo de La Plata (MLP), Fundación Félix de Azara (CF.A-IN), United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM),

Washington DC, Museum of Comparative Zoology (MCZ), Universidad de Harvard y Academy of Natural Sciences of Drexel University (ANSP), Filadelfia. A su vez, se solicitaron fotos de material depositado en el Natural History Museum (NHMUK), Londres; Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHM), París; Australian Museum (AM), Sidney; Museum für Naturkunde, Berlin (ZMB/Moll); Natural History Museum of Denmark (NHMD), Copenhagen; Naturhistorisk Museum, Universitetet in Oslo (NHMO); Swedish Museum of Natural History (NRM), Estocolmo y el Museo Nacional de Historia Natural (MNHNC), Santiago de Chile; Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas, (ZUEC) Río de Janeiro; Zoological Museum, Hamburg (ZMH).

Recolección y procesamiento de muestras

Los especímenes fueron recolectados mediante una red piloto con tamaño de malla de 10 mm y una abertura de 1,8 x 0,6 m y una rastra epibentónica (Figura 8 y 8). Los ejemplares fueron luego preservados en alcohol 96% a excepción de aquellos provenientes de Golfo San Jorge, los cuales se preservaron en formol y fueron subsecuentemente llevados a alcohol 80%.

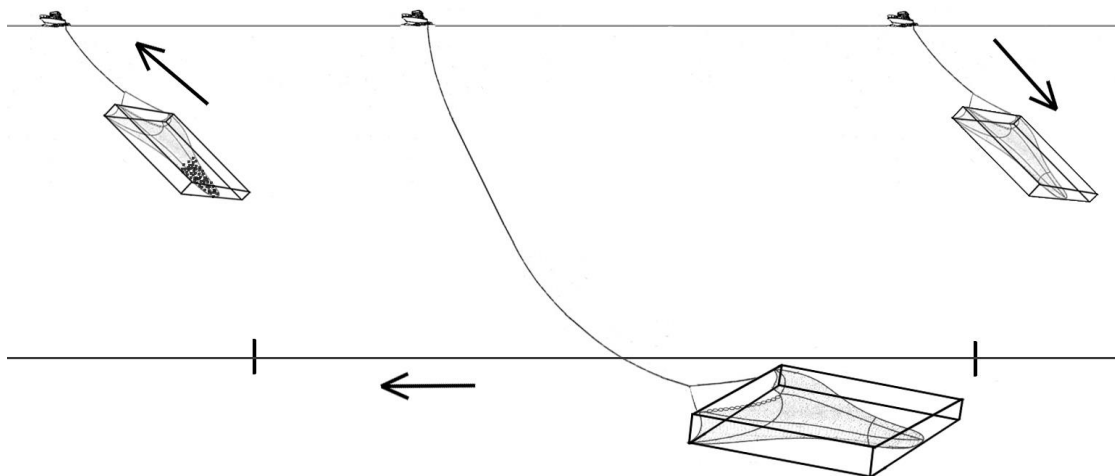


Figura 8 Ilustración del proceso de recolección de muestras, en este caso con una rastra epibentónica.

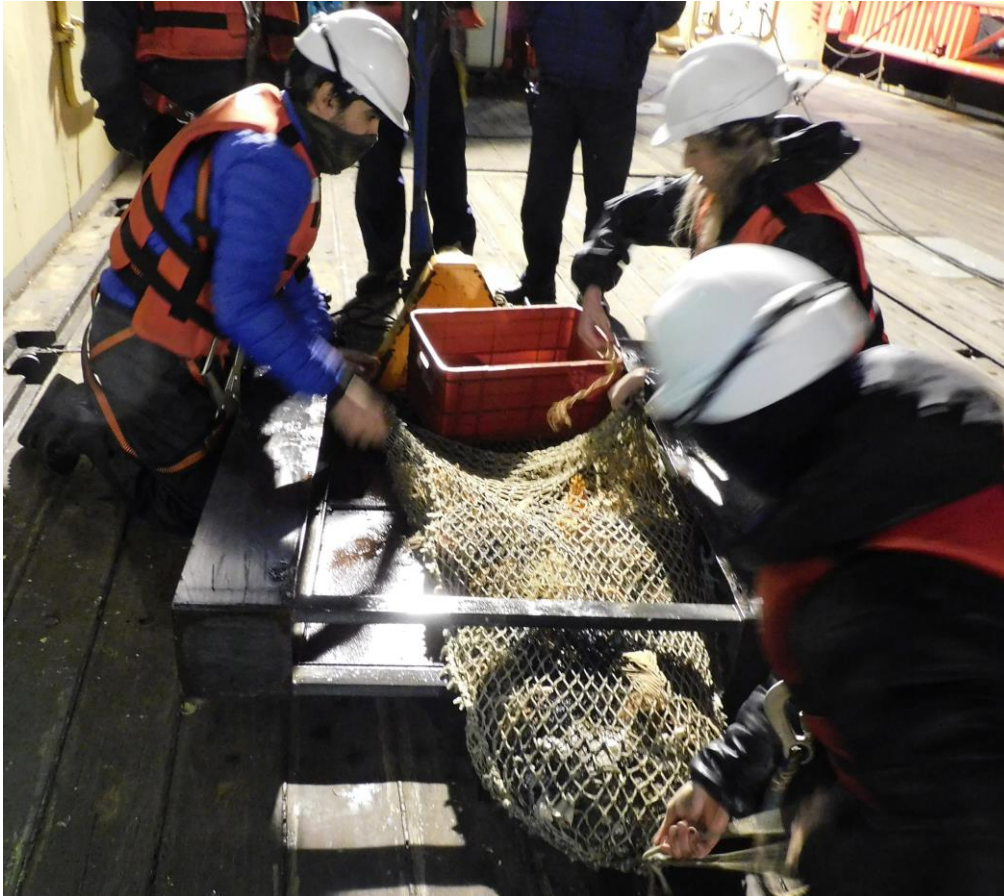


Figura 9 Recolección de muestras de una rastra epibentónica.

La morfología de la concha fue estudiada utilizando lupa estereoscópica Leica MZ95 y fotografiada mediante cámara Nikon D100 con lentes Nikkor de 60mm. Para las partes blandas se trabajó con lupa estereoscópica motorizada Nikon SMZ25 y fotografiada con una cámara digital Nikon DS-Fi2 a través del *NIS-Elements Microscope Imaging Software*. Las valvas fueron limpiadas con ultrasonido y lavandina comercial (hipoclorito de sodio), cubiertas con oro-paladio y examinadas mediante los microscopios electrónicos de barrido Philips XL30 y ZEISS GeminiSEM 360, ambos con sede en el MACN. Las medidas de la concha se tomaron con calibre digital y en base a una única valva², no ambas, consisten en: largo de valva (L), máxima distancia anteroposterior; altura de valva (Al), máxima distancia dorsoventral, perpendicular al largo; y ancho de valva (An) máxima distancia a la valva (Figura 10). Las valvas en las fotografías fueron orientadas de manera que el eje anteroposterior se disponga horizontalmente.

² Se tomó en cuenta las dimensiones de una única valva debido a que muchos de los ejemplares estudiados cuentan con valvas inequivalvas.

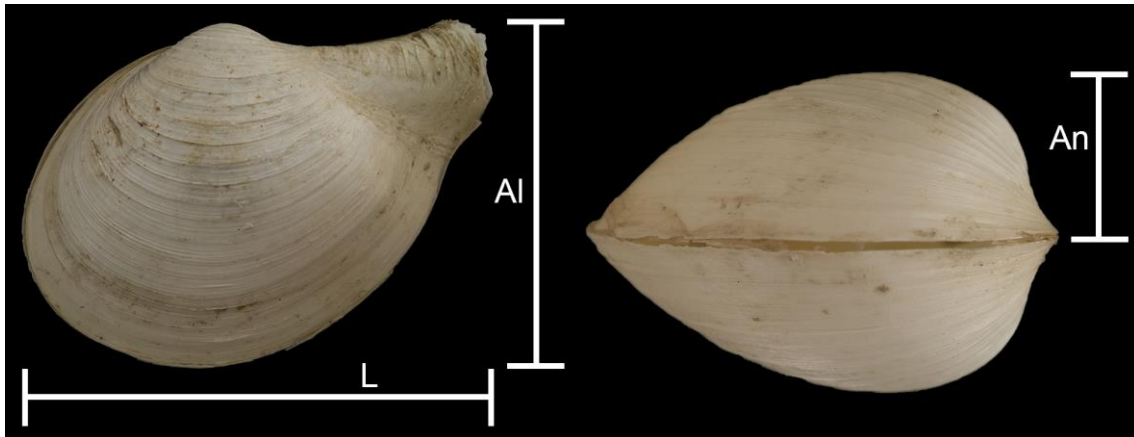


Figura 10 Representación de las medidas que se tomaron de cada valva estudiada. L: Largo, Al: alto; An: Ancho.

Terminología

Carter *et al.* (2012) son seguidos para conceptos generales y Yonge (1928), Allen & Morgan (1981) y Allen & Turner (1974) para terminología específica de las partes blandas de Septibranchia. La siguiente lista contiene las abreviaciones usadas en las figuras: aa: músculo aductor anterior; ae: anillo tentacular externo; ai: anillo tentacular interno; ap: músculo aductor posterior; b: boca; ci: cilios; cr: cresta rostral; dc: diente cardinal; dd: divertículos digestivos; de: demibranchia externa; di: demibranchia interna; dl: diente lateral; e: esófago; ec: estilete cristalino; eg: escudo gástrico; es: esfínter; est: estómago; g: ganglio; i: intestino; iaa: impresión del músculo aductor anterior; iap: impresión del músculo aductor posterior; in: interdisoconcha; li: músculo longitudinal interno; lp: línea paleal; ls: línea septal; mm: margen del manto; ov: ovarios; p: pie; pa: palpo labial anterior; par: papila arenofílica; pdd: poro de divertículos digestivos; pp: palpo labial posterior; pr: prodisoconcha; ps: poro septal; r: riñón; ra: músculo retractor pedal anterior; rp: músculo retractor pedal posterior; rs: músculos retractores sifonales; s: septo; sa: músculo retractor septal anterior; sb: saco bilobulado; se: sifón exhalante; sec: saco del estilete cristalino; si: sifón inhalante; sis: septo intersifonal; sl: músculo lateral septal; sle: músculo lateral septal extra; sp: músculo retractor septal posterior; ss: seno sifonal; t: testículos; ti: tentáculo interno; ts: tentáculo sifonal; va: músculo visceral anterior; vs: vaina sifonal; vp: músculo visceral posterior.

El término “individuo” fue empleado para especímenes completos con concha y partes blandas, “concha” para especímenes secos con valvas articuladas pero sin partes blandas, y “valva” para las valvas desarticuladas, de acuerdo con Carvalho de Lima *et al.* (2020).

El contorno de las valvas es importante para la delimitación de especies. Sin embargo, describir su forma es una tarea ardua debido al aspecto cualitativo de este carácter. Por lo

tanto numerosas categorías basadas en aquellas establecidas por Carvalho de Lima *et al.* (2020) son usadas en este trabajo. Se diseñaron categorías que se aplican al contorno usual de un bivalvo (Figura 11) así como los bivalvos rostrados que forman parte de este estudio (Figura 12).

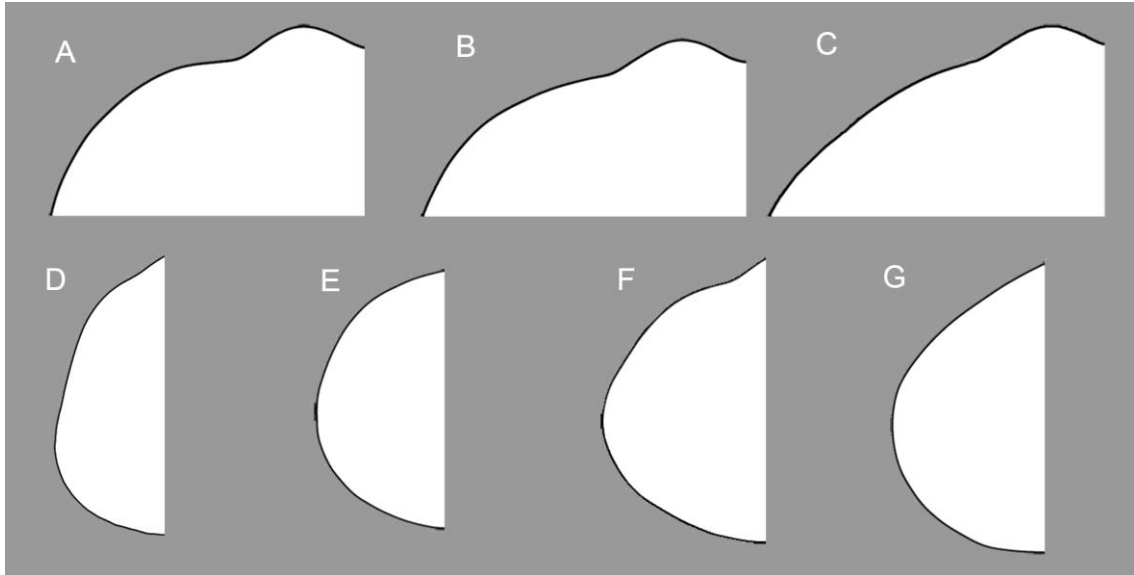


Figura 11 Ilustración de las categorías cualitativas de contorno generales basadas en aquellas establecidas por Carvalho de Lima *et al.* (2020). (A-C) Margen dorsal: prolongado formando un hombro (A), con pendiente suave (B), con pendiente fuerte inmediatamente posterior al umbo (C). (D-G) Márgenes anterior, posterior y/o ventral: truncado (D); redondeado (E), agudo (F) y arqueado (G).

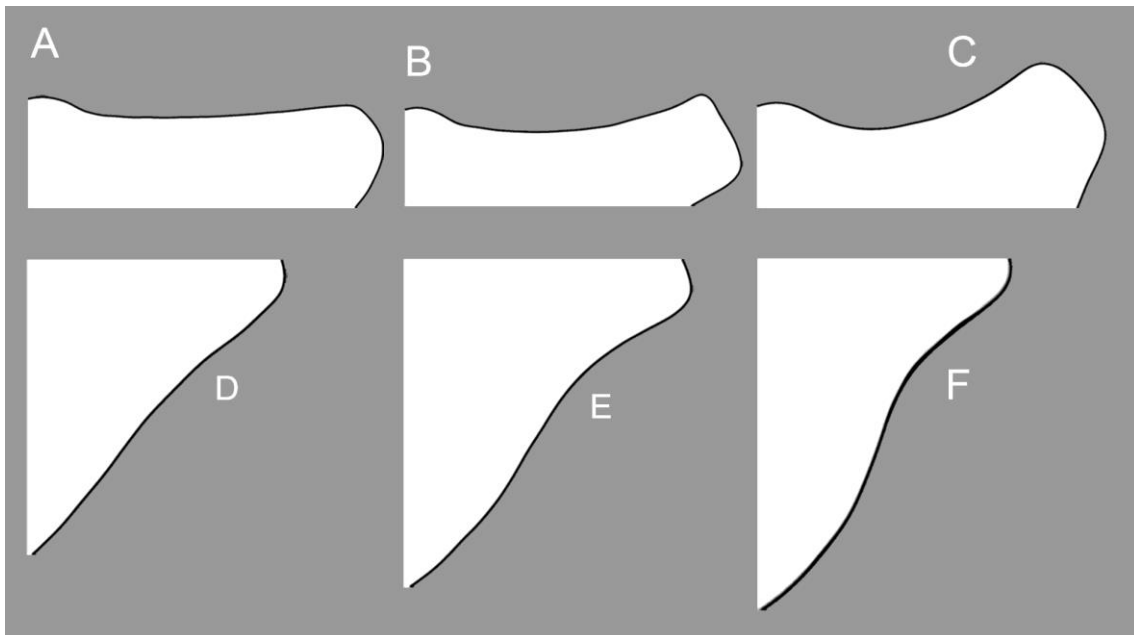


Figura 12 Ilustración de las categorías cualitativas de contorno para bivalvos rostrados basadas en aquellas establecidas por Carvalho de Lima *et al.* (2020). (A-C) Margen posterodorsal: Recto (A), Moderadamente curvado (B) y fuertemente curvado sobrepasando el umbo (C). (D-F) Margen posteroventral: Llano (G), con sinuosidad poco marcada (H), con sinuosidad profunda (I).

El resilífero puede estar proyectado sobre la cavidad paleal o en contacto con el margen charnelar, sin embargo hay una mayor variación respecto al grado de contacto que puede tener con el/los diente/s de algunos bivalvos septibrancios: está “separado” del diente si la base de éste no está en contacto con el resilífero, “sutilmente en contacto” si la base del diente está en contacto con el resilífero pero el ápice se encuentra alejado, y “en amplio contacto” si la base está en contacto con el resilífero y el ápice se encuentra muy cerca del resilífero, dejando solo una pequeña muesca entre ellos.

En referencia a la ornamentación, para representar los distintos grados de desarrollo de las estructuras ornamentales de la concha, se utilizarán los siguientes términos tomados de Carter *et al.* (2012): línea (estructura angosta y sin relieve aparente), estría (estructura angosta y de relieve bajo), costilla (estructura más ancha y prominente que la estría) y pliegue (amplia ondulación de la superficie).

Cuando en el texto se mencione la expresión “frente a” hará referencia a la zona de aguas profundas mar adentro.

Estudios complementarios

Morfometría

Solo especies de un mismo género con más de 15 valvas fueron seleccionadas para un Análisis Elíptico de Fourier para así evaluar la variación morfológica interespecífica de la concha (Kuhl & Giardina, 1982). Este método provee un acercamiento objetivo y está apoyado por estudios previos en los cuales se discriminó entre especies similares de bivalvos mediante un análisis de morfometría geométrica (Costa *et al.*, 2008; Van der Molen *et al.*, 2012).

Las conchas del género *Cuspidaria* se caracterizan por ser inequivalvas (Allen & Morgan, 1981; Poutiers & Bernard, 1995; Absalão & Oliveira, 2011; Coan & Valentich-Scott, 2012). Por lo tanto, este procedimiento fue llevado a cabo una vez por cada valva.

Un total de 99 valvas derechas y 99 valvas izquierdas de las especies *C. platensis*, *C. tenella*, *C. infelix* y *C. namuncura* fueron orientadas con su cara interna hacia arriba y con su margen charnelar horizontal, fotografiadas con cámara digital por una sola persona (para evitar posibles errores) y sus imágenes editadas (incluyendo su escala) y posteriormente procesadas usando el paquete de software SHAPE (Iwata & Ukai, 2002).

El programa ChainCoder extrae los contornos de las valvas y almacena la información relevante como código de cadena. A partir de estos contornos codificados en cadena, se calcularon los coeficientes elípticos de Fourier para 15 armónicos y luego se normalizaron para evitar variaciones causadas por el tamaño, la rotación y la posición inicial de la valva (Rohlf & Archie, 1984; Crampton, 1995) con el programa Chc2Nef. Estos coeficientes normalizados fueron empleados en un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) mediante los programas PAST y Princomp. Con PrinComp se obtuvieron los puntajes de los primeros 4 componentes principales que representaron alrededor del 95% de la variabilidad de contorno. Estos puntajes de componentes principales fueron luego utilizados para análisis multivariado de varianza (MANOVA) con un análisis post hoc de Hotelling (corregido de Bonferroni). Ambos análisis se realizaron con el programa PAST.

Análisis Biogeográfico

Se realizaron dos análisis de agrupamientos utilizando un total de 23 especies de Septibranchia a partir de 162 registros (71 de colecciones malacológicas y 91 de material nuevo). Los registros abarcaron cuatro áreas diferentes: (1) frente a la Provincia de Buenos Aires, a profundidades de 200-4000 m; (2) Área Marina Protegida Namuncurá/Banco Burdwood y alrededores, a profundidades de ~160 m y 800 m; (3) Islas del Atlántico Sur a profundidades de ~60-5000 m, y (4) frente a la Antártida (mares de Weddell y Bellingshausen), a profundidades de ~60-500 m. Se construyó una matriz de presencia/ausencia de especies en el área de estudio. Todas las especies se organizaron en doce secciones definidas por las masas de agua informadas por Piola & Matano (2001), Carter *et al.* (2008), Auscavitch & Waller (2017), Paniagua *et al.* (2018) y Teso *et al.* (2019). Estas regiones son: Talud Norte del Mar Argentino (TN) 1 (200-1000 m), TN 2 (1000-2000 m), TN 3 (2000-3000 m) y TN 4 (3000-4000 m); Banco Burdwood (BB 1) (<200 m), Talud del Banco Burdwood (BB 2) (200-1000 m); frente a Tierra del Fuego (TIE) (200-1000 m); frente a Islas Malvinas (MAL) (200-1000 m); frente a Islas del Atlántico Sur exceptuando Malvinas (IAS) 1 (≤ 500 m), IAS 2 (500-1500 m) y IAS 3 (2700-5000 m) y frente a la Antártida (ANT) (≤ 500 m).

Se llevó a cabo un análisis jerárquico de conglomerados utilizando el método del promedio de grupo, vinculada con los coeficientes de asociación de Sørensen calculados a partir de una matriz de presencia/ausencia de especies. Luego se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) utilizando la matriz de similitud. Los análisis multivariados se completaron utilizando el software PRIMER v6.0 (Clarke & Warwick, 1994).

Microtomografía computarizada

La microtomografía computarizada (MicroCT) es una novedosa técnica con la cual se puede obtener una reconstrucción digital de los organismos, la cual puede ser diseccionada infinitas veces sin necesidad de dañar al material original. Esta herramienta es esencial para el estudio de organismos difíciles de recolectar como las especies del mar profundo.

Se seleccionó, un ejemplar de *Cuspidaria platensis*, *C. infirma*, *C. infelix*, *C. kerguelensis*, *C. cleryana*, *C. fragilissima* y *Cetoconcha spinulosa* para el estudio. Las partes blandas, debido a su baja densidad y consecuente invisibilidad a los rayos X, fueron retiradas de las valvas y teñidas utilizando una solución de contraste que contenía ácido fosfotúngstico (PTA) al 0,3%, con dimetilsulfóxido (DMSO) al 3% en etanol al 95%, siguiendo el método de Machado *et al.* (2019). Los especímenes permanecieron en la solución durante 45 días. Después de este período, se colocaron en tubos de plástico cubiertos con algodón para evitar movimientos y luego se obtuvieron imágenes tomográficas utilizando un escáner MicroCT SkyScan 1272 de la Cátedra de Diagnóstico por Imágenes de la Facultad de Odontología de la Universidad de Buenos Aires (FOUBA). Los parámetros de adquisición empleados para cada espécimen se mencionan en la Tabla 2. El software Nrecon se utilizó para la reconstrucción de las imágenes. Los *slides* fueron inspeccionadas mediante el programa Dataviewer. La representación de volumen en 3D y las disecciones virtuales se realizaron mediante el programa CTvox. Para este trabajo se emplearon dos modos de visualización: volumen y MIP (*Maximum Intensity Projection*). El primero consiste en la representación completa (involucrando cada pixel de los *slides*) de la muestra, mientras que el tercero proyecta bidimensionalmente solo los vóxeles de mayor intensidad que se encuentran en los haces paralelos que van desde el objeto a la pantalla. Las estructuras internas se colorearon en las figuras presentadas para facilitar la interpretación. Por último, se recurrió al programa 3Dslicer para crear modelos 3D de las estructuras más importantes.

Tabla 2 Parámetros de adquisición para ajustar el escaner MicroCT SkyScan 1272 durante la obtención de imágenes tomográficas de los ejemplares.

Parámetro	Voltaje (kV)	Corriente (μ A)	Exposición (ms)	Ángulo de rotación	Tamaño del pixel (μ m)	Filtro	Duración del escaneo (min)
<i>Cardiomya cleryana</i>	60	166	592	0,3	6,67	Al 0,25 mm	38
<i>Cardiomya fragilissima</i>	60	166	708	0,4	7,5	Al 0,25 mm	29
<i>Cetoconcha spinulosa</i>	60	166	592	0,2	6,99	Al 0,25 mm	56
<i>Cuspidaria infelix</i>	60	160	2500	0,3	6,67	Al 0,25 mm	83
<i>Cuspidaria platensis</i>	60	163	369	0,08	5	Al 0,25 mm	135
<i>Cuspidaria kerguelensis</i>	60	166	953	0,3	4	Al 0,25 mm	52
<i>Cuspidaria infirma</i>	60	163	369	0,08	5	Al 0,25 mm	135

Molecular

El análisis molecular se realizó utilizando el gen nuclear ribosomal 18S. Inicialmente se buscó incluir un gen mitocondrial, para el cual se eligió Citocromo Oxidasa subunidad I (COI), no obstante, ninguna secuencia pudo ser obtenida.

De las muestras recolectadas en las distintas campañas oceanográficas, preservadas en etanol 96%, se extirpó la totalidad de los músculos aductores de tres ejemplares de *C. infirma*, tres de *C. platensis* y dos de *C. infelix*. La extracción de ADN se llevó a cabo primero separando el material proteico del ADN mediante digestión por proteinasa K y su posterior precipitación salina, seguido de la precipitación del ADN con isopropanol o etanol (Miller *et al.*, 1988). El protocolo se brinda en detalle a continuación:

- 1) Se colocó la muestra de músculo aductor en un microtubo de 1,5 ml.
- 2) Se descartó la mayor cantidad posible del alcohol 96% de la muestra y se realizaron dos lavados con agua destilada.
- 3) Se agregaron 500 μ l de buffer de lisis (Tris HCl 50 mM, EDTA 50 mM pH 8, SDS 1%, NaCl 50 mM) y 10 μ l de proteinasa K (10 mg/ml).
- 4) Se incubó cada muestra a 55°C con agitación, y se dejó a overnight. Se centrifugó al máximo (14000 rpm a 4°C) durante 15 minutos. Se traspasó 500 μ l del sobrenadante a un

ependorf limpio de 1,5 ml, evitando tomar el precipitado, así como la capa superficial sólida si es que existiese.

- 5) Se agregó 300 µl de NaCl 5M a cada muestra, se agitó suavemente y centrifugó al máximo por 15 minutos. Se traspasó 600 µl del sobrenadante a un tubo limpio de 1,5 ml. Se agregó 600 µl de isopropanol absoluto a -20°C. Se agitó suavemente en forma manual y se mantuvieron a -20°C overnight.
- 6) Se centrifugó cada muestra al máximo por 15 minutos. Se descartó todo el sobrenadante. Se realizó un lavado con 750 µl de etanol 70% a -20°C. Se centrifugó al máximo (14000 rpm a 4°C) durante 10 minutos Se descartó el etanol y se dejó secar cada muestra en placa térmica a 37°C durante 2 horas.
- 7) Se resuspendió el ADN en 100 µl de TE 1X, pH 8. Se agitó e incubó a 37°C entre 2 y 5 horas. Luego las muestras se guardaron a -20°C.

Los genes fueron amplificados mediante la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) utilizando reactivos estándar y cebadores universales (HCO y LCO para COI y los pares 1F-5R, 3F-18Sbi y 5F-9R para 18S) siguiendo a Folmer *et al.* (1994) para COI y Giribet *et al.* (1996; 1999) para 18S (Tabla 3). Las amplificaciones se realizaron en un termociclador T100TM (Bio-Rad, USA) en un volumen final de 15 µl (Tabla 4) de acuerdo con el programa específico para cada marcador (Tabla 5). Los productos de amplificación se verificaron mediante electroforesis horizontal (5 V/cm) en geles de agarosa al 1,5% teñidos con bromuro de etidio (0,5 mg/ml). Una vez terminada la corrida electroforética, los geles de agarosa se visualizaron bajo luz UV en transiluminador y fueron fotografiados con cámara digital.

Tabla 3 Información de los cebadores empleados en el estudio.

Cebadores	Secuencia	Pares de Bases	Referencia
COI - LCO1490	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG	658	Folmer <i>et al.</i> , 1994
COI - HCO2198	TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATC A		
18S - 1F	TACCTGGTTGATCCTGCCAGTAG	950	Giribet <i>et al.</i> , 1996
18S - 5R	CTTGGCAAATGCTTTCGC		
18S - 3F	GTTCGATTCCGAGAGGGA	900	Giribet <i>et al.</i> , 1996 Giribet <i>et al.</i> , 1999
18S - 18Sbi	GAGTCTCGTTCGTTATCGGA		
18S - 5F	GCGAAAGCATTGCAAGAA	850	Giribet <i>et al.</i> , 1996
18S - 9R	GATCCTCCGCAGGTTACCTAC		

Tabla 4 Solución con los reactivos empleados para el proceso de amplificación con sus respectivas concentraciones y volúmenes.

Componente	18S		COI	
	Concentración	Volumen (μl)	Concentración	Volumen (μl)
Agua ultrapura	c.n	8,2	c.n	7,8
Buffer	10X	3,2	10X	3
Cebador forward	10 μM	0,5	10 μM	0,8
Cebador reverse	10 μM	0,5	10 μM	0,8
BSA	4 μg	0,2	4 μg	0,15
TAQ polimerasa* ³	1U	0,2	1U	0,15
ADN	-	2,2	-	2,3
TOTAL		15		15

Tabla 5 Protocolo de amplificación de ADN para los marcadores 18S y COI.

Etapa	18S		COI	
	Temperatura	Duración	Temperatura	Duración
Desnaturalización inicial	94°C	5 min	94°C	5 min
Desnaturalización	94°C	45 seg	94°C	45 seg
Hibridación	52°C	45 seg	42°C	45 seg
Extensión	72°C	45 seg	72°C	45 seg
		35 ciclos		35 ciclos
Extensión final	72°C	10 min	72°C	10 min

Con el fin de remover posibles contaminantes que pudieran interferir en la secuenciación, se llevó a cabo la purificación de los productos de PCR obtenidos mediante el uso una solución de purificación (Tabla 6) mediante el siguiente protocolo:

1. Se añadió 4 μl de la solución mix a cada eppendorf con los amplicones deseados.
2. Se llevó a cada eppendorf al termociclador con las siguientes temperaturas: 37°C por 30 minutos, seguido de 15 minutos a 85°C.
3. Además se separó 4 μl por muestra, del primer deseado.

³ La TAQ Polimerasa Inbio Highway tiene incluido dNTPs y Cl₂Mg

Tabla 6 Composición de la solución purificadora con la que se eliminaron los potenciales contaminantes presentes en el resultado de la Amplificación.

Solución de Purificación	Volumen (μ l)
Exonucleasa I EXOI EA	0,125
FASTAP THERMOSENSITIVE AP	0,250
Agua ultrapura	3,625
Total	4

Posteriormente, las porciones del gen amplificadas y purificadas fueron enviadas a secuenciar a un servicio internacional, Macrogen S. A (Corea). Como resultado del proceso de secuenciación, los electroferogramas que se obtuvieron se analizaron con el programa Chromas 2.6.6 (Technelysium Pty Ltd) y se obtuvo la secuencia consenso con el programa BioEdit 7.0.5.3 (Hall, 1999). La calidad y especificidad de las secuencias se determinó visualmente a partir de los valores de calidad (QV score) provistos por el servicio de secuenciación y por comparación con secuencias depositadas en GenBank mediante el algoritmo BLASTn (Altschul *et al.*, 1990). Las secuencias de 18S, al tratarse de fragmentos, fueron concatenadas en una única secuencia.

De todo el ADN extraído de los 8 ejemplares de *Cuspidaria*, solo pudo obtenerse la secuencia de 18S de uno: *Cuspidaria infelix*. Esta secuencia, junto con las 23 secuencias de especies de Septibranchia obtenidas de Genbank, y 12 secuencias de especies de la subclase Anomalodesmata como outgroup, fueron expuestos a un análisis filogenético (Tabla 7).

Tabla 7 Lista de secuencias incluidas en el análisis bioinformático provenientes de Genbank.

Código de Genbank	Especie	Referencia	Identidad verificada
AF120541	<i>Cuspidaria cuspidata</i>	<i>Cuspidaria cuspidata</i> 2	No
AF120542	<i>Cuspidaria cuspidata</i>	<i>Cuspidaria cuspidata</i> 3	No
AJ389657	<i>Tropidomya abbreviata</i>	<i>Tropidomya abbreviata</i>	No
AM774492	<i>Poromya illevis</i>	<i>Poromya illevis</i> 1	No
AY192685	<i>Cuspidaria</i> sp.2	<i>Cuspidaria</i> sp.2	No
AY192689	<i>Cetomya bacata</i>	<i>Cetomya bacata</i>	No
AY192692	<i>Euciroa eburnea</i>	<i>Euciroa eburnea</i>	No
AY192696	<i>Policordia radiata</i>	<i>Policordia radiata</i>	No
AY192699	<i>Lyonsiella abyssicola</i>	<i>Lyonsiella abyssicola</i>	No
AY192707	<i>Cuspidaria</i> sp.1	<i>Cuspidaria</i> sp.1	No
AY192708	<i>Cuspidaria tenella</i>	<i>Cuspidaria tenella</i>	No
AY192709	<i>Verticordia</i> sp.	<i>Verticordia</i> sp.	No
AY192710	<i>Poromya granulata</i>	<i>Poromya granulata</i> 1	No
AY192711	<i>Poromya adelaidis</i>	<i>Poromya adelaidis</i>	No
DQ062655	<i>Allogramma formosa</i>	<i>Allogramma formosa</i>	No
DQ062656	<i>Halonympha</i> sp.	<i>Halonympha</i> sp.	No
KC429360	<i>Haliris fischeriana</i>	<i>Haliris fischeriana</i>	Si
KC429361	<i>Poromya illevis</i>	<i>Poromya illevis</i> 2	Si
KC429362	<i>Bathyneuera demistriata</i>	<i>Bathyneuera demistriata</i>	Si
KF741624	<i>Euciroa</i> sp.	<i>Euciroa</i> sp.	No
KF741626	<i>Cetoconcha</i> sp.	<i>Cetoconcha</i> sp.	No
KX713281	<i>Cuspidaria cuspidata</i>	<i>Cuspidaria cuspidata</i> 1	No
KX713282	<i>Cuspidaria latesulcata</i>	<i>Cuspidaria latesulcata</i>	No
MF157481	<i>Myonera</i> sp.	<i>Myonera</i> sp.	Si
Outgoup			
AM774486	<i>Frenomya elongatus</i>	<i>Frenomya elongatus</i>	No
AY070113	<i>Pandora pinna</i>	<i>Pandora pinna</i> 2	No
AY070114	<i>Pandora pinna</i>	<i>Pandora pinna</i> 1	No
AY192703	<i>Entodesma navicula</i>	<i>Entodesma navicula</i> 1	No
AY192704	<i>Mytilimeria nuttalli</i>	<i>Mytilimeria nuttalli</i> 1	No
DQ062652	<i>Lyonsia arcae</i>	<i>Lyonsia arcae</i>	No
EF105283	<i>Pandora albida</i>	<i>Pandora albida</i> 3	No
EF105284	<i>Pandora albida</i>	<i>Pandora albida</i> 2	No
EF105285	<i>Pandora albida</i>	<i>Pandora albida</i> 1	No
KX713295	<i>Entodesma navicula</i>	<i>Entodesma navicula</i> 2	No
KX713321	<i>Mytilimeria nuttalli</i>	<i>Mytilimeria nuttalli</i> 2	No
KX713328	<i>Pandora pinna</i>	<i>Pandora pinna</i> 3	No

Primero se realizó un alineamiento múltiple de secuencias mediante el programa MAFFT (Multiple Alignment using Fast Fourier Transform) ver. 7

(<https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>) (Kato *et al.*, 2019) usando los parámetros predeterminados y ajustando la dirección de las secuencias de acuerdo a la primera. Luego las secuencias fueron expuestas a un segundo alineamiento mediante el software Gblocks 0.91b (Castresana, 2000), el cual mejora la alineación eliminando regiones ambiguas y poco confiables.

Los árboles filogenéticos se obtuvieron usando el método estadístico de Máxima Verosimilitud y de Inferencia Bayesiana. Ambos son métodos probabilísticos que, a diferencia de la Máxima Parsimonia, emplean modelos de sustitución molecular, los cuales expresan las probabilidades de cambios entre los estados de cada una de las bases de ADN que se comparan en el estudio (Yang & Rannala, 2012; Garamszegi & Gonzales-Voyer, 2014). El método de Máxima Verosimilitud busca ante un conjunto de datos observados, el árbol que mejor lo representa, es decir, aquel con mayor probabilidad o verosimilitud (Felsenstein, 1981). Para esto fue empleado la versión online del programa IQ-TREE (Trifinopoulos *et al.*, 2016) (<http://iqtree.cibiv.univie.ac.at/>) utilizando los parámetros predeterminados, incluyendo la selección automática del modelo evolutivo, el cual fue TIM2e+I+G4 según el Criterio de Información Bayesiano. Para el soporte estadístico de los nodos se hicieron 1000 réplicas de Bootstrap UFB (*Ultrafast Bootstrap*) (Hoang *et al.*, 2018) y 1000 de SH-aLRT (Shimodaira–Hasegawa like interpretation of the approximate likelihood-ratio test) (Guindon *et al.*, 2010). Por otro lado, el método de Inferencia Bayesiana no solo busca el árbol que mejor representa los datos observados, sino que también incorpora información previa (*a priori*) y calcula la distribución de probabilidad posterior para evaluar la probabilidad de diferentes árboles (Kapli *et al.*, 2020). Para esto fue empleado el programa Mr. Bayes 3.2.7a (Ronquist *et al.*, 2012) llevando a cabo dos corridas simultáneas con cuatro cadenas de Markov por 1.000.000 generaciones, con una frecuencia de muestreo de 100 generaciones y los parámetros del mejor modelo seleccionado por el programa ModelFinder 2.2.0 (Kalyaanamoorthy *et al.*, 2017) mediante BIC, el cual fue K2P+G4. Las probabilidades *a posteriori* fueron obtenidas después de descartar el 25% de las muestras de cada corrida como burnin. El valor de soporte de nodos fue expresado como probabilidad *a posteriori*.

Por último, mediante el programa Mega11 (Tamura *et al.*, 2011) se calcularon las distancias genéticas para los taxones estudiados usando los parámetros predeterminados y un tratamiento de gaps o datos faltantes mediante Eliminación por Pares (Pairwise deletion).

Capítulo 3 - Septibranchia: Cuspidarioidea Dall, 1886

Introducción

Los Cuspidarioidea se caracterizan principalmente por la presencia, en su mayoría, de una extensión de las valvas que protege a los sifones, llamada rostro, la cual se encuentra abierta en su extremo posterior, permitiendo así la comunicación de éstos con el exterior sin necesidad de abrir las valvas. Esto se debe principalmente a su modo de vida infaunal. Los Cuspidarioidea viven casi completamente enterrados teniendo únicamente el extremo del rostro expuesto. De esta manera, cuando sus presas se encuentran cerca, éstas son percibidas gracias a sus tentáculos sifonales y posteriormente succionadas debido a la presión negativa que se origina en la cavidad infraseptal generada por la contracción del septo. Este septo cuenta, generalmente, con 4 pares de poros septales.

Inicialmente, Cuspidarioidea solo incluía a la familia Cuspidariidae Dall, 1886 (Allen & Morgan, 1981; Poutiers & Bernard, 1995). Scarlato & Starobogatov (1983) elevaron muchos géneros dentro de Cuspidariidae a nivel familia: i.e. Protocuspidariidae; Halonymphidae; Cardiomyidae y Myoneridae. Cardiomyidae y Myoneridae no son aceptados hoy en día y sus géneros son incluidos dentro de Cuspidariidae. Por otro lado, existen dudas acerca del status de Halonymphidae y Protocuspidariidae, aceptadas por algunos autores (Krylova, 1994; 1995; Bieler *et al.*, 2010; Carter *et al.*, 2011; Morton & Machado, 2019; Morton & Passos, 2022) y rechazadas por otros (Poutiers & Bernard, 1995; Morton, 2003; Allen, 2011; Coan & Valentich-Scott, 2012). Marshall (2002) basándose en comparaciones del ligamento interno y lithodesma incluyó en Cuspidarioidea a la familia Spheniopsidae J. A. Gardner, 1928, una familia hasta ese momento cercana a Corbiculidae. Morton *et al.* (2015) al realizar el primer estudio anatómico de un Spheniopsidae, aportó pruebas anatómicas que soportan aún más la relación de esta familia con los Cuspidarioidea. Si bien esta clasificación se encuentra actualmente aceptada en su mayoría, debido al poco conocimiento y no inclusión de ejemplares de Spheniopsidae, Protocuspidariidae y Halonymphidae en estudios filogenéticos, estas relaciones no habían sido eficientemente testeadas hasta que Machado & Passos (2022), obtienen un buen soporte del clado Spheniopsidae + (Cuspidariidae + Protocuspidariidae + Halonymphidae), al menos morfológicamente.

Para el Atlántico sudoccidental, al sur de 36°S solo se conocen representantes de Cuspidariidae y Protocuspidariidae. Spheniopsidae y Halonymphidae son conocidos para las aguas de Brasil, pero aún no se registró ningún ejemplar en aguas argentinas.

La familia Cuspidariidae es la de mayor número de representantes, con 19 géneros y 257 especies, donde el 44% de estas corresponde a *Cuspidaria* Nardo, 1840 (WoRMS, 2024). Conquiológicamente los géneros son muy variables y fueron originalmente delimitados en base a la ornamentación y charnela. En general, la presencia de un rostro bien diferenciado y un septo muscular, usualmente con 4 pares de poros, anclado mediante musculatura anterior y posterior a la concha, son los caracteres más distintivos (Dall, 1886; Allen & Morgan, 1981; Absalão & Oliveira, 2011; Coan & Valentich Scott, 2012; Morton & Machado, 2019). Por otro lado, la familia Protocuspidariidae es mucho menos numerosa, con 2 géneros y 19 especies. Incluye especies de tamaño diminuto (1 a 5 mm), rostro extremadamente corto y septo delgado, membranoso (con filamentos branquiales aún presentes) y desprovisto de anclaje muscular a la concha (Scarlatto & Starobogatov, 1983; Poutiers & Bernard, 1995).

En la Tabla 8 se resumen los registros de Cuspidarioidea realizados previamente a este trabajo. La historia de esta superfamilia en la región de estudio comienza cuando E. A. Smith (1885) describe a *Neaera platensis* a partir de material recolectado durante la Expedición del *HMS Challenger* en el talud frente a la desembocadura del Río de la Plata. El resto de los registros consiste principalmente en especies descritas a partir de material proveniente de numerosas campañas subantárticas y antárticas (E. A. Smith, 1915; Dell, 1964;) o aquella del *Atlantis II* (Allen & Morgan, 1981). Muchos de estos registros fueron realizados por investigadores extranjeros, no obstante, Castellanos (1982) identificó ejemplares de *Cuspidaria simillima* cerca de la costa de Chubut, y Zelaya & Ituarte (2006) llevaron a cabo una revisión detallada de *C. concentrica* y *C. minima*, las cuales son morfológicamente similares.

En este capítulo se describen cada uno de las especies de la superfamilia Cuspidarioidea registrados en el área de estudio.

Tabla 8 Registros de Cuspidarioidea en la región del Atlántico Sudoccidental al sur de 36°S ordenados cronológicamente.

Nombre citado	Nombre Válido	Localidad	Fuente
<i>Neaera platensis</i> E. A. Smith, 1885	<i>Cuspidaria platensis</i> (E. A. Smith, 1885)	Frente al Río de la Plata. <i>HMS Challenger</i> , estación 325	E. A. Smith, 1885
<i>Cuspidaria fragilissima</i> (E. A. Smith, 1885)	<i>Cardiomya fragilissima</i> (E. A. Smith, 1885)	Antártica oeste	Pelseneer, 1903

<i>Cuspidaria (Cardiomya) simillima</i> E. A. Smith, 1915	<i>Cardiomya cleryana</i> (d'Orbigny, 1842)	Islas Malvinas. Exp. <i>Terra Nova</i> , estación 38	E. A. Smith, 1915
<i>Cuspidaria tenella</i> E. A. Smith, 1907	<i>Cuspidaria tenella</i> E. A. Smith, 1907	Islas Georgia, Shetlands y Orcadas del Sur	Dell, 1964
<i>Cuspidaria kerguelensis</i> (E. A. Smith, 1885)	<i>Cuspidaria kerguelensis</i> (E. A. Smith, 1885)	Islas Malvinas, y Orcadas, y Georgia del Sur	Dell, 1964
<i>Cuspidaria infelix</i> Thiele, 1912	<i>Cuspidaria infelix</i> Thiele, 1912	Islas Georgia, Shetlands y Orcadas del Sur y Archipiélago de Palmer	Dell, 1964
<i>Cuspidaria (Cardiomya) knudseni</i> Allen & Morgan, 1981	<i>Cardiomya knudseni</i> Allen & Morgan, 1981	Talud Continental Uruguayo. RV <i>Atlantis II</i> , estaciones 239 y 262	Allen & Morgan, 1981
<i>Cuspidaria (Cuspidaria) barnardi</i> Knudsen, 1970	<i>Cuspidaria barnardi</i> Knudsen, 1970	36°55.7'S, 53°01.4'O, 2707 m. <i>Atlantis II</i> , estación 245	Allen & Morgan, 1981
<i>Cuspidaria (Cuspidaria) parva</i> Verrill & Bush, 1898	<i>Cuspidaria parva</i> Verrill & Bush, 1898	37°13.3'S, 52°45.0'O, 3317 m. <i>Atlantis II</i> , estación 259	Allen & Morgan, 1981
<i>Cuspidaria (Cuspidaria) circinata</i> (Jeffreys, 1876)	<i>Cuspidaria circinata</i> (Jeffreys, 1876)	36°55.7'S, 53°01.4'O, 2707 m. <i>Atlantis II</i> , estación 245	Allen & Morgan, 1981
<i>Cuspidaria (Myonera) demistriata</i> Allen & Morgan, 1981	<i>Bathyneæra hadalis</i> (Knudsen, 1970)	37°40.9'S, 52°19.3'O, 3916 m. <i>Atlantis II</i> , estación 256	Allen & Morgan, 1981
<i>Protocuspidaria (Protocuspidaria) verity</i> Allen & Morgan, 1981	<i>Protocuspidaria verity</i> Allen & Morgan, 1981	36°05.2'S, 52°17.9'O, 2480 m. <i>Atlantis II</i> , estación 262	Allen & Morgan, 1981
<i>Cuspidaria (Myonera) paucistriata</i> Dall, 1886	<i>Myonera paucistriata</i> Dall, 1886	37°13.3'S, 52°45.0'O, 3317 m. <i>Atlantis II</i> , estación 259	Allen & Morgan, 1981
<i>Cuspidaria (Myonera) atlantica</i> Allen & Morgan, 1981	<i>Myonera alleni</i> Poutiers, 1995	36°05.2'S, 52°17.9'O, 2,480 m. <i>Atlantis II</i> , estación 262	Allen & Morgan, 1981
<i>Cuspidaria simillima</i> E. A. Smith, 1915	<i>Cardiomya cleryana</i> (d'Orbigny, 1842)	Costa de Chubut, Argentina. Exp. Shinkai Maru	Castellanos, 1982
<i>Cuspidaria tenella</i> E. A. Smith, 1907	<i>Cuspidaria tenella</i> E. A. Smith, 1907	Banco Burdwood, Islas Malvinas y Cabo de Hornos	Dell, 1990
<i>Cuspidaria knudseni</i> Allen & Morgan, 1981	<i>Cardiomya knudseni</i> Allen & Morgan, 1981	36°53.4'S, 53°10.2'O, 2323 m. <i>Atlantis II</i> , estación 240	Allen, 2008
<i>Cardiomya gemma</i> Verrill & Bush, 1898	<i>Cardiomya costellata</i> (Deshayes, 1835)	36°53.4'S, 53°10.2'O, 2323 m. <i>Atlantis II</i> , estación 240	Allen, 2008
<i>Rhinoclama notabilis</i> (Jeffreys, 1876)	<i>Rhinoclama notabilis</i> (Jeffreys, 1876)	<i>Atlantis II</i> , estación 237 (36°32.6'S, 53°23.0'O, 1011 m)	Allen, 2008
<i>Tropidomya abbreviata</i> (Forbes, 1843)	<i>Tropidomya abbreviata</i> (Forbes, 1843)	<i>Atlantis II</i> , estaciones 239 (1,679 m, 36°49.0'S, 53°15.4'O), 240 (2,323 m, 36°53.4'S, 53°10.2'O) y 246 (3,343 m 37°15.1'S, 52°45.0'O)	Allen, 2008
<i>Myonera paucistriata</i> Dall, 1886	<i>Myonera paucistriata</i> Dall, 1886	<i>Atlantis II</i> , estación 240 (2,323 m, 36°53.4'S, 53°10.2'O)	Allen, 2008
<i>Myonera atlantica</i> Allen & Morgan, 1981	<i>Myonera alleni</i> Poutiers, 1995	<i>Atlantis II</i> , estación 240 (2,323 m, 36°53.4'S, 53°10.2'O)	Allen, 2008
<i>Cuspidaria circinata</i> (Jeffreys, 1876)	<i>Cuspidaria circinata</i> (Jeffreys, 1876)	<i>Atlantis II</i> , estación 242 (4,402 m, 38°16.9'S, 51°56.1'O)	Allen, 2008

<i>Subcuspidaria minima</i> Egorova, 1993	<i>Cuspidaria minima</i> (Egorova, 1993)	Islas Orcadas del Sur	Egorova, 1993
<i>Cuspidaria multicosata</i> Egorova, 1993	<i>Cuspidaria multicosata</i> Egorova, 1993	Islas Sandwich del Sur	Egorova, 1993
<i>Cuspidaria smirnovi</i> Egorova, 1998	<i>Cuspidaria smirnovi</i> Egorova, 1998	Este del Mar de Weddell	Egorova, 1998
<i>Cuspidaria concentrica</i> Thiele, 1912	<i>Cuspidaria concentrica</i> Thiele, 1912	Islas Georgia del Sur y Banco Burdwood	Zelaya & Ituarte, 2006
<i>Cuspidaria minima</i> Egorova, 1993	<i>Cuspidaria minima</i> Egorova, 1993	Isla Elefante	Zelaya & Ituarte 2006
<i>Cuspidaria sp.</i>	<i>Cuspidaria sp.</i>	Mar de Weddell	Engl, 2012

Resultados

Cuspidarioidea Dall, 1886

Descripción: Concha globular a ovalada, delgada; fuertemente inequilateral, redondeada a aguda anteriormente, en muchos rostrada posteriormente; usualmente inequivalva, valva izquierda sobrepasa a la derecha ventralmente y la derecha sobrepasa a la izquierda posterodorsalmente; superficie lisa o con estructuras (costillas, estrías, líneas, etc.;) radiales y/o concéntricas; periostraco delgado y dehiscente que aumenta su grosor en el borde dorsal, formando un ligamento secundario; umbo central a subcentral (desplazado anteriormente), generalmente prosogiro; charnela débil, edentada o con dientes cardinales o laterales secundarios; resilífero hundido, en algunos casos proyectado como condróforo, ligamento primario interno con lithodesma; interior porcelanáceo. línea paleal sutil, seno sifonal poco desarrollado; capa interna y externa homogénea; músculos aductores subiguales; lóbulos del manto fusionados casi por completo dejando solo una pequeña abertura pedal y las aberturas de los sifones; sifones bien desarrollados, unidos en su base, rodeados de tentáculos sifonales sensoriales; sifón exhalante corto y eversible, inhalante grande y extensible; ctenidios reducidos o ausentes, reemplazados por un septo de desarrollo variable entre las familias; pie digitiforme con surco bisal, a veces biso presente en adultos; palpos labiales pequeños y digitiformes; estómago con cutícula y paredes muy muscularizadas, del tipo II (Purchon, 1956); saco del estilo separado del intestino medio; dioicos.

Cuspidariidae Dall, 1886

Descripción: Rostro bien diferenciado, cubierto de líneas arenofílicas; impresiones de músculos posteriores (aductores, septales y pedales) marcadas, impresiones anteriores de menor fuerza, inconspicuas, impresión del músculo aductor anterior ovalada, posterior triangular; línea septal (septo deja una línea longitudinal que en este trabajo será denominada así); septo muscular compuesto de fibras estriadas, usualmente 4 pares de poros, anclado mediante musculatura anterior y posterior a la concha; septo adherido dorsalmente a la concha en ambos lados por músculos septales laterales con fibras musculares distribuidas de manera paralela y ancladas cada una a la concha independientemente u organizadas en dos pares de grupos con dos puntos de inserción de cada lado; poros septales distribuidos de manera equidistante o ligeramente separados en dos pares anteriores y dos posteriores;

sifones con glándulas arenofílicas, siete tentáculos sifonales, tres dorsales al sifón exhalante y cuatro lateroventrales al inhalante, varían entre claviformes y anchos de borde festoneado; palpos labiales pequeños, los anteriores siempre presentes, posteriores pueden estar presentes (palpos labiales tipo 2) o reducidos a placas ciliadas en la base de la boca (tipo 1).

Cuspidaria Nardo, 1840

Especie tipo: *Cuspidaria typus* Nardo, 1840, sinónimo junior de *Tellina cuspidata* Olivi, 1792. Designado por monotipia.

Descripción: Superficie lisa o con estructuras concéntricas; charnela edentada o con diente posterior lateral solo en valva derecha; resilífero proyectado posteroventralmente como condróforo; músculos septales laterales con fibras orientadas paralelamente o congregándose en dos puntos de inserción; poros septales equidistantes o separados en dos pares anteriores y dos posteriores; tentáculos sifonales claviformes o festoneados; palpos labiales tipo 1 o 2.

Cuspidaria exigua (Jeffreys, 1876)

(Figura 13A-D, F-G)

Neaera exigua Jeffreys, 1876: 496.

Cuspidaria exigua – Dall, 1886: 294; Friele & Grieg, 1901: 40; Ockelmann, 1958: 163; Clarke, 1962: 71; 1974: 19; Poutiers & Bernard, 1995: 149; Allen, 2011: 442; Janssen & Krylova, 2014: 68; Pacheco *et al.*, 2022: 142-145, fig. 3a-c y e-g.

Material tipo: [*Neaera exigua*] sintipos: USNM 172072, seis valvas.

Localidad tipo: Exp. *Valorous*, estación 12 (56°11'N, 37°41'O, Sudeste de Groenlandia), 1450 brazas (2.651 m).

Descripción: Concha pequeña (hasta 10,8 mm L, 7 mm Al y 2,3 mm An), inflada, circular, semitransparente, subcuadrado a oval; superficie con hasta 40 estrías marcadas cercanas

entre sí, espacio entre estrías igual a su ancho; rostro cónico, corto, comprimido, base amplia, extremo redondeado, depresión rostral débil; umbo central, prosogiro, prominente; margen posterodorsal recto cerca del umbo, curvado al comienzo del rostro (curva más marcada en la valva derecha que en la izquierda), margen anterodorsal descendiendo con pendiente fuerte inmediatamente posterior al umbo; margen anterior arqueado a redondeado; margen ventral ampliamente curvado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada a llano; valva derecha con diente lateral posterior corto, triangular, base separada del resilífero; valva izquierda edentada; interior iridiscente sin líneas radiales; músculo septal lateral con fibras paralelas; poros septales separados en dos pares anteriores y dos posteriores; tentáculos sifonales claviformes; palpos labiales tipo 1.

Material examinado: MACN-In 43760 (38°01'14"S, 53°41'06"O, 2.711 m), dos individuos.

Distribución geográfica: Atlántico Norte: Groenlandia (Jeffreys, 1876); Jan Mayen, Spitsbergen y Noruega (Ockelmann, 1958); Bahía de Baffin e Islandia (Clarke, 1974). Atlántico Sudoccidental: Cañón Submarino Mar del Plata, Argentina (Pacheco *et al.*, 2022).

Distribución batimétrica: 640 m (Janssen & Krylova, 2014) a 2.711 m (Pacheco *et al.*, 2022).

Observaciones: Los especímenes de la región de estudio tienen diferencias de contorno respecto al material tipo de *C. exigua* (USNM 172072, Figura 13A-B). Posee el margen posteroventral llano, un umbo más grande y el margen anterior arqueado. A pesar de estas diferencias, la presencia distintiva de numerosas y delgadas estrías concéntricas regularmente distribuidas muy cercanas entre sí, mencionada en la descripción original de la especie, fue observada en todos los especímenes. Posiblemente estas diferencias sean atribuidas a la variación con el crecimiento, ya que el material tipo es aproximadamente la mitad del tamaño de nuestros ejemplares. Otra posible causa yace simplemente en la variación intraespecífica, una cualidad muy usual entre los Cuspidariidae, que puede incluso ser notada entre los dos ejemplares recolectados, de los cuales, uno (Figura 13D) tiene un margen posterodorsal más curvado y posteroventral con sinuosidad más marcada. Jeffreys (1876) afirmó que las estrías solo podían ser observadas en la región anterior, sin embargo, en el sintipo estudiado se encuentran en toda la superficie de las valvas. A pesar de que el material tipo tiene la charnela dañada, por lo que el diente posterior derecho no pudo ser comparado, la charnela observada en nuestros ejemplares es similar a la descrita originalmente.

Jeffreys (1876) resaltó la similitud de *C. exigua* con *C. subtorta* (G. O. Sars, 1878), una especie de Noruega de contorno y tamaño similar, aunque con sutiles pliegues concéntricos (NHMO D31889, lectotipo, Figura 13E). Se parece también a *C. lamellosa*, otra especie nórdica, aunque con un contorno más elongado y estrías concéntricas más espaciadas y marcadas.

En el Atlántico sudoccidental pocas son las especies de *Cuspidaria* con ornamentación concéntrica: *C. concentrica*, *C. minima*, *C. kerguelensis* y *C. multicosata*, de las cuales, solo *C. kerguelensis* y *C. multicosata* tienen estrías, ya que en el resto la ornamentación es mucho más desarrollada, al nivel de costillas. *Cuspidaria multicosata* Egorova, 1993 posee una similar cantidad y distribución de estrías, sin embargo la ilustración original muestra un contorno mucho más elongado y ovalado. Una comparación con más ejemplares de *C. multicosata* debería ser llevada a cabo a futuro, aunque, el material tipo (único material conocido para la especie) aparentemente depositado en la colección zoológica del Instituto RAN Academia de Ciencias de Rusia, San Petersburgo, no pudo ser localizado. Por otro lado, *C. kerguelensis* (NHMUK 1887.2.9.2418, holotipo) es una especie diminuta que solo alcanza los 5 mm de largo y tiene un diente fuertemente desarrollado y dos crestas rostrales.

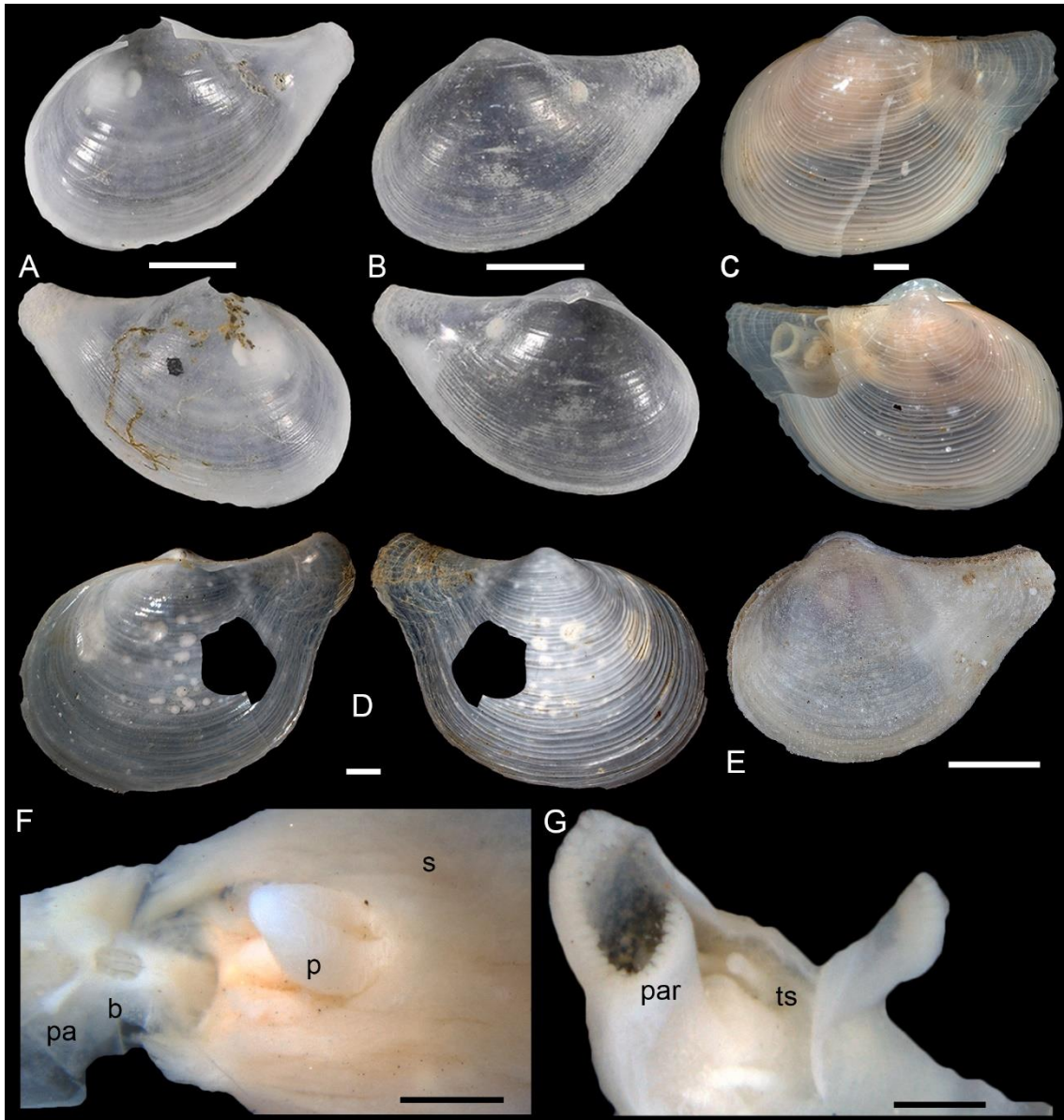


Figura 13 (A-D, F-G) *Cuspidaria exigua* (Jeffreys, 1876). (A-B) Sintipo, USNM 172072: ambos lados de la valva derecha (A) e izquierda (B); (C-D, F-G) MACN-In 43760: (C) vista izquierda y derecha, (D) ambos lados de la valva derecha, (F) vista ventral del septo, (G) vaina sifonal. (E) *Cuspidaria subtorta* Lectotipo, NHMO D31889: vista izquierda. b: boca; p: pie; pa: palpo labial anterior; par: papila arenofíllica; s: septo; ts: tentáculo sifonal. Escala: A-F = 1 mm; G = 500 μ m.

Cuspidaria circinata (Jeffreys, 1876)

(Figura 14A-D)

Neaera circinata Jeffreys, 1876: 497–498; 1882: 942, lám. 71, fig. 6; E. A. Smith, 1885: 42, lám. 10, figs. 4-4b.

Neera consociata E. A. Smith, 1885: 41, lám. 9, fig. 7, 7b.

Cuspidaria circinata – Dautzenberg, 1889: 87; Dautzenberg & Fischer, 1897: 222; Locard, 1898: 185; Dautzenberg, 1927: 338; Allen & Morgan, 1981: 459-460, fig. 25; Poutiers & Bernard, 1995: 149; Salas, 1996: 74, figs. 125-126; Scarabino, 2003: 238; Allen, 2008: 79, 113, 117, 120; Absalão & Oliveira, 2011: 122-124, figs. 1-13; Janssen & Krylova, 2014: 68.

Cuspidaria munieri Dautzenberg & Fischer, 1897: 225-226, lám. 7, figs. 5, 6; 1927: 339, lám. 9, figs. 5-6.

Cuspidaria consociata – Knudsen, 1982: 131–132, 138, figs. 10-11; Poutiers & Bernard, 1995: 149, 158.

Material tipo: [*N. circinata*]: sintipo: USNM 63961, una valva derecha; [*N. consociata*]: sintipos: NHMUK 1887.2.9.2406-2407, destruidos por la enfermedad de Byne⁴ de acuerdo a Absalão & Oliveira (2011); [*C. munieri*]: sintipo: Se estudió el tipo fotografiado en a Absalão & Oliveira (2011) depositado en MOM (Musée Océanographique de Monaco).

Localidad tipo: [*N. circinata*]: Exp. *Valorous*, estación 12 (56°11'N, 37°41'O, sudeste de Groenlandia), 1450 brazas (2.652 m); Exp. *Porcupine* (1870), frente a la costa de Portugal (estación 16: 39°55'N, 09°56'O), 994 brazas (1.818 m); [*N. consociata*]: frente a Bermuda, 435 brazas (795 m); frente a Isla Culebra, 390 brazas (713 m); [*C. munieri*]: Azores, Princesa Alice (1896) estación 69, 1.846 m.

Descripción: Concha pequeña (hasta 8 mm L, 5 mm Al) inflada, subcuadrada, opaca, blanca; superficie con estrías concéntricas; dos crestas rostrales partiendo umbo, dorsal casi paralela al margen posterodorsal terminando en esquina posterodorsal del rostro, ventral terminando en esquina posteroventral; restos de periostraco; rostro tubular, ligeramente comprimido, moderadamente largo, base amplia, extremo truncado, depresión rostral marcada; umbo central, prosogiro, algo prominente; margen posterodorsal recto, ligeramente elevado; margen anterodorsal prolongado formando hombro; margen anterior y ventral redondeado; margen posteroventral con sinuosidad profunda; valva derecha con diente lateral

⁴ La enfermedad de Byne consiste en la presencia de cicatrices o cristales blancos en la concha como consecuencia de la reacción entre el Carbonato de Calcio y los ácidos acético y fórmico. Estos ácidos provienen de la interacción de la humedad con los vapores liberados de la desnaturalización de la celulosa (presente en madera o algodón de los recipientes) y las sales de mar aún presentes en la muestra. Dependiendo del grado de afectación, este proceso puede detenerse (mediante limpieza) o causar la destrucción al ejemplar.

posterior largo, triangular, prominente, base separada del resilífero. Interior iridiscente con líneas radiales débiles. Sensus Allen & Morgan (1981): Músculo septal lateral con de fibras paralelas; ocho pares de poros septales; tentáculos sifonales claviformes; palpos labiales tipo 2.

Material examinado: USNM 63945, una valva derecha (56°11'N, 37°41'O, 2.652 m); USNM 63960, un fragmento de valva (56°07'N, 14°19'O, 1.152 m); MCZ 353562, un individuo (07°56'30"N, 34°09'30"O, 1.493 m); MCZ 353561, una valva fragmentada (36°55'30"S, 53°01'30"O, 2.707 m).

Distribución: Atlántico Noroccidental: Sureste de Groenlandia (Jeffreys, 1876); frente a Bermuda e Isla Culebra como *N. consociata* (E. A. Smith, 1885); Banco Saba (Knudsen, 1982). Atlántico Nororiental: frente a la Palma, Islas Canarias (E. A. Smith, 1885); oeste de Marroc (Locard, 1898); oeste del Estrecho de Gibraltar (Salas, 1996); frente a Portugal (Jeffreys, 1876, 1881); Azores (Jeffreys, 1881; E. A. Smith, 1885; Dautzenberg & Fischer, 1897); Bahía de Vizcaya (Jeffreys, 1881; Locard, 1898; Allen & Morgan, 1981); sureste de Irlanda (Allen & Morgan, 1981); Noroeste de Irlanda (Jeffreys, 1881). Atlántico Sudoccidental: Brasil: frente a Pernambuco (Allen & Morgan, 1981) y Cuenca de Campos, Río de Janeiro (Absalão & Oliveira, 2011); frente al Río de la Plata (Allen & Morgan, 1981).

Distribución batimétrica: desde 340 m (Knudsen, 1982) a 4.382 m (Allen & Morgan, 1981).

Observaciones: Allen & Morgan (1981) registraron a *C. circinata* en la región de estudio (estación 245 *Atlantis II*) y un lote identificado como *C. circinata* de esta misma estación fue encontrado en la colección MCZ (MCZ 353561, Figura 14C). Este lote contiene dos fragmentos de una valva derecha, uno con el rostro y depresión rostral y el otro con parte del disco. En estos pueden notarse las características principales de esta especie: un rostro corto truncado con dos crestas rostrales y una sinuosidad posteroventral profunda, y un disco ornamentado con estrías concéntricas. Si bien, el ejemplar no se encontraba entero, la información es suficiente para verificar su registro en la región de estudio.

En la colección del USNM se encontraron dos lotes asignados como sintipos de *N. circinata*: USNM 63760 y 63961. El lote USNM 63760, que contiene un fragmento de rostro de valva izquierda, tiene coordenadas que no corresponden con ninguna de las dos localidades tipo mencionadas por Jeffreys (1876) por lo que no puede ser considerado sintipo. El autor no especificó en cual de las estaciones de la Exp. *Porcupine* registra el material, solo menciona

que fue recolectado en frente a la costa de Portugal a una profundidad de 994 brazas. La etiqueta de USNM 63961 menciona a la estación 16, la cual tiene la misma profundidad y proviene de Portugal. Por lo tanto, es muy probable que se trate de la misma estación y este ejemplar sea un sintipo. En cuanto a la segunda localidad tipo, estación 12 Exp. *Valorous*, no se localizó ningún ejemplar identificado como *C. circinata*, no obstante, sí pudo encontrarse un lote (USNM 63945, Figura 14D) con una valva derecha identificada como *N. bicarinata* con una clara ornamentación concéntrica. La valva responde a la descripción de *C. circinata*, pero su tamaño es considerablemente mayor (19 mm L) al conocido hasta el momento o incluso al aportado por Jeffreys (1876).

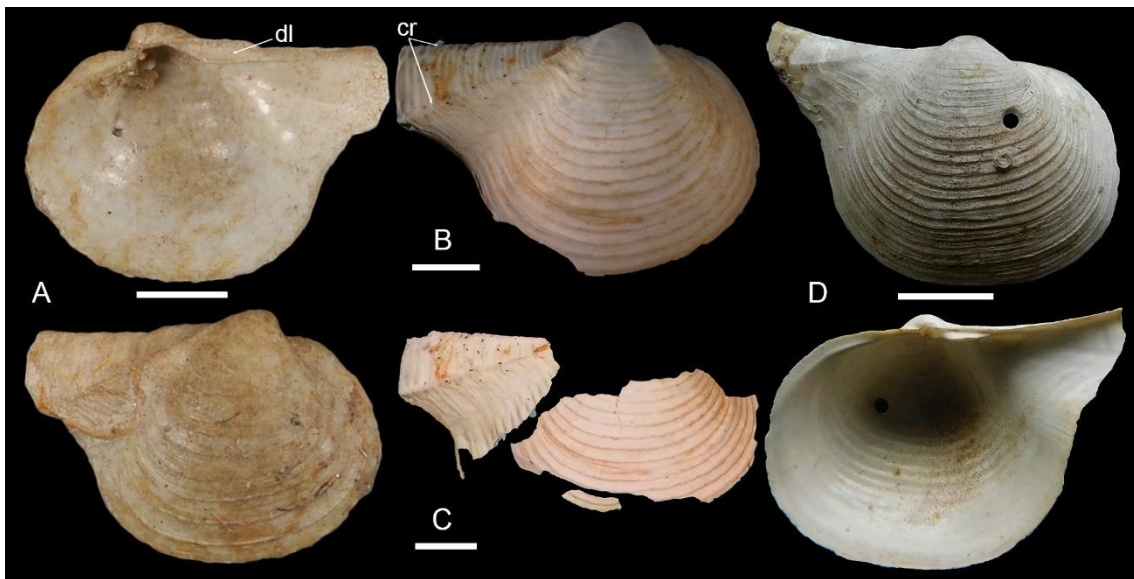


Figura 14 (A-D) *Cuspidaria circinata* (Jeffreys, 1876). (A) Sintipo, USNM 63961: ambos lados de la valva derecha; (B) MCZ 353562: un individuo; (C) MCZ 353561: fragmentos de valva derecha; (D) USNM 63945: una valva derecha. cr: cresta rostral; dl: diente lateral. Escala: A-C = 1 mm; D = 5 mm.

Cuspidaria bicarinata (Jeffreys, 1882)

(Figura 15A-H)

Neaera bicarinata Jeffreys, 1876: 496. *Nomen nudum*.

Neaera bicarinata Jeffreys, 1882: 939, lám.71, fig. 1.

Cuspidaria bicarinata (Jeffreys, 1882) – Locard, 1898: 180; Poutiers & Bernard, 1995: 148;

Huber, 2010: 792; Allen, 2011: 441; Janssen & Krylova, 2014: 68; Pacheco *et al.*, 2022:

145, figs. 4a-c y 4e-h.

Material tipo: [*Neaera bicarinata*] sintipos: USNM 63250, dos valvas izquierda y dos derechas; USNM 171997, fragmento del rostro de la valva derecha;

Localidades tipo: Exp. *Porcupine* (1870) estaciones 16 y 17 (~ 39°46'58"N, 09°47'31.2"O, 1,353–2002 m [USNM 63250]); Exp. *Valorous* (1875) Atlántico Norte (estación 13 56°01'12"N, 34°42'O, 1,262 m [USNM 171997]); Exp. *Travailleur* (1880), Bahía de Vizcaya (Coordenadas desconocidas, [USNM 171998]).

Descripción: Concha mediana (hasta 22 mm L y 18,5 mm Al), inflada, subcuadrada, opaca, blanca, contorno elongado en ejemplares pequeños y medianos, redondeado en ejemplares grandes; superficie del disco lisa con líneas de crecimiento marcadas, algo desgastadas, mostrando capas internas (especialmente cerca del umbo); dos crestas rostrales partiendo del umbo, dorsal casi paralela al margen posterodorsal terminando en esquina posterodorsal del rostro, ventral terminando en esquina posteroventral; rostro tubular, ligeramente comprimido, moderadamente largo, semitraslúcido, extremo truncado, depresión rostral marcada; umbo central, prosogiro, algo prominente; margen posterodorsal recto en juveniles, moderadamente curvado en adultos; margen anterodorsal prolongado formando hombro; margen anterior redondeado; margen ventral agudo; margen posteroventral con sinuosidad profunda; valva derecha con diente lateral posterior largo, triangular, algo prominente, base separada del resilífero; valva izquierda edentada; interior iridiscente con líneas radiales débiles; músculo lateral septal con fibras congregándose en dos puntos de inserción; poros septales equidistantes; tentáculos sifonales de festoneados; palpos labiales tipo 2;

Material Examinado: USNM 63944 (Azores: ~38°08'46"N, 28°36'38"O, 1.445 m), una valva derecha; USNM 757158 (R/V Gilliss Cr. 74-04; Sta. 97; 37°03' N, 74°15' W; 1400-1460 m) seis valvas; USNM 757186 (R/V Gilliss Cr. 74-04; Sta. 97; 37°03' N, 74°15' O; 1400-1460 m) una concha; USNM 757284 (R/V Gilliss Cr. 75-08; Sta. 29; 1630-1760 m) cinco valvas; MACN-In 43759 (38°01'26"S, 53°51'00"O, 2.212 m), un individuo; MACN-In 43758 (38°11'43"S, 53°47'38"O, 2.503 m), un individuo; MCZ 353559 (36°55'S, 53°01'O, 2.707 m), un individuo; USNM 171998 (*Travailleur* Exp.; Jeffreys Coll.), dos conchas.

Distribución geográfica: Atlántico Nororiental: Groenlandia (Jeffreys, 1882); Portugal (Jeffreys, 1876); Azores (USNM 63944). Atlántico Noroccidental: Frente a Virginia, Estados Unidos (USNM 757158, 757186 y 757284). Atlántico Sudoccidental: frente al Río de la Plata (MCZ 353559); Cañón submarino Mar del Plata, Argentina (Pacheco *et al.*, 2022).

Distribución batimétrica: 1.262 m (Jeffreys, 1882) a 2.707 m (MCZ 353559) m.

Observaciones: *Cuspidaria bicarinata* tiene una compleja historia nomenclatural. Jeffreys (1876: 496) describió un fragmento de una valva y lo asignó al género *Neaera* Gray en Griffith & Pidgeon, 1833 y escribió “Probablemente pertenece a una especie que recolecté en la Exp. *Porcupine* de 1870, frente a las costas de Portugal, a profundidades desde 740 a 1095 brazas, a la cual propongo el nombre *bicarinata*”. Jeffreys (1876) describió el fragmento y luego usó el nombre *bicarinata* con certeza solo para los especímenes que recolectó en la Exp. *Porcupine* y no para el fragmento mencionado pues estaba en duda sobre la identidad de dicho ejemplar (“Probablemente pertenece...”). *Neaera bicarinata* Jeffreys, 1876 carece de descripción, ya que el único material descrito, el fragmento, no fue asignado con certeza dentro de la especie. De esta manera Jeffreys (1876) no cumple con el Artículo 12.1 del ICZN, por lo que *Neaera bicarinata* Jeffreys, 1876 se considera *nomen nudum* (Poutiers & Bernard, 1995; Cosel *et al.*, 2014). Cuando Jeffreys (1882) “redescribe” a la especie, lo hace apropiadamente. Por lo tanto, el nombre válido de esta especie es *Neaera bicarinata* Jeffreys, 1882 y su material tipo pasó a estar conformado no solo por el material recolectado en la Exp. *Porcupine* sino también por las expediciones *Travailleur* y *Valorous*.

Huber (2010), siguiendo a Warén (1980), consideró a *Neaera striata* var. *bicarinata* Jeffreys, 1876 como el nombre original de la especie y *Neaera bicarinata* Jeffreys, 1882 como un sinónimo junior. Esta asunción probablemente es debida a que la descripción de *Neaera bicarinata* Jeffreys, 1876 fue incluida dentro de la descripción original de *Neaera striata* Jeffreys, 1876, a pesar de que el autor específicamente se refiriera a “Un fragmento de otra especie de *Neaera*” (Jeffreys, 1876: 496). Huber (2010), haciendo uso del Artículo 23.9.2 del ICZN, el cual permite tomar un sinónimo junior como nombre válido, ignorando el Principio de Prioridad, declaró *Neaera bicarinata* Jeffreys, 1876 como *nomen oblitum*. No obstante, la designación de Huber (2010) como *nomen oblitum* fue equivocada ya que para poder ser llevada a cabo, se deben cumplir dos requisitos: el sinónimo senior no debe ser usado después de 1899 y el sinónimo junior debe haber sido usado en numerosas obras, lo cual no se aplica en este caso. A su vez, esta designación fue innecesaria, ya que el “nombre original” es *nomen nudum* y por lo tanto no disponible.

A pesar de que la presencia de crestas rostrales es un carácter diagnóstico de *Cuspidaria bicarinata*, no son fácilmente observables en los sintipos (USNM 63250, Figura 15A-B), aunque se debe probablemente al estado de preservación de estas valvas gastadas.

Durante de inspección del material depositado en USNM se registraron ejemplares identificados como *Cuspidaria glacialis* que presentaban los mismos caracteres conchológicos

que *C. bicarinata*, i.e. concha subcuadrada con superficie con líneas de crecimiento marcadas y desgastadas, y rostro semitraslúcido con crestas rostrales (Figura 15D). Las únicas diferencias yacían en el tamaño (hasta 22 mm) y el contorno (formas más altas). Al encontrarse numerosos ejemplares, pudo notarse que los más pequeños tenían un contorno similar a los ejemplares adultos conocidos hasta el momento. Consecuentemente, se considera que estos ejemplares son *C. bicarinata* y las variaciones se deben al crecimiento. También se identificó como un juvenil de *C. bicarinata* al único ejemplar de *C. barnardi* registrado por Allen & Morgan (1981) para aguas del Atlántico sudoccidental depositado en el MCZ (MCZ 353559), ya que posee crestas rostrales y un contorno similar.

Entre las diversas especies de *Cuspidaria* con crestas rostrales, *C. ventricosa* Verrill & Bush, 1898 (USNM 78783, holotipo por monotipia) solo tiene una, mientras que otras como *Cuspidaria circinata* (Jeffreys, 1876), *C. minima*, *C. concentrica* y *C. kerguelensis*, todas ya registradas en el Atlántico Sudoccidental, tienen ornamentación concéntrica bien marcada.

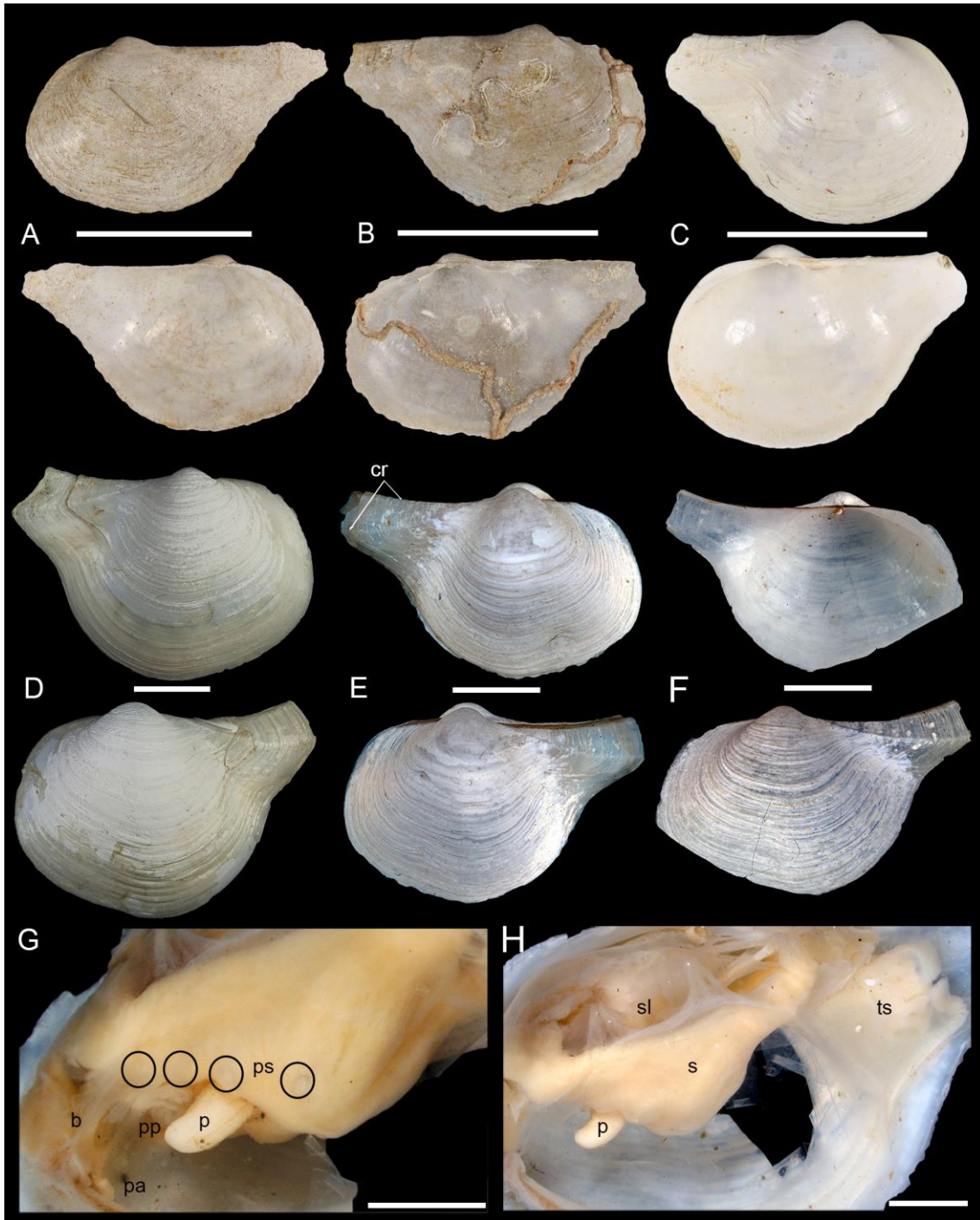


Figura 15 (A-H) *Cuspidaria bicarinata* (Jeffreys, 1882). (A, B) Sintipo, USNM 63250: ambos lados de una valva derecha (A) y una izquierda (B); (C) USNM 63944: ambos lados de la valva derecha; (D) USNM 757158: valva derecha e izquierda; (E) MACN-In 43758: vista izquierda y derecha de un individuo, (F-H) MANC-In 43759: (F) ambos lados de la valva izquierda, (G) vista ventral del septo, (H) vista lateral de las partes blandas. b: boca; cr: cresta rostral; p: pie; pa: palpo labial anterior; pp: palpo labial posterior; ps: poro septal; s: septo; sl: músculo septal lateral; ts: tentáculo sifonal. Escala: A-F = 5 mm; G-H = 2 mm.

Cuspidaria kerguelensis (E. A. Smith, 1885)

(Figura 16A-H)

Neaera kerguelensis E. A. Smith, 1885: 46, lám. 24, figs. 8-8b.

Cuspidaria kerguelensis – Soot-Ryen, 1951: 24; Powell, 1960: 185; Dell, 1964: 230, lám. 7, fig. 8; Poutiers & Bernard, 1995: 149.

Miomera kerguelensis (in error pro *Myonera kerguelensis*) – Carcelles, 1953: 225

Subcuspidaria kerguelensis – Egorova, 1993 in part: 162, lám. 4 figs. 1a-d y 2a-v.

Cuspidaria cf. kerguelensis – Pacheco *et al.*, 2022: 147, figs. 5a-b y 5d-f.

Material tipo: [*Neaera kerguelensis*] holotipo por monotipia: NHMUK 1887.2.9.2418, valva derecha dañada (afectada por la enfermedad de Byne).

Localidad tipo: HMS *Challenger*, Christmas Harbour, Isla Kerguelen, 120 brazas (219 m).

Descripción: Concha pequeña (hasta 4,25 mm L y 3,1 mm Al), inflada, semitraslúcida, valva izquierda globular con extremo anterior prolongado, valva derecha subtrigonal con extremo anterior corto; superficie con 17-22 estrías concéntricas elevadas, estrechas; dos crestas rostrales débiles partiendo del umbo, dorsal casi paralela al margen posterodorsal terminando en esquina posterodorsal del rostro, ventral terminando en esquina posteroventral; rostro cónico, corto, base amplia, extremo redondeado, curvado en ejemplares grandes, depresión rostral débil; umbo central, prosogiro, pequeño y poco prominente; margen posterodorsal recto a moderadamente curvado; margen anterodorsal descendiendo con pendiente fuerte inmediatamente posterior al umbo; margen anterior arqueado en valva derecha y redondeado en izquierda; margen ventral redondeado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada a llano; valva derecha con diente lateral posterior triangular fuerte, prominente, base separada del resilífero; valva izquierda con diente lateral posterior reducido y elongado; interior porcelanáceo sin líneas radiales; músculo septal lateral con fibras paralelas; poros septales separados en dos pares anteriores y dos posteriores; tentáculos sifonales claviformes; palpos labiales tipo 1.

Material Examinado: MCZ 353528 (36°32'36"S, 53°23'O, 1.011 m) 4 individuos; MACN-In 43764 (38°00'58"S, 54°30' 19"O, 1.006 m), dos individuos; USNM 897773 (56°31'30"S, 63°15'14"O, 3.927 m); MLP 6876 (57°40'S, 26°28'O, 514 m), un individuo; MLP 6875 (57°40'S, 26°25'O, 270 m), dos valvas y un individuo; MLP 6874 (60°55'S, 26°25'O, 309 m), seis valvas y dos individuos.

Distribución geográfica: Cañón submarino Mar del Plata, Argentina como *C. cf. kerguelensis* (Pacheco *et al.*, 2022); Pasaje de Drake (USNM 897773); Islas Georgia del Sur, Orcadas del Sur y Malvinas (Dell, 1964); Islas Marion y Príncipe Eduardo (Carcelles, 1953); Isla Kerguelen (E. A. Smith, 1885); Archipiélago de Palmer (Soot-Ryen, 1951).

Distribución batimétrica: 100 (Dell, 1964) a 3.927 m (USNM 897773).

Observaciones: *C. kerguelensis* fue descrita por E. A. Smith (1885) como una concha globosa con un extremo anterior corto y redondeado, y ornamentada con 20 "líneas" concéntricas elevadas que se extienden casi hasta la cresta rostral ventral. Si bien muchas de estas características no pueden ser observadas en el material tipo al estar dañado, el contorno sí. Éste mostró diferencias con la ilustración original, la cual es subtrigonal en vez de globosa. Esto se debe a que las valvas son fuertemente inequivalvas. Las valvas derechas, como el holotipo, tienen un margen anterior prolongado y arqueado, mientras que en las izquierdas, como la ilustración original, es corto y redondeado (Figura 16A-F). Esta diferencia de contorno entre valvas fue notada por Zelaya & Ituarte (2006) en los ejemplares estudiados de *C. concentrica* y *C. minima*. Zelaya & Ituarte (2006) mencionaron la existencia de costillas en toda la superficie de *C. kerguelensis*, como parece reflejar la ilustración original, no obstante, en todos los especímenes estudiados, como menciona la descripción original la ornamentación es interrumpida por las crestas rostrales.

Debido al estado del material tipo, y las grandes similitudes con *C. minima* y *C. concentrica*, la delimitación de ejemplares de esta especie no es simple. No obstante, luego de inspeccionar material antártico y subantártico de estas tres especies, se encontraron ejemplares (USNM 897773 y MCZ 353528) que cumplen a la perfección con la descripción original de *C. kerguelensis* y son muy similares al material tipo, por lo que fueron identificados como tal. En Pacheco *et al.* (2022) se publicaron ejemplares entonces asignados como *C. cf. kerguelensis* que mostraban sutiles diferencias (MACN-In 43764, MLP 6876, MLP 6875 y MLP 6874), sin embargo, luego de inspeccionar estos nuevos ejemplares pudo verse que son claramente ejemplares de *C. kerguelensis* y esas diferencias solo se debían a variación

intraespecífica o entre valvas derecha e izquierda. MCZ 353528 consiste en ejemplares identificados por Allen (2008) como *Rhinoclama notabilis* (Jeffreys, 1876). Si bien ambas especies son pequeñas y cuentan con estrías concéntricas muy cercanas entre sí y crestas rostrales, *R. notabilis* (USNM 63962, sintipo, Figura 16E) se diferencia claramente por su charnela compuesta por dos dientes laterales, uno posterior y otro anterior, en la valva derecha.

Cuspidaria kerguelensis se distingue tanto de *C. concentrica* como de *C. minima* por tener un rostro mucho menos independiente del disco, con una sinuosidad posteroventral mucho menos marcada. Se diferencia en particular de *C. concentrica* por tener numerosas estrías concéntricas delgadas, bajas y muy cercanas entre sí, diferencias marcadas por Dell (1990) y Zelaya & Ituarte (2006). Consecuentemente, hay desacuerdo con la sinonimia entre *C. concentrica* y *C. kerguelensis* propuesta por Soot-Ryen (1951) y Egorova (1993). Zelaya & Ituarte (2006) también suman como diferencia un margen anterior más expandido y rostro menos diferenciado en *C. concentrica* pero esa diferencia no es notoria en los ejemplares estudiados. Por otro lado, *C. kerguelensis* también se distingue de *C. minima* por tener un rostro más corto con una sinuosidad posteroventral poco marcada y un diente lateral derecho más débil. Zelaya & Ituarte (2006) agregan también que el espacio entre la ornamentación concéntrica de *C. minima* equivale al espesor de tres costillas, mientras que solo al de una en *C. kerguelensis*.

Dell (1990) menciona que *C. kerguelensis* se caracteriza por poseer entre 11 y 15 costillas ampliamente espaciadas y elevadas. Estas características son claramente pertenecientes a ejemplares de *C. concentrica*. Por tal motivo *C. kerguelensis* sensu Dell (1990) fue excluido de la lista sinónimica de *C. kerguelensis*. Esta opinión es compartida con Engl (2012), quien resaltó que el ejemplar ilustrado por Dell (1990) mostraba solo la mitad de las costillas concéntricas de la ilustración de E. A. Smith (1885) y, luego de revisar el material trabajado por este autor, concluye que ningún ejemplar identificado por él como *C. kerguelensis* pertenece a esta especie.



Figura 16 (A-H) *Cuspidaria kerguelensis* (E. A. Smith, 1885). (A) Holotipo, NHMUK 1887.2.9.2418: vista interna de valva derecha; (B-D) MLP 6874: (B) vista externa de valva izquierda, ambos lados de la valva derecha (C) e izquierda (D) de un espécimen; (E) MCZ 353528: vista externa de una valva izquierda y derecha; (F) USNM 897773: vista externa del lado derecho de un individuo; (G) MLP 6875: vista lateral de partes blandas; (H) charnela derecha e izquierda de MLP 6874. aa: músculo aductor anterior; ap: músculo aductor posterior; dl: diente lateral; p: pie; s: septo; sl: músculo septal lateral; ts: tentáculo sifonal. Escala A-F = 1 mm, G-H = 500 μ m.

Cuspidaria platensis (E. A. Smith, 1885)

(Figura 17A-F, H-I y Figura 18A-C)

Neaera platensis E. A. Smith, 1885: 45, lám. 9, fig. 4-4b.

Cuspidaria platensis —Thiele, 1912: 233; Castellanos, 1970: 267, lám. 26, fig. 7; Figueiras & Sicardi, 1980: 156, lám. 2, fig. 19; Poutiers & Bernard, 1995: 149; Scarabino, 2003: 238; Absalão & Oliveira, 2011: 128, figs. 24–32; Huber, 2015: 849; Scarabino *et al.*, 2016: material suplementario, 6.

Cuspidaria platensis E. A. Smith, 1915 (in error pro 1885)—Ríos, 1994: 303, lám. 104, fig. 1481; 2009: 606.

Material tipo: [*Neaera platensis*] holotipo por monotipia: NHMUK 1887.2.9.2417, dos valvas del mismo individuo.

Localidad tipo: HMS *Challenger*, estación 320, frente al Río de la Plata (37°17'S, 53°52'O, 1.097 m).

Descripción: Concha mediana (promedio: 15,1 mm L, 8,5 mm Al, 3,1 mm An, = 74), poco inflada, elongada, semitraslúcida; superficie lisa con líneas de crecimiento; restos de periostraco; rostro tubular, moderadamente largo, débilmente comprimido, extremo truncado, depresión rostral marcada; umbo central, prosogiro, prominente; prodisoconcha y disoconcha lisa; margen posterodorsal recto a moderadamente curvado; margen anterodorsal prolongado formando hombro a descendiendo con pendiente suave; margen anterior agudo a subtruncado; margen ventral redondeado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada a llano; margen charnelar recto; valva derecha con diente lateral posterior largo, triangular, de prominencia variable, base separada del resilífero; valva izquierda edentada; interior iridiscente con líneas radiales débiles; músculo lateral septal con fibras congregándose en dos puntos de inserción; poros septales equidistantes; tentáculos sifonales festoneados; palpos labiales tipo 2.

Material Examinado: MLP-Ma 15149 (37°49'39"S, 54°07'56"O, 1.395 m), seis individuos; MACN-In 43801 (37°52'09"S, 53°51'34"O, 1.712 m), un individuo; MLP 15146 (37°53'33"S, 54°42'56"O, 780 m), 16 valvas y cuatro individuos; MLP 15145 (37°53'50"S, 54°30'27"O, 998 m), una valva; MACN-In 43797 (37°56'41"S, 54°10'59"O, 1.508 m), siete individuos; MACN-In 43798 (37°57'51"S, 54°57'24"O, 647 m), un individuo; MLP-Ma 15148 (37°57'54"S, 54°31'55"O, 1.144 m), dos individuos; MACN-In 43795 (37°59'42"S, 54°41'51"O, 852 m), 12 valvas; MACN-In 43796 (38°00'59"S, 54°30'19"O, 1.006 m), tres individuos; MACN-In 43800 (38°01'07"S, 54°06'06"O, 1.498 m), un individuo; MACN-In 43799 (38°01'26"S, 53°51'O, 2.212

m), dos individuos; MACN-In 43794 (53°41'01''S, 61°38'28''O, 641 m), nueve valvas y cinco conchas.

Distribución geográfica: Cuenca de Campos, Río de Janeiro (Absalão & Oliveira, 2011); Frente al Río de la Plata, Argentina-Uruguay (E. A. Smith, 1885); Cañón submarino Mar del Plata y MPA Namuncurá/Banco Burdwood (Pacheco *et al.*, 2022).

Distribución batimétrica: 100 m (Figueiras & Sicardi, 1980) a 2.212 m (Pacheco *et al.*, 2022).

Observaciones: Pudo observarse una gran variación de contorno en la concha de *C. platensis* (Figura 17), como ya lo fue hecho en otras especies de *Cuspidaria*, por ejemplo *C. parva* (Allen & Morgan, 1981). El diente lateral posterior de la valva derecha también varía desde débil (Figura 17 C, D y Figura 18 B) a moderadamente prominente (Figura 17 A y F). Sin embargo, estas variaciones en tamaño de diente y contorno no están relacionadas con la latitud o batimetría, ya que se dieron en las mismas estaciones. Por otro lado, los caracteres anatómicos fueron constantes en todos los especímenes.

Absalão & Oliveira (2011) indicaron que el ejemplar ilustrado por Ríos (2009) no encaja en la descripción de *C. platensis*. El margen anterodorsal del espécimen tiene una pendiente fuerte, faltándole el característico hombro de *C. platensis*. Por otro lado, Huber (2015) señaló que este espécimen está más cercano al sintipo que aquellos identificados por Absalão & Oliveira (2011). Esto puede deberse a la presencia de crestas rostrales de desarrollo variable en el material identificado por Absalão & Oliveira (2011). En los ejemplares recolectados en el talud argentino, así como en el holotipo, no se encontró ninguna cresta rostral, por lo que el material de Absalão & Oliveira (2011) debería ser revisado.

Pelseneer (1888b) estudió la anatomía de especies septibránquias recolectadas por el HMS *Challenger*, incluyendo *Cardiomya fragilissima*, *Cardiomya curta* y *Cuspidaria rostrata*, y el sintipo de *Cuspidaria platensis*. El autor mencionó que *Cuspidaria* (en ese entonces el actual género *Cardiomya* se incluía dentro de *Cuspidaria*) posee tentáculos sifonales claviformes, a pesar de que todos los ejemplares de *Cuspidaria platensis* estudiados para este trabajo muestran tentáculos festoneados. Esta diferencia posiblemente se deba a que las especies de *Cardiomya* y *C. rostrata* sí cuentan con tentáculos claviformes y Pelseneer (1888b) haya establecido un patrón general únicamente a partir de éstas.

En la ANSP se estudió la colección de Huber y se encontraron ejemplares identificados como *C. platensis* recolectados en las frente a Río de Janeiro. Estos ejemplares presentan

crestas rostrales, pliegues concéntricos y un diente triangular prominente que los asemejan mucho más con especies tales como *C. minima*, *C. concentrica* o *C. kerguelensis*, pero con un contorno elongado y un tamaño mayor. Su identidad permanece incierta, no obstante, no hay duda alguna de que no pertenecen a *C. platensis*.

Cuspidaria platensis es semejante a ciertas especies del Atlántico Norte: *Cuspidaria cuspidata* (Olivi, 1792), *Cuspidaria fraterna* Verrill & Bush, 1898, *Cuspidaria parva* y *Cuspidaria obesa* (Lovén, 1846). La anatomía de *C. cuspidata* difiere considerablemente con *C. platensis*, pues posee cinco pares de poros septales, delgados tentáculos claviformes y musculatura septal con fibras musculares paralelas (Gröbben, 1892; Allen & Morgan, 1981). *Cuspidaria parva* es considerablemente más pequeño (USNM 159742, sintipos, Figura 19A-B) y posee un diente pequeño en la valva izquierda. *Cuspidaria obesa* (NRM 1991, lectotipo) tiene un contorno subtrigonal con un margen anterodorsal descendiendo con una pendiente fuerte inmediatamente posterior al umbo y un extremo anterior corto arqueado. De acuerdo con Allen & Morgan (1981) tanto *C. parva* como *C. obesa* poseen musculatura septal lateral con fibras musculares paralelas y tentáculos sifonales claviformes. Absalão & Oliveira (2011) señalaron una importante similitud entre *C. platensis* y *C. fraterna* (USNM 48962, sintipos, Figura 17G), sin embargo el segundo es menos elongado, su región preumbonal es mucho más corta, y el diente es más triangular (Figura 17G). En el Atlántico Sur, *C. platensis* presenta una gran similitud con dos especies de la zona: *Cuspidaria infelix* Thiele, 1912 y *C. namuncura* Pacheco *et al.*, 2022. *Cuspidaria infelix* (ZMB/Moll 63119, holotipo, Figura 22A) tiene el margen anterior más redondeado, el rostro más fuertemente curvado, y el margen anterodorsal sin hombro, descendiendo con una pendiente suave a fuerte. *Cuspidaria namuncura* (MACN-In 43780, holotipo, Figura 30A-B) no posee hombro y su rostro es más curvado y elongado que aquel de *C. platensis*.

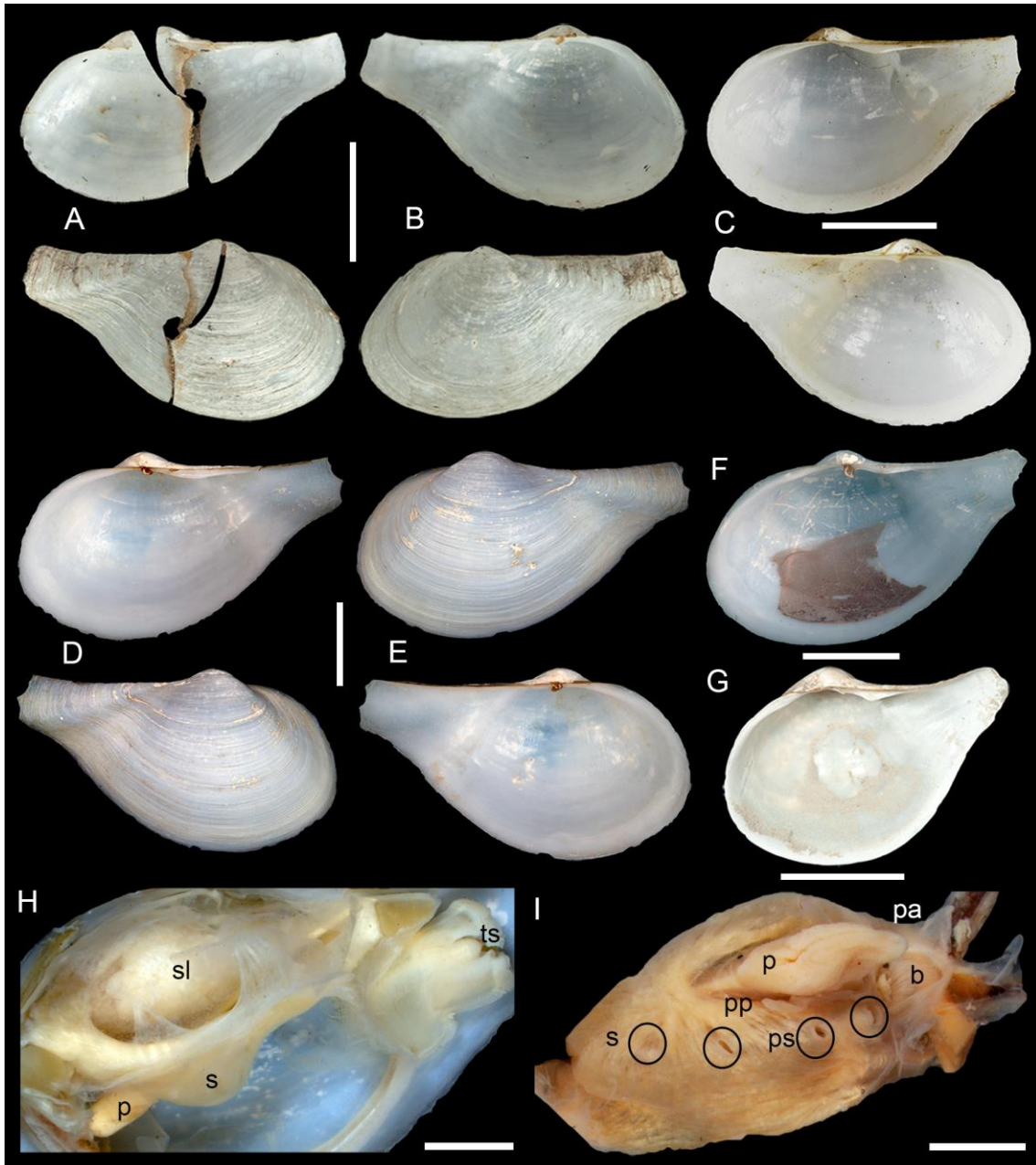


Figura 17 (A-F, H-I) *Cuspidaria platensis* (E. A. Smith, 1885). (A-B) Holotipo: NHMUK 1887.2.9.2417, ambas caras de la valva derecha (A) e izquierda (B); (C) MACN-In 43797, interior de la valva derecha e izquierda; (C-D) MLP-Ma 15148, ambas caras de la valva derecha (C) e izquierda (D); (F) MACN-In 43794, interior de la valva derecha; (H) MACN-In 43798, vista ventral del septo; (I) vista lateral de las partes blandas. (G) *Cuspidaria fraterna* Verrill & Bush, 1898. Sintipo: USNM 48962, interior de la valva derecha. b: boca; p: pie; pa: palpo labial anterior; pp: palpo labial posterior; ps: poro septal; s: septo; sl: músculo septal lateral; ts: tentáculo sifonal. Escala: A-G = 5 mm; H-I = 2 mm.

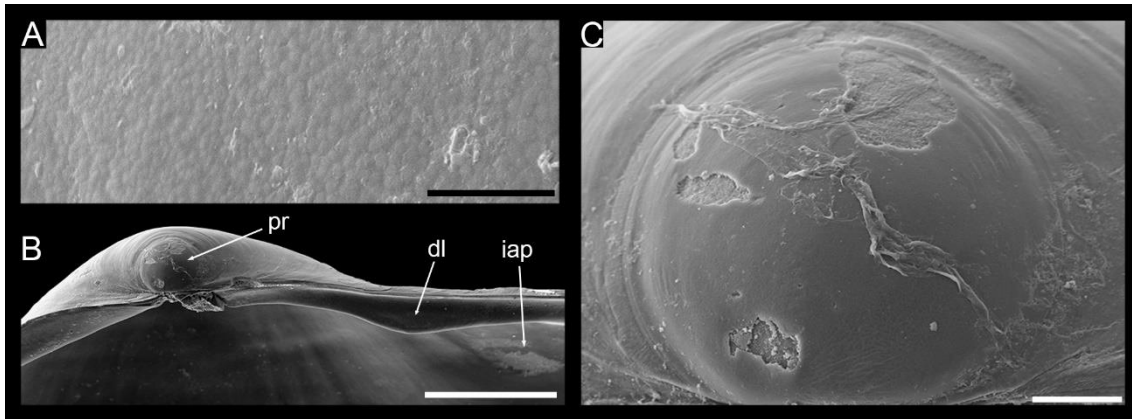


Figura 18 (A-C) *Cuspidaria platensis* (E. A. Smith, 1885). MLP-Ma 15149 (MEB): (A) ornamentación de la disoconcha; (B) Charnela de la valva derecha; (C) prodisoconcha. dl: diente lateral; iap: impresión del músculo aductor posterior; pr: prodisoconcha. Escala A = 10 μ m, B = 500 μ m, C = 50 μ m.

Cuspidaria parva Verrill & Bush, 1898

(Figura 19A-D)

Cuspidaria parva Verrill & Bush, 1898: 801, lám. 74, fig. 9, lám. 77, fig. 7; Clarke, 1962: 72; Abbott, 1974: 565; Poutiers & Bernard, 1995: 149; Scarabino, 2003: 238; Allen, 2008: 79; Scarabino *et al.*, 2016: Material suplementario, 6.

Cuspidaria (Cuspidaria) parva — Allen & Morgan, 1981: 446, figs. 13–18.

Material tipo: [*Cuspidaria parva*] sintipos: USNM 159742 dos valvas; USNM 35569, USNM 78473, USNM 38203 y USNM 40473 no fueron estudiados.

Localidad tipo: entre 41°28'30"N, 65°35'30"O y 34°49'30"N, 74°34'45"O, 515-1.290 brazas (942-2.360 m).

Descripción: Concha pequeña (hasta 5 mm L y 2,5 mm Al), ovalada, elongada, delgada; superficie lisa con líneas de crecimiento; rostro tubular, moderadamente largo, extremo truncado, depresión rostral débil; umbo central, prosogiro, poco prominente; margen posterodorsal recto; margen anterodorsal descendiendo con pendiente fuerte inmediatamente posterior al umbo; margen anterior arqueado a redondeado; margen ventral redondeado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada a llana; valva derecha con diente lateral posterior fuerte, triangular, prominente, base separada del resilífero; valva izquierda con diente lateral posterior reducido, elongado. Sensus Allen & Morgan (1981):

músculo septal lateral con fibras paralelas; poros septales separados en dos pares anteriores y dos posteriores; tentáculos sifonales claviformes; palpos labiales tipo 1.

Material examinado: MCZ 353639, siete individuos (39°56'35''N, 71°03'36'', 530 m); MCZ 353628, un individuo (07°58'S, 34°17'O, 1007 m); MCZ 353629, dos individuos (10°36'30''S, 17°49'30''O, 2.051 – 2.357 m).

Distribución geográfica: Atlántico Noroccidental: Frente a EEUU entre Massachusetts y Carolina del Norte (Verrill & Bush, 1898); Bermudas. Atlántico nororiental: Escocia, Vizcaya, Islas Canarias y Senegal (Allen & Morgan, 1981). Atlántico sudoccidental: Frente al Río de la Plata (Allen & Morgan, 1981).

Distribución batimétrica: 257 a 3.317 m (Allen & Morgan, 1981).

Observaciones: Verrill & Bush (1898) mencionan haber registrado la especie en siete de las estaciones hechas por el RV *Albatross* entre 1883 y 1886, no obstante, no aclaran cuales son sino que aportan un rango de profundidad y coordenadas. Se inspeccionó la colección del USNM y se encontraron cinco lotes que cumplen estos requisitos y son mencionados en la lista de material tipo.

Verrill & Bush (1898) y Allen & Morgan (1981) mencionan la presencia de una cresta rostral, no obstante, no logró observarse ninguna cresta rostral en ninguno de los otros ejemplares estudiados o los sintipos. Si bien en el tipo hay una línea con la misma ubicación que la cresta rostral ventral de *C. bicarinata* o *C. circinata*, no es clara. Esta línea se corresponde mejor con el cambio de relieve entre el rostro y la depresión rostral o líneas arenofílicas, marcas comunes en *Cuspidaria*.

Allen & Morgan (1981) registraron a *C. parva* para el talud frente al Río de la Plata a los 3.300 m de profundidad (estación 259 *Atlantis II*). Este lote no fue encontrado en la colección MCZ por lo que el registro no pudo ser verificado.

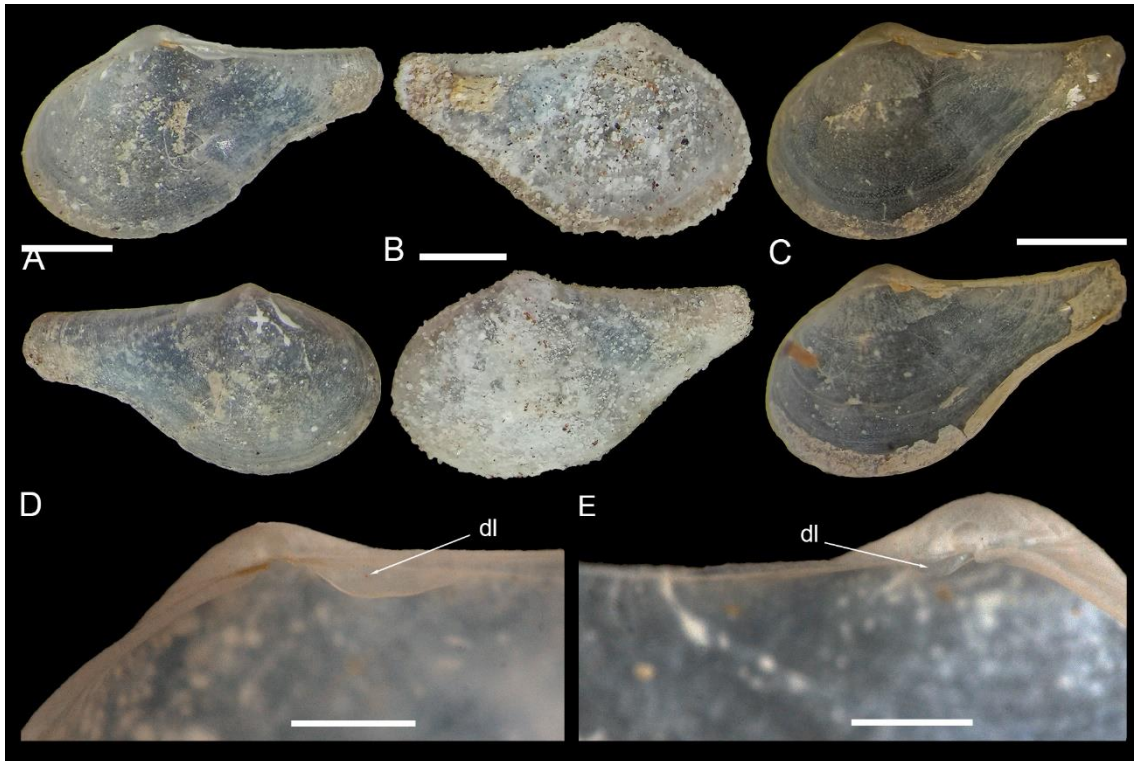


Figura 19 (A-D) *Cuspidaria parva* Verrill & Bush, 1898. (A-B) Sintipos, USNM 159742: vista externa e interna de valva derecha (A) e izquierda (B); (C) USNM 78743 vista interna de dos valvas derechas; (D-E) MCZ 353639: charnela de valva derecha (D) e izquierda (E). dl: diente lateral. Escala A-C = 1mm, D-E = 500 μ m.

Cuspidaria tenella E. A. Smith, 1907

(Figura 20A-I)

Cuspidaria tenella E. A. Smith, 1907: 2, lám. 1, figs. 14, 14a—Soot-Ryen, 1951: 23; Powell, 1958: 179; 1960: 185; Dell, 1964: 229, lám. 7, figs. 12, 13; 1990: 69, figs. 105, 115; Nicol, 1966: 76, lám. 10, figs. 3, 4; Arnaud *et al.*, 1986: tabla 1; Mülenhardt-Siegel, 1989: 169, lám. 4, fig. 43, lám. 7, fig. 43; Egorova, 1993: 157–159, lám. 2, figs. 2, 3; Poutiers & Bernard, 1995: 149; Zelaya & Ituarte, 2006: 4, fig. 30; Absalão & Oliveira, 2011: 133; Engl, 2012: 67, lám. 14, fig. 7; Zelaya, 2016: tabla 2; Pacheco *et al.*, 2022.

Cuspidaria plicata Thiele, 1912: 233, lám. 18, fig. 30—Hedley, 1916: 29; Soot-Ryen, 1951: 23; Powell, 1958: 179; 1960: 184; Egorova, 1982: 75, fig. 310; 1993: 155–157, lám. 2, fig. 1; Voss, 1988: 44; Zelaya & Ituarte, 2006: 4, fig. 29; Absalão & Oliveira, 2011: 133; Engl, 2012: 66, 67, lám. 14, fig. 6.

Cuspidaria cf. tenella —Hain, 1990: 103, lám. 16, figs. 4a–f.

Material tipo: [*Cuspidaria tenella*] holotipo por monotipia: NHMUK 1905.9.25.11, una valva derecha fragmentada; [*Cuspidaria plicata*] holotipo por monotipia: ZMB/Moll 63121, una valva derecha.

Localidad tipo: [*Cuspidaria tenella*] Isla Coulman, 183 m; [*Cuspidaria plicata*] Estación Gauss, Antártica [66°02'09"S, 89°38'05"O, 385 m de acuerdo a Engl (2012)].

Descripción: Concha grande (promedio: 30,9 mm L, 20,5 mm Al, 7 mm An, = 57), muy convexa, gruesa, globular, opaca; superficie con pliegues concéntricos bajos, base más amplia y débil hacia los bordes; rostro cónico, corto, extremo redondeado, base amplia, depresión rostral débil; umbo subcentral, desplazado anteriormente, poco prominente, pequeño, prosogiro; margen posterodorsal recto a moderadamente curvado; margen anterodorsal descendiendo con pendiente suave en juveniles, fuerte inmediatamente posterior al umbo en adultos; margen anterior redondeado en juveniles y arqueado en adultos; margen ventral redondeado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada a llano; valva derecha con diente lateral posterior débil, largo, delgado, base ampliamente en contacto con resilífero dejando muesca entre ápice y resilífero; valva izquierda edentada; interior iridiscente con surcos correspondiéndose con pliegues concéntricos externos, líneas radiales débiles; músculo septal lateral con fibras paralelas; poros septales equidistantes; tentáculos sifonales festoneados; palpos labiales tipo 2.

Material Examinado: MACN-In 43767 (37°53'33"S, 54°42'56.4"O, 780 m), una valva; MACN-In 43765 (37°57'54"S, 54°31'55"O, 1.144 m), un individuo y una valva; MACN-In 43766 (38°00'59"S, 54°30'19"O, 1.006 m), un individuo y tres valvas; USNM 898541 (51°59'31"S, 56°37'58"O, 646–845 m), tres valvas; USNM 886889 (51°59'31"S, 56°37'58"O, 646–845 m), seis fragmentos de valvas; USNM 898317 (53°40'30"S, 70°14'35"O, 307 m), dos valvas; MLP-Ma 15128 (53°41'01"S, 61°38'27"O, 641 m), 13 valvas; USNM 897780 (54°04'12"S, 36°19'12"O, 180 m), un individuo; MLP 15125 (54°24'15"S, 62°49'30"O, 481 m), seis valvas; MLP 7382 (54°27'55"S, 35°40'47"O, 239 m), una valva; MLP 15127 (54°32'50"S, 63°00'59"O, 458 m), tres valvas; MACN-In 43770 (54°36'14"S, 62°50'54"O, 647 m), cinco valvas; MLP 15126 (54°37'28"S, 61°27'55"O, 392 m), una concha; USNM 870762 (54°42'28"S, 56°37'58"O, 350 m), un individuo; MACN-In 43769 (54°49'09"S, 60°42'27"O, 611 m), dos valvas; MACN-In 43768 (54°53'31"S, 59°48'33"O, 798 m), tres valvas; USNM 898543 (56°06'28"S, 66°24'28"O, 374–494 m), dos valvas; USNM 898580 (56°12'36"S, 27°16'30"O, 452–759m), dos valvas; USNM 898536

(62°50'31''S, 60°37'30''O, 267–311 m), dos valvas; USNM 897791 (64°47'25''S, 64°03'O, 366 m), dos valvas.

Distribución geográfica: Islas Malvinas, Banco Burdwood, y Cabo de Hornos (Dell, 1990); Islas Orcadas del Sur, Shetland del sur, y Georgia del Sur (Dell, 1964); Isla Elefante, Península Antártica, Mar de Ross (Dell, 1990); Estación Gauss, Mar Davis (Thiele, 1912); frente a Isla Coulman (E. A. Smith, 1907); afuera de Tierra Adelie (Hedley, 1916); Costa de la Princesa Marta (Soot-Ryen, 1951); frente a Tierra de Enderby y de Isla McRobertson (Powell, 1958); Cañón submarino Mar del Plata, Argentina (Pacheco *et al.*, 2022).

Distribución batimétrica: 23 m (Nicol, 1966) a 1.674 m (Dell, 1990).

Observaciones: Algunos autores han considerado a *C. tenella* y *C. plicata* como especies distintas (Egorova, 1993; Zelaya & Ituarte, 2006; Absalão & Oliveira, 2011). Dell (1964; 1990) indica que *C. plicata* es un juvenil de *C. tenella*, una opinión con la que coincidimos. El gran número de especímenes analizados (tanto recolectados como depositados en colecciones) permitió analizar en detalle la variación intraespecífica de esta especie y se llegó a la misma conclusión, ya que tanto *C. plicata* como *C. tenella* cuentan con un diente posterior lateral derecho largo y poco prominente unido al resilífero en su base y pliegues concéntricos que son estrechos y fuertes cerca del umbo y amplios y delgados hacia los bordes (Figura 20A-G). Este último carácter también fue notado por Hain (1990). Nicol (1966) y Hain (1990) también incluyen a *C. concentrica* en la sinonimia a pesar de la presencia de crestas rostrales, así como la ornamentación concéntrica mucho más prominentes. A su vez, Zelaya & Ituarte (2006) registraron adultos de *C. concentrica* en medidas menores a 5,4 mm L, por lo que son dos especies separadas.

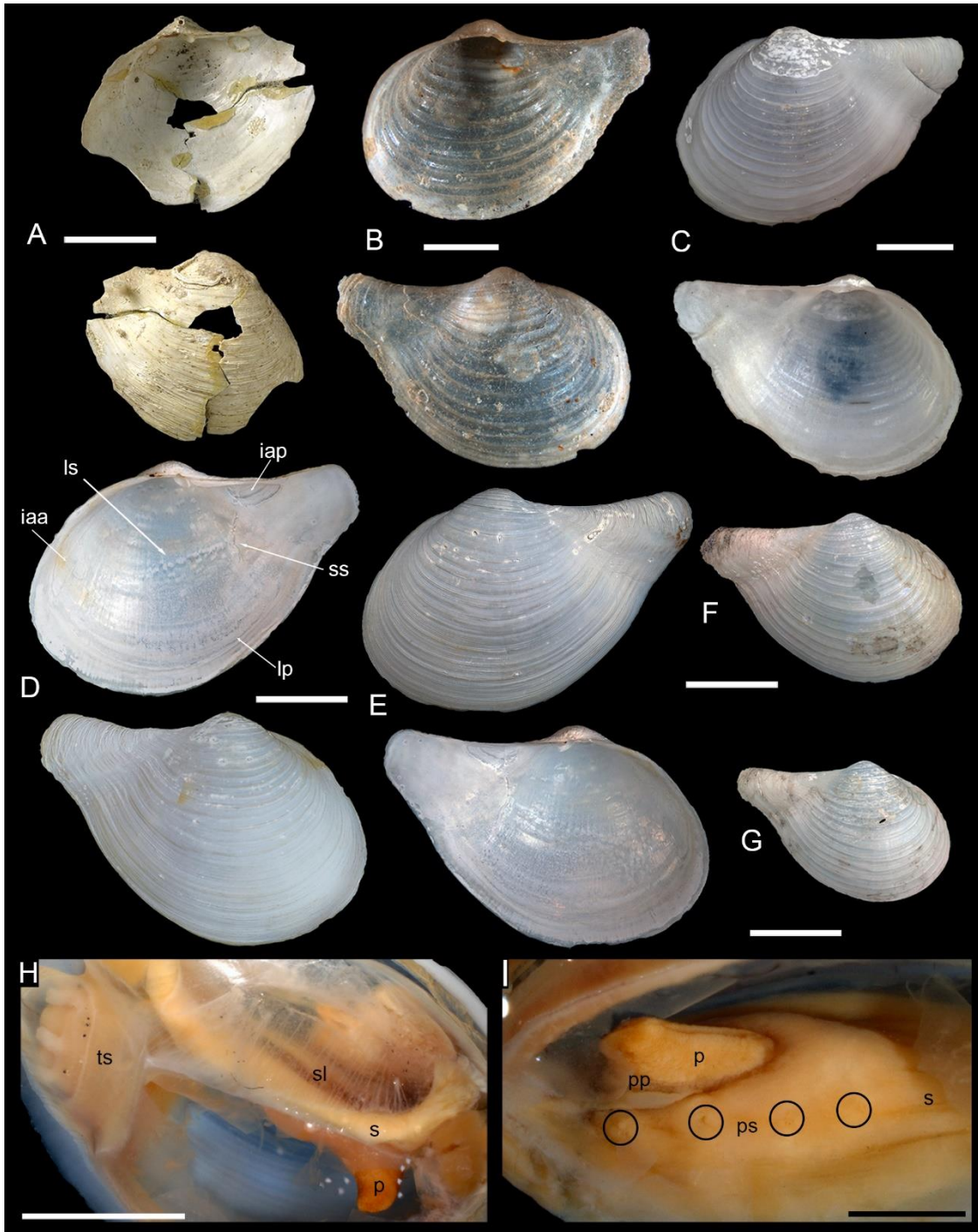


Figura 20 (A-I) *Cuspidaria tenella* E. A. Smith, 1885. (A) Holotipo: NHMUK 1905.9.25.11, ambos lados de la valva derecha; (B) *Cuspidaria plicata* Thiele, 1912, holotipo, ZMB/Moll 63121, ambos lados de la valva derecha; (C-E, H-I) MACN-In 43766: (C) ambos lados de la valva izquierda; (D, E) ambos lados de la valva derecha (D) e izquierda (E); (H) vista lateral de las partes blandas; (I) vista ventral del septo; (F-G) MLP-Ma 15128: (f) exterior de la valva derecha; (g) exterior de la valva derecha. p: pie; pp: palpo labial posterior; ps: poro septal; s: septo; sl: músculo septal lateral; ts: tentáculo sifonal. Escala: B, I = 2 mm; C, H = 5 mm; A, D-G = 1 cm.

Cuspidaria concentrica Thiele, 1912

(Figura 21A-F)

Cuspidaria concentrica Thiele, 1912: 233, lám. 18, fig. 19 – Powell; 1960: 184; Dell, 1964:231; Nicol, 1966: 77; Egorova, 1982: 74, fig. 309; Dell, 1990: 66-67; Zelaya & Ituarte, 2006: 2-4, figs. 1-14; Engl, 2012: 65, lám. 12, fig. 1a.

Cuspidaria kerguelensis Dell, 1990 (non Smith, 1885): 67, fig. 115.

Subcuspidaria kerguelensis Egorova, 1993 in part (non Smith, 1885): 162, lám. 3 fig. 4a-g.

Material tipo: [*Cuspidaria concentrica*] holotipo por monotipia: ZMB/Moll 63120, valva izquierda.

Localidad tipo: Estación Gauss, Antártica [66°02'09"S, 89°38'05"O, 385 m, según Engl (2012)].

Descripción: Concha pequeña (hasta 3,8 mm L y 3 mm Al), inflada, semitraslúcida; valva izquierda globular con extremo anterior prolongado; valva derecha subtrigonal con extremo anterior corto; superficie con hasta 16 costillas concéntricas elevadas, ampliamente distanciadas; dos crestas rostrales pariendo del umbo, dorsal casi paralela al margen posterodorsal terminando en esquina posterodorsal del rostro, ventral terminando en esquina posteroventral; rostro cónico, corto, curvado en ejemplares grandes, base amplia, extremo redondeado, depresión rostral marcada, dos crestas rostrales débiles; umbo prosogiro, pequeño, poco prominente; margen posterodorsal recto cerca del umbo y levemente curvado al comienzo del rostro; margen anterodorsal descendiendo con pendiente fuerte inmediatamente posterior al umbo; margen anterior arqueado en valva derecha y redondeado en izquierda; margen ventral redondeado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada a llano; valva derecha con diente lateral posterior triangular fuerte, prominente, base separada del resilífero; valva izquierda con diente lateral posterior reducido, elongado; interior porcelanáceo sin líneas radiales. Sensu Zelaya & Ituarte (2006): músculo lateral septal con fibras paralelas; tentáculos sifonales claviformes; extremo anterior del músculo anterior septal izquierdo dividido en 3 paquetes de fibras musculares; músculo longitudinal interno y septal anterior con único punto de inserción a la concha.

Material examinado: MLP 7352 (53°59'S, 37°38'O, 158-159m); MLP 6873 (54°30'S, 56°08'O, 286 m) siete individuos; MACN 36377 (54°30'S, 35°50'O, 94 m) 90 individuos; MACN-In 36378 (53°58'S, 37°09'O, 138 m) 12 individuos; USNM 870371 (54°39'28''S, 38°34'30''O, 220 a 320 m) una concha y una valva; USNM 886442 (59°51'S, 32°25'O, 650 a 659 m) dos individuos; USNM 870638 (60°22'30''S, 46°51'O, 298 a 403 m) una valva; USNM 882708 (61°16'12'' S, 56°10'48''O, 223 a 225 m) un individuo; USNM 901324 (61°16'12''S, 56°10'48''O, 223 a 225 m) un individuo; USNM 901386 (64°47'2''S, 64°9'42''O, 184 a 212 m) un individuo; USNM 904426 (64°47'14''S, 64°7'12''O, 98 m) cuatro individuos; USNM 882332 (64°47'18''S, 64°6'51''O, 110 m) 9 individuos y una valva; USNM 904328 (64°47'18''S, 64°6'51''O, 110 m) dos individuos; USNM 882923 (64°47'30''S, 64°6'54''O, 106 m) un individuo; USNM 904289 (64°47'30''S, 64°7'9''O, 107 m) tres individuos; USNM 899388 (64°47'42''S, 64°7'24''O, 100 m) 11 individuos.

Distribución geográfica: Banco Burdwood e Isla Georgia del Sur (Zelaya & Ituarte, 2006); Islas Orcadas del Sur (USNM 870638); Isla Elefante (USNM 882708 y 901324); Archipiélago de Palmer (USNM 901386, 904426, 882332, 904328, 882923, 904289 y 899388); Estación Gauss, Antártica (Thiele, 1912); Mar de Ross (Dell, 1964).

Distribución batimétrica: 94 m (Zelaya & Ituarte, 2006) a 650 m (USNM 886442).

Observaciones: Thiele (1912) describe *C. concentrica* resaltando su parecido con *C. kerguelensis* en contorno y ornamentación, pero comenta que la primera tiene menos "estrías" concéntricas (seis) y un margen anterior "elíptico". El holotipo (Figura 21A) tiene esta ornamentación, aunque se observaron ocho costillas. Dell (1990), estima que este ejemplar es juvenil, algo que puede deberse a que gran parte de la región umbonal carece de ornamentación, no obstante, esto ser causa del desgaste, ya que las costillas cercanas a los umbos son más débiles, como se observa en otros ejemplares (Figura 21B-D). Nicol (1966) y Hain (1990) fueron más allá y consideraron este ejemplar juvenil de *C. tenella*. Zelaya & Ituarte (2006) estudiaron ejemplares del mismo tamaño con gónadas desarrolladas por lo que el holotipo no es un juvenil y es claramente distinguible de *C. tenella*.

Zelaya & Ituarte (2006) revisaron *C. concentrica* y *C. minima* estableciendo que la primera tiene el disco anterior más expandido anteriormente, rostro menos diferenciado y costillas en menor cantidad, pero más altas respecto de *C. minima*. A su vez el diente derecho es más débil que el de *C. minima* y el izquierdo casi inconspicuo. Se coincide con estos autores, aunque a la hora de comparar numerosos ejemplares, estas diferencias conculógicas pueden llegar a ser

casi insignificantes. Zelaya & Ituarte (2006) también registraron como diferencia anatómica entre estas especies el número de paquetes de fibras musculares en el extremo anterior del músculo septal izquierdo. Las diferencias con *C. kerguelensis* fueron expuestas en las observaciones de dicha especie.

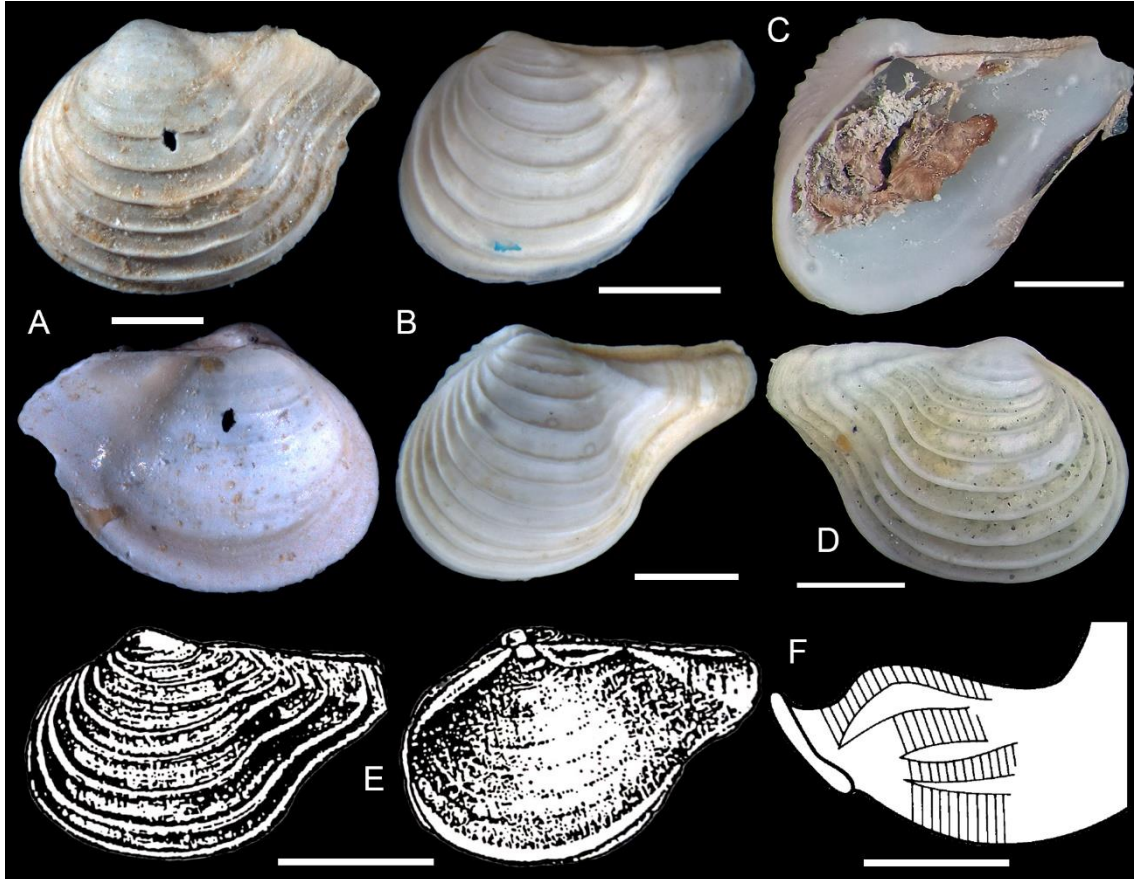


Figura 21 (A-F) *Cuspidaria concentrica* Thiele, 1912. (A) Holotipo: ZMB/Moll 63120; (B) MACN-In 36378: vista externa de dos individuos; (C) USNM 870638; (D) USNM 904328; (E) ejemplares de *C. concentrica* ilustrados por Egorova (1993) como *C. kerguelensis*; (F) Ilustración de la musculatura septal anterior izquierda (Zelaya & Ituarte, 2006). Escala A-E = 1 mm, F = 500 μ m.

Cuspidaria infelix Thiele, 1912

(Figura 22A-C, E-H y Figura 23A-D)

Cuspidaria infelix Thiele, 1912: 233, lám. 18, fig. 28—Hedley, 1916: 29; Thiele & Jaeckel, 1931: 251; Soot-Ryen, 1951: 23; Powell, 1960: 184; Egorova, 1982: 74, figs. 334–336; 1985: 21, fig. 27; 1993: 153–155, lám. 1, figs. 1–6; Arnaud *et al.*, 1986: tabla 1; Voss, 1988: 44; Hain, 1990: 103, lám. 16, fig. 3a–f; Zelaya & Ituarte, 2006: 4, 7, fig. 31; Aldea & Troncoso, 2010: 213, 214, fig. 251; Engl, 2012: 65, lám. 14, fig. 9b.

Cuspidaria cf. infelix Thiele, 1912—Linse, 1997: 62, fig. H; Cárdenas *et al.*, 2008: 233, fig. 7.104; Valentich-Scott *et al.*, 2020: 391, 392, lám. 127.

Material tipo: [*Cuspidaria infelix*] holotipo por monotipia: ZMB/Moll 63119, una valva izquierda.

Localidad tipo: Estación Gauss, Antártica [66°02'09"S, 89°38'05"O, 385 m, según Engl (2012)].

Descripción: Concha mediana (promedio 18,9 mm L, 11,3 mm Al, 4 mm An, = 114), subcuadrada, poco convexa, gruesa, semitraslúcida; superficie lisa con líneas de crecimiento; restos de periostraco; rostro tubular, moderadamente largo, poco comprimido, extremo truncado, depresión rostral marcada; umbo central, prominente, prosogiro; prodisoconcha y disoconcha suave; margen posterodorsal moderado a fuertemente curvado; margen anterodorsal descendiendo con pendiente suave; margen anterior redondeado; margen ventral ampliamente curvado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada a profunda; margen charnelar recto; valva derecha con diente lateral posterior largo, prominente, base separada del resilífero; valva izquierda edentada; interior iridiscente con líneas radiales débiles; músculo lateral septal con fibras congregándose en dos puntos de inserción; poros septales equidistantes; tentáculos sifonales festoneados; palpos labiales tipo 2.

Material Examinado: MLP 15137 (37°49'41"S, 54°05'14"O, 1.398 m), dos valvas; MLP 15139 (37°52'09"S, 53°51'34"O, 1.712 m), dos valvas; MACN-In 43789 (37°52'36"S, 53°54'14"O, 1.763 m), una valva; MACN-In 43787 (37°53'33"S, 54°42'56"O, 780 m), nueve valvas; MACN-In 43788 (37°53'50"S, 54°30'27"O, 998 m), una valva; MACN-In 43786 (37°55'11"S, 54°13'53"O, 1.404 m), dos valvas; CFA-IN 3335 (37°57'S, 54°10' 40"O, 1.508 m) MACN-In 43790 (37°57'51"S, 54°57'24"O, 647 m), un individuo y dos valvas; MLP 15141 (37°57'54"S, 54°31'55"O, 1.144 m), una valva; MACN-In 43792 (37°58'03"S, 54°31'42"O, 1.144 m), una valva; MACN-In 43785 (37°59'42"S, 54°41'51"O, 852 m), 21 valvas y un individuo; MACN-In 43791 (38°00'59"S, 54°30'19"O, 1.006 m) 11 valvas y dos individuos; MLP 15138 (38°01'26"S, 53°51'00"O, 2.212 m), una valva; MLP 15140 (38°08'04"S, 53°50'42"O, 2.082 m), dos valvas; USNM 898541 (51°59'31"S, 56°37'58"O, 646 a 845 m), tres valvas; MLP 15142 (53°28'13"S, 61°50'27"O, 599 m), tres valvas; MLP-Ma 15143 (53°31'17"S, 63°01'48"O, 513 m), dos valvas; MACN-In 43793 (53°41'01"S, 61°38'28"O, 641 m), 27 valvas y seis individuos; MNHNC 100534 (53°45'04"S, 72°00'02"O), una valva; MLP 15144 (54°53'00"S, 58°24'15", 485

m), un individuo; MNHNC 100535 (54°58'02"S, 69°02'02"O), dos individuos. USNM 897952 (58°04'30"S, 37°46'60"O, 3.166 a 3.255 m) un individuo; USNM 898166 (76°22'12"S, 163°25'48"O, 503 m) una valva.

Distribución geográfica: Cañón submarino Mar del Plata y MPA Namuncurá/Banco Burdwood (Pacheco *et al.*, 2022); Isla Chiloé, Chile (Cárdenas *et al.*, 2008); Isla Peter I (Soot-Ryen, 1951); Mar de Weddell (Hain, 1990); Mar de Davis (Egorova, 1993); frente a la Barrera de Hielo Shackleton (Hedley, 1916).

Distribución batimétrica: 60 m (Hain, 1990) a 3.255 m (USNM 897952).

Observaciones: Especímenes de *C. infirma* han sido erróneamente identificados como *C. infelix* (Dell, 1964; 1990; Nicol, 1966; Egorova, 1993) sin notar las diferencias considerable entre ambos. Hain (1990) notó estas diferencias pero las atribuyó a que se trataba de juveniles de *C. infelix*.

Cuspidaria infelix ha sido recolectada exclusivamente en Antártica a excepción de algunos ejemplares dudosos registrados en Sudamérica (Linse, 1997; Cárdenas *et al.*, 2008). Valentich-Scott *et al.* (2020) resaltaron algunas diferencias entre el material de Cárdenas *et al.* (2008) y el holotipo. Éstos especímenes (MNHNC 100534 y 100535) fueron inspeccionados, pero no proveen suficiente información para ser identificados con certeza como *C. infelix*. El primero tiene el margen anterior corto y el anterodorsal con una pendiente fuerte como *C. tenella*, mientras que el segundo tiene un contorno bajo y elongado muy similar a *C. platensis*. El material referido por Linse (1997) no pudo ser estudiado. Más allá de estos registros, este trabajo extiende la distribución de *C. infelix* por fuera de la Antártica hasta el Cañón submarino Mar del Plata.

Thiele (1912) distinguió *C. infelix* de *C. platensis* por su tamaño y margen anterior (24 mm de largo y redondeado en *C. infelix* vs 13 mm de largo y agudo en *C. platensis*). Al comparar la gran variedad de ejemplares de ambas especies recolectadas se observa una mayor superposición de contorno y tamaños, no obstante, *C. infelix* es más alto y tiene variaciones sutiles en el contorno (ver Análisis Morfométrico).

Cuspidaria infelix tiene un gran parecido a *Cuspidaria jeffreysi* (Dall, 1881). Ambas son formas altas con un extremo anterior redondeado y rostro fuertemente curvado, no obstante, el rostro de *C. jeffreysi* (USNM 333640, sintipo, Figura 22D) es mucho más alargado.

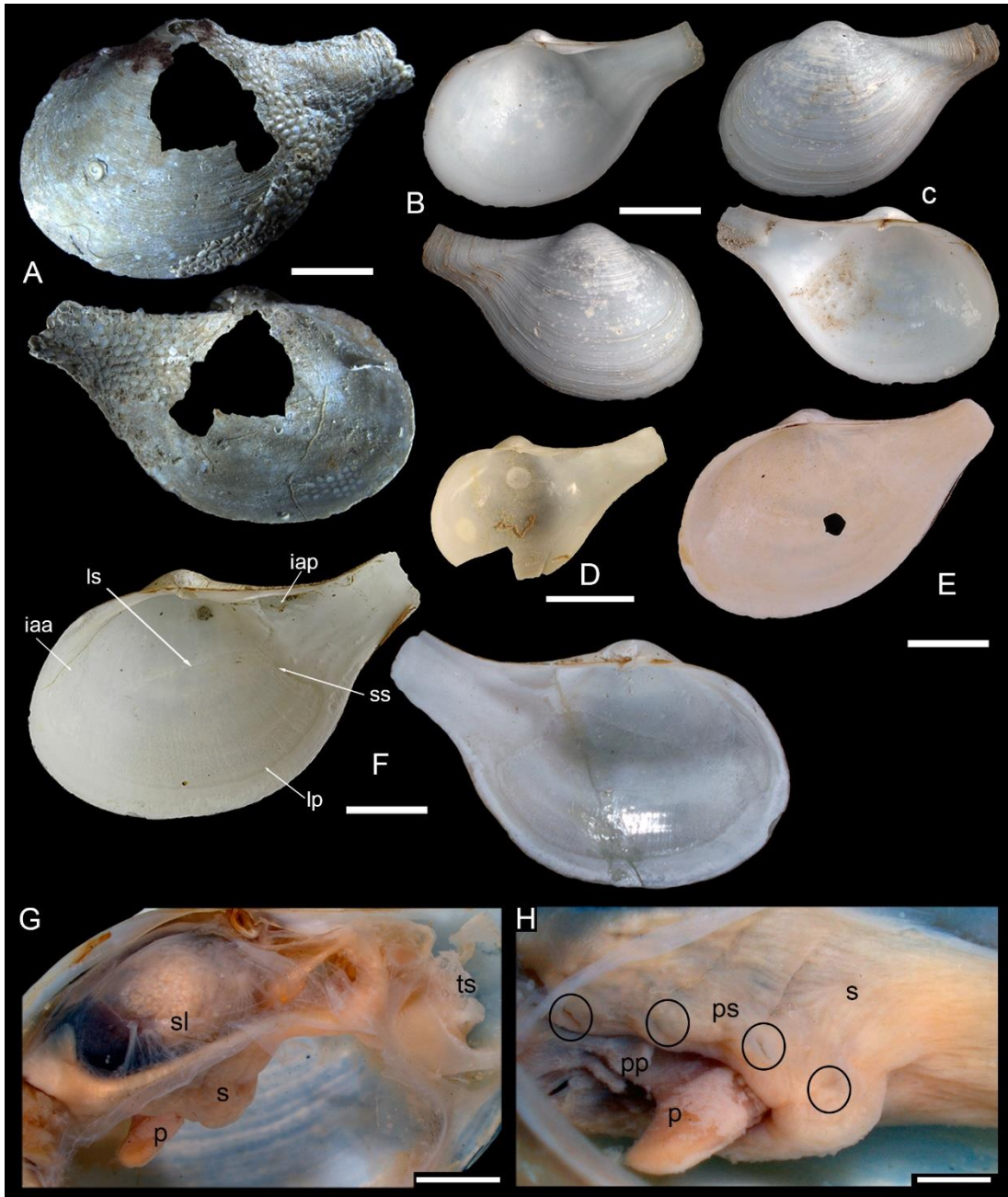


Figura 22 (A-G) *Cuspidaria infelix* Thiele, 1912: (A) Holotipo ZMB/Moll 63119; (B-C) MACN-In 43793: ambos lados de la valva derecha (B) e izquierda (C); (E) USNM 898541, interior de la valva derecha; (F) MACN-In 43791, interior de la valva derecha e izquierda; (G-H) MLP-Ma 15144: (G) vista lateral de las partes blandas; (H) vista ventral del septo. (D) *Cuspidaria jeffreysi* (Dall, 1881): sintipo, valva derecha. p: pie; pp: palpo labial posterior; ps: poro septal; s: septo; sl: músculo septal lateral; ts: tentáculo sifonal. Escala A-F = 5 mm, G = 2 mm, H = 1 mm.

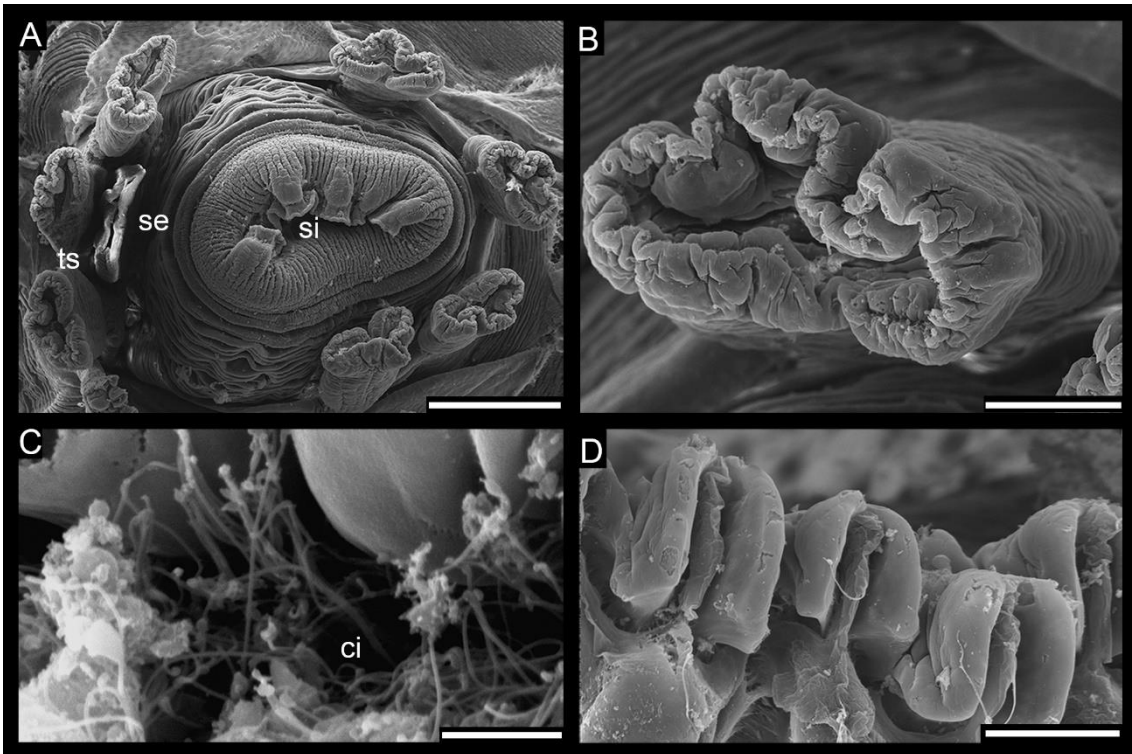


Figura 23 (A-D) *Cuspidaria infelix* Thiele, 1912, MACN-In 43786 (SEM): (A) vista frontal de los sifones inhalante y exhalante; (B) tentáculo sifonal festoneado; (C) cilios del disco similar a una ventosa; (D) papilas arenofílicas. ci: cilios, se: sifón exhalante, si: sifón inhalante, ts: tentáculo sifonal. Escala A = 500µm, B = 200 µm, C = 5 µm, D = 80 µm.

Cuspidaria barnardi Knudsen, 1970

(Figura 24A-E, H-I)

Cuspidaria barnardi Knudsen, 1970: 139, figs. 96, 97—Allen & Morgan, 1981: 457, fig. 24; Poutiers, 1984: 287, lám. 17, fig. 4; Poutiers & Bernard, 1995: 148; Scarabino, 2003: 238; Allen, 2008: 79.

Cuspidaria cf. *barnardi* Knudsen, 1970—Absalão & Oliveira, 2011: 131, figs. 41–47.

Material tipo: [*Cuspidaria barnardi*] holotipo por designación original: NHMD 76522, dos valvas del mismo espécimen.

Localidad tipo: Exp. *Galathea*, estación 192, Costa este de Sudáfrica, 32°S, 32°41'E, 3.530 m.

Descripción: Concha grande (promedio: 24,38 mm L, 17,56 mm Al, 6,3 mm An, = 18), inflada, sólida, subcuadrada, opaca, blanca; superficie lisa con líneas de crecimiento, desgastada mostrando capas internas excepto en los bordes; restos de periostraco; rostro corto, algo comprimido, cónico, ampliamente unido al disco, extremo truncado, depresión rostral marcada; umbo pequeño, subcentral, desplazado anteriormente, algo prominente, prosogiro; margen posterodorsal recto en juveniles, moderadamente curvado en extremo en adultos; margen anterodorsal suavemente descendente; margen anterior redondeado; margen ventral redondeado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada; valva derecha con diente lateral posterior derecho largo, fuerte, prominente, base ampliamente en contacto con el resilífero dejando muesca entre ápice y resilífero; valva izquierda edentada; interior porcelanáceo con áreas iridiscentes, líneas radiales débiles; músculo lateral septal con fibras musculares congregándose en dos puntos de inserción en común; poros septales equidistantes; tentáculos sifonales festoneados; palpos labiales tipo 2.

Material Examinado: MCZ 348001 (39°46'30"N, 70°45'15"12"O, 1.254 m) un individuo; USNM 811154 (25°21'N; 91°01'48"O, 3155-3200 m) 12 valvas; MCZ Malacology 353560 (10°37'N, 18°14'O, 3.820 m), dos valvas; MCZ 348599 (07°07'48"S, 34°24'58"O, 770-805 m) una valva; MACN-In 43757 (38°01'54"S, 53°39'16"O, 2.934 m), dos individuos.

Distribución geográfica: Atlántico Noroccidental: frente a Massachusetts (Allen & Morgan, 1981). Atlántico Nororiental: frente a Guinea-Bisáu (Allen & Morgan, 1981). Atlántico Sudoccidental: Brasil: frente a Pernambuco (MCZ 348599) y la Cuenca de Campos, Brasil (Absalão & Oliveira, 2011); frente al Río de la Plata (Allen & Morgan, 1981); Cañón submarino Mar del Plata (Pacheco *et al.*, 2022). Océano Índico: Costa este de Sudáfrica (Knudsen, 1970); suroeste de las Islas Gloriosas (Poutiers, 1984).

Distribución batimétrica: ~800 m (MCZ 348599) a 3.828 m (Allen & Morgan, 1981).

Observaciones: *Cuspidaria barnardi* fue descrita a partir de material recolectado en el Talud Continental de África del este. A pesar de la amplia distancia, no se observan diferencias con el holotipo (Figura 24 A-B).

Allen & Morgan (1981) identificaron como *C. barnardi* un espécimen (MCZ 353559, Figura 24G) recolectado en la estación 245 de la Exp. *Atlantis II*, cerca del Cañón submarino Mar del Plata, sin embargo, este material corresponde a un juvenil de *C. bicarinata*.

Absalão & Oliveira (2011) asignaron con duda a *C. barnardi* un espécimen de la cuenca de Campos, Brasil que cumplía con los caracteres conculológicos diagnósticos mencionados por

Knudsen (1970). El holotipo y el material recolectado tienen un rostro mucho más curvado y un margen anterodorsal con una pendiente suave, en vez del rostro recto y el hombro ilustrado por de Absalão & Oliveira (2011: figs. 41-44). MCZ 353560 (Figura 24C) mostró los mismos caracteres que el ejemplar de Absalão & Oliveira (2011) y ambos se caracterizan a su vez por ser más pequeños, por lo que estas diferencias en contorno con el holotipo y el resto de los ejemplares de *C. barnardi* estudiados se cree son causadas por el crecimiento.

Se encontró una gran similitud entre *C. barnardi* y *C. formosa* Verrill & Bush, 1898 (USNM 78313, holotipo, Figura 24F). Ambas especies agrupan conchas altas con un extremo anterior redondeado y corto, un rostro corto, cónico y fuertemente curvado, y un diente lateral derecho muy prominente. *Cuspidaria formosa* es conocida únicamente de su localidad tipo, pocos grados al norte del registro de *C. barnardi* (Allen & Morgan, 1981) e incluso a similar profundidad. La única diferencia encontrada es que todos los ejemplares de *C. barnardi*, sean valvas o individuos vivos, tienen su concha muy desgastada, mientras que el holotipo de *C. formosa* no. Es muy probable que se trate de dos sinónimos.

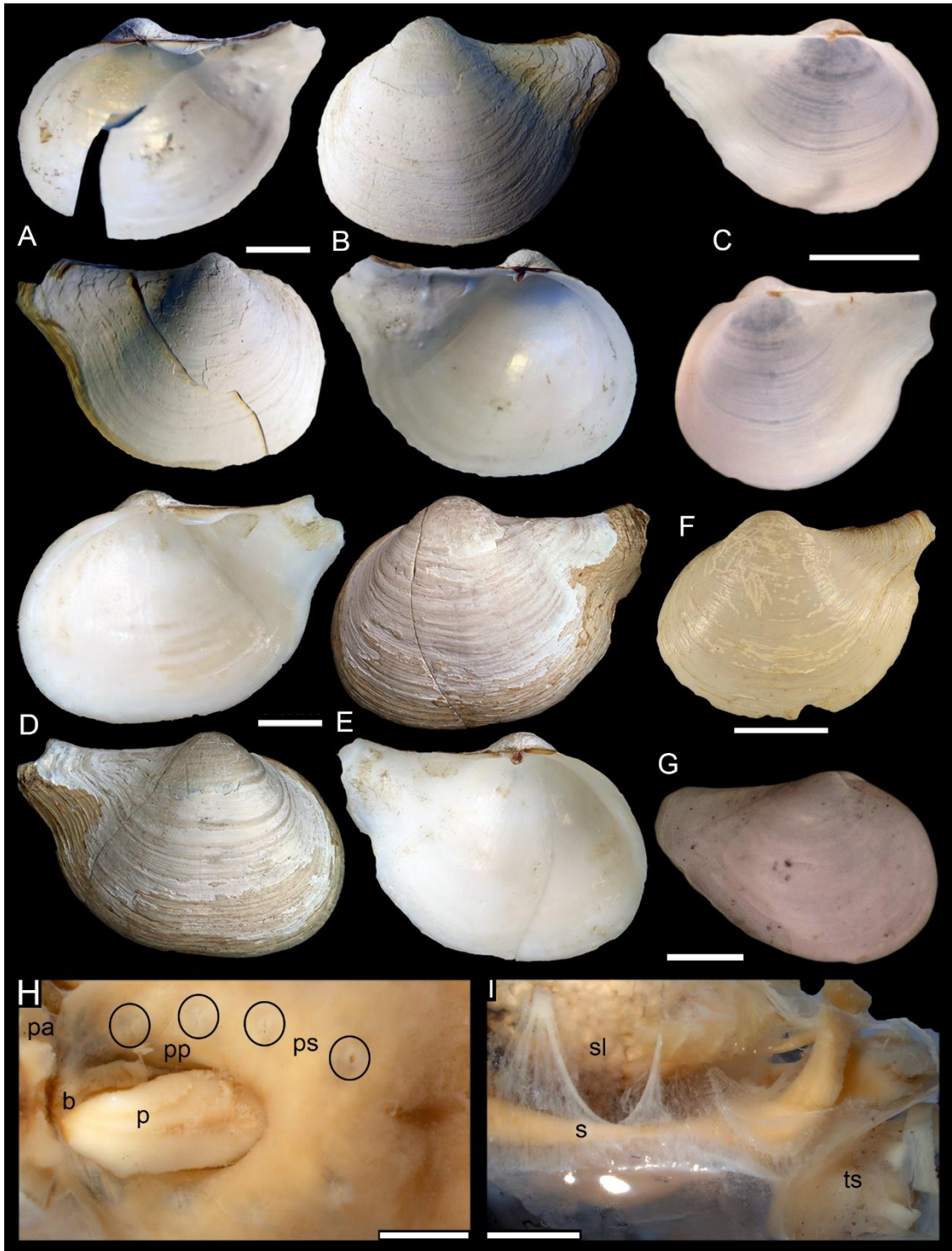


Figura 24 (A-E, H-I) *Cuspidaria barnardi* Knudsen, 1970. (A-B) Holotipo, NHMD 76522 (© NHMD), ambos lados de la valva derecha (A) e izquierda (B); (C) MCZ Malacology 353560, ambos lados de la valva izquierda; (D-E, H-I) MACN-In 43757: (D-E) ambos lados de la valva derecha (D) e izquierda (E); (H) vista ventral del septo; (I) vista lateral de las partes blandas. (G) MCZ Malacology 353559, vistas izquierda y derecha. (F) *Cuspidaria formosa* Verrill & Bush, 1898: holotipo USNM 78313, vista externa de valva izquierda. b: boca; p: pie; pa: palpo labial anterior; pp: palpo labial posterior; ps: poro septal; s: septo; sl: músculo septal lateral; ts: tentáculo sifonal. Escala: A-F = 5 mm; G = 1 mm; H = 2 mm; I = 3 mm.

Cuspidaria minima Egorova, 1993

(Figura 25A-G)

Subcuspidaria minima Egorova, 1993: 164, lám. 3, figs. 2-3.

Cuspidaria minima – Zelaya & Ituarte, 2006; 173, figs. 16-27; Aldea & Troncoso, 2008: 107; Engl, 2012: 66, lám. 14, fig. 5a-d.

Material tipo: [*Subcuspidaria minima*] holotipo por designación original: Instituto RAN N° 1/55394, no fue localizado en la colección.

Localidad tipo: Costa este de Islas Orcadas del Sur (61°01'4''S 42°56'6''O), 430-450 m; 65°39'S 113°05'2''O (Mar de Amundsen), 190 m.

Descripción: Concha pequeña (hasta 4,75 mm L, 3,4 mm Al), semitraslúcida; valva izquierda globular con extremo anterior prolongado; valva derecha subtrigonal con extremo anterior corto; superficie de disco con hasta 15 costillas concéntricas elevadas, ampliamente distanciadas; dos crestas rostrales partiendo del umbo, dorsal casi paralela al margen posterodorsal terminando en esquina posterodorsal del rostro, ventral terminando en esquina posteroventral; rostro cónico, corto, base amplia, curvado en ejemplares grandes, extremo redondeado, depresión rostral marcada, dos crestas rostrales débiles; umbo prosogiro, pequeño, poco prominente; margen posterodorsal moderadamente curvado; margen anterodorsal descendiendo con pendiente fuerte inmediatamente posterior al umbo; margen anterior arqueado en valva derecha, redondeado en izquierda; margen ventral redondeado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada a llano; valva derecha con diente lateral posterior triangular fuerte, prominente, base separada del resilífero; valva izquierda con diente lateral posterior reducido y elongado; valva izquierda edentada; interior porcelanáceo, sin líneas radiales. Sensus Zelaya & Ituarte (2006): Tentáculos sifonales claviformes; extremo anterior del músculo anterior septal izquierdo dividido en seis a siete paquetes de fibras musculares; músculo longitudinal interno y septal anterior manteniendo puntos de inserción a la concha separados.

Material examinado: USNM 897848 (53°57' S, 37°20' O, 27 a 40 m) un individuo; USNM 886496 (61°19' S, 56°9' O, 220 a 240 m) 18 individuos; MLP 6881 (61°23'S, 55°26'O, 285 m) 69 individuos; USNM 886295 (62°39' S, 56°13' O, 494 a 507 m) cuatro individuos; USNM 899278

(64°46' S, 64°4' O, 106 m) un individuo; USNM 904289 (64°47' S, 64°7' O, 107 m) tres individuos; USNM 635387 (74°39' S, 165°52' E, 165 m) una valva.

Distribución geográfica: Isla Georgia del Sur (USNM 897848); Isla Orcadas del Sur (Egorova, 1993); Isla Elefante (Zelaya & Ituarte, 2006); Archipiélago de Palmer (USNM 886295, 899278 y 904289); Isla de Peter I (Aldea & Troncoso, 2008); Mar de Amundsen (Egorova, 1993); Mar de Ross (USNM 635387).

Distribución batimétrica: 115 a 1.272 m (Aldea & Troncoso, 2008).

Observaciones: *C. minima* es similar a *C. kerguelensis* y *C. concentrica* y se diferencia por los caracteres expuestos anteriormente.

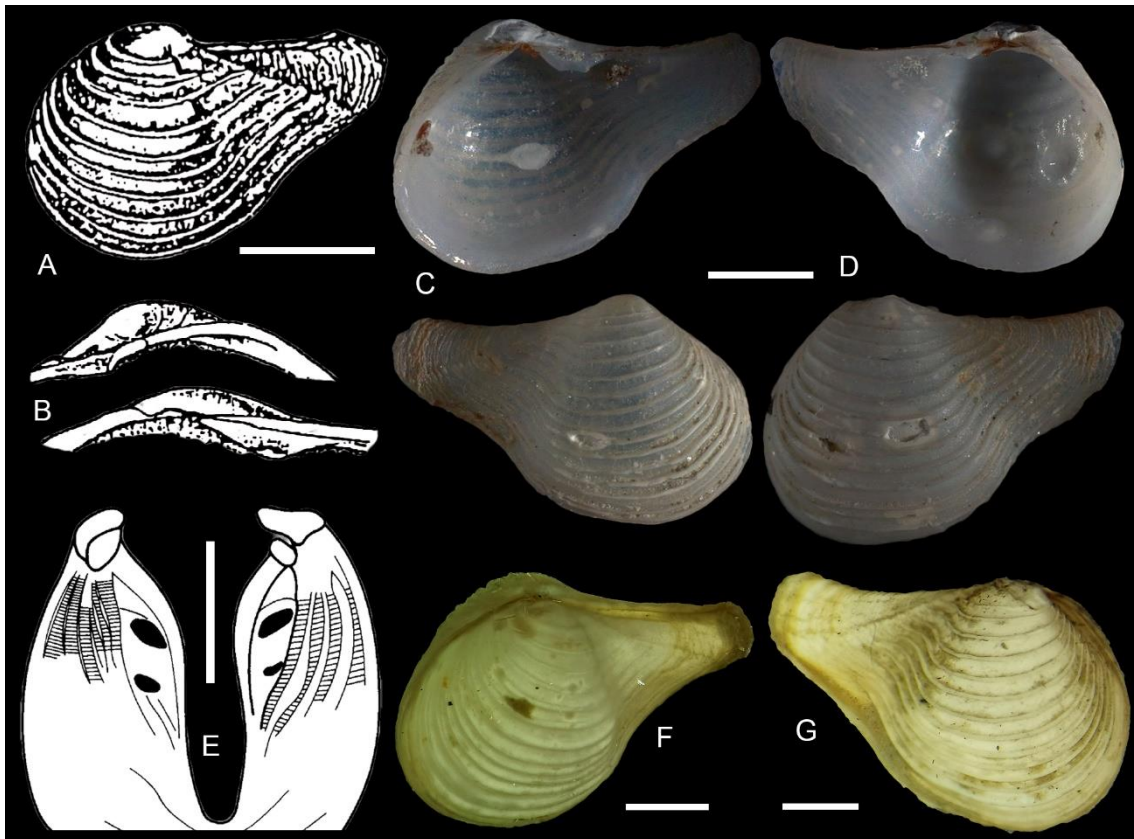


Figura 25 (A-G) *Cuspidaria minima* Egorova, 1993. A-B Ilustración del material voucher estudiado originalmente por Egorova (1993) representando un espécimen entero (A) y las charnelas de ambas valvas (B); C-D MLP 6881, vista externa e interna de la valva derecha (C) e izquierda (D); E Ilustración mostrando la característica morfología del músculo septal anterior izquierdo según Zelaya & Ituarte (2006); F USNM 897848, vista externa del lado izquierdo; G USNM 886295, vista externa del lado derecho. Escala: A-D, F-G = 1 mm; E = 500 μ m

Cuspidaria multicosata Egorova, 1993

(Figura 26A-B)

Cuspidaria multicosata Egorova, 1993: 159, lám. 3, fig. 1 - Engl, 2012: 66, lám. 14, fig. 4.

Material tipo: [*Cuspidaria multicosata*] holotipo por designación original: Instituto RAN N° 1/55393, no fue localizado en la colección.

Localidad tipo: 56°42'05"S 26°50'O, Isla Sandwich del Sur, 370 m.

Descripción: Ver Egorova (1993)

Observaciones: El material tipo no pudo ser localizado y no fueron encontrados ejemplares que se correspondan con las características de su descripción original. Los caracteres diagnósticos son la numerosa ornamentación concéntrica y su contorno elongado.

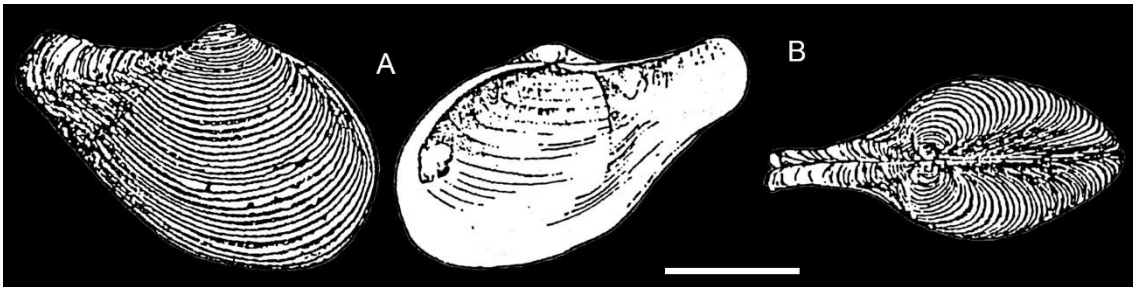


Figura 26 (A-B) *Cuspidaria multicosata* Egorova, 1993. (A-B) Ilustración del material estudiado por Egorova (1993) representando la vista externa e interna de una valva derecha (A) y la vista dorsal de un espécimen (B). Escala: A-B = 5 mm.

Cuspidaria smirnovi Egorova, 1998

(Figura 27A-C)

Cuspidaria smirnovi Egorova, 1998: 249, figs. 13-6 – Engl, 2012: 67, lám. 14, fig. 13.

Material tipo: [*Cuspidaria smirnovi*] holotipo por designación original: depositado en el Instituto RAN, no fue localizado en la colección.

Localidad tipo: Bahía Atka Norte, este del Mar de Weddell: 70°05'18"S, 8°20'O a 8°21'48"O, 2315-2334 m.

Descripción: Ver Egorova (1998)

Observaciones: El material tipo no fue localizado y no fueron encontrados ejemplares que se correspondan con las características de su descripción original.

Esta especie muestra un gran parecido con *C. tenella*, principalmente por su rostro corto y amplio, extremo anterior corto, su diente débil y elongado, y la presencia de ornamentación concéntrica (aunque Egorova (1998) aclara que es débil y poco numerosa). Dado el tamaño del ejemplar descrito por Egorova (1998) (4,4 mm L) puede tratarse de un juvenil de *C. tenella* pero esto debería verificarse una vez que se localice el material tipo.

Cuspidaria infirma Pacheco, Teso & Pastorino, 2022 tiene cierta semejanza con *Cuspidaria smirnovi*. Ambas son frágiles, con un rostro corto y ancho y algunos ejemplares de *C. infirma* han mostrado pliegues bajos sobre su superficie. Sin embargo, el diente de *Cuspidaria smirnovi* es débil y elongado, y la valva tiene “finos pliegues periostrácales radiales” (Egorova, 1998: 249) sobre el rostro.

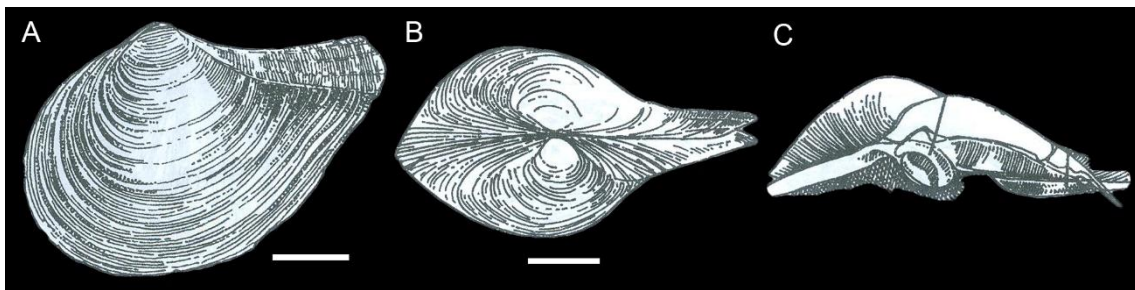


Figura 27 (A-C) *Cuspidaria smirnovi* Egorova, 1998. (A-C) Ilustración del material estudiado por Egorova (1998) representando la vista externa de una valva izquierda (A), a vista dorsal de un espécimen (B) y la charnela de la valva derecha. Escala; A-B = 1 mm.

Cuspidaria infirma Pacheco, Teso & Pastorino, 2022

(Figura 28A-H y Figura 29A-H)

Cuspidaria infelix Dell, 1964 (non Thiele, 1912): 230; Nicol, 1966: 78, lám. 9, fig. 6;

Mühlenhard-Siegel, 1989: 168, lám. 4, fig. 41, lám. 7, fig. 41; Dell, 1990: 68, 69, figs. 112–114; Hain, 1990: 103, lám. 16, fig. 3a–f; Egorova, 1993: tabla 1, figs. 1–6; Narchi *et al.*, 2002: 671–674, fig. 41; Aldea & Troncoso, 2008: 107, fig. 115; Engl, 2012: 65, lám.14, fig. 9A.

Cuspidaria infirma Pacheco *et al.*, 2022: 158, figs. 12-13.

Material tipo: [*Cuspidaria infirma*] holotipo por designación original: MACN-In 43782 (38°00'59"S, 54°30'19"O, 1.006 m), 1 individuo; paratipos: MLP 15130 (37°58'20"S, 55°08'54"O, 530 m), dos individuos.

Localidad tipo: Exp. "Talud Continental I", estación 14, 38°00'59"S, 54°30'19"O, 1.006 m. Cañón submarino Mar del Plata.

Descripción: Concha de tamaño mediano (promedio: 14 mm L, 8,66 mm Al, 3,3 mm An, = 37), poco convexo, extremadamente frágil, ovalado, semitraslúcido; superficie lisa con líneas de crecimiento, en algunos casos pliegues bajos, restos de periostraco sobre los bordes; rostro corto, ampliamente unido al disco, extremo redondeado, depresión rostral débil; umbo pequeño, central, poco prominente, prosogiro; prodisoconcha suave y disoconcha cubierta de pequeñas fosas microscópicas (únicamente observables bajo MEB); margen posterodorsal recto en juveniles, moderadamente curvado en adultos; margen anterodorsal descendiendo con pendiente fuerte inmediatamente posterior al umbo; margen anterior arqueado; margen ventral redondeado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada a llano; valva derecha con diente lateral posterior corto, prominente, base ampliamente en contacto con el resilífero dejando muesca entre ápice y resilífero; en juveniles el diente está mucho menos desarrollado; valva izquierda edentada; interior iridiscente con líneas radiales débiles, a veces surcos correspondiéndose con los ocasionales pliegues externos; músculo septal lateral compuesto de fibras paralelas; poros septales separados en dos pares anteriores y dos posteriores; tentáculos sifonales claviformes; palpos labiales tipo 1.

Material Examinado: MACN-In 43776 (37°52'18"S, 53°57'25"O, 1.738 m), un individuo; MLP 15131 (37°57'51"S, 54°57'24"O, 647 m), dos valvas; MACN-In 43733 (37°58'41"S, 55°11'35"O, 308 m), dos individuos; MACN-In 43771 (37°59'39"S, 55°13'03"O, 250 m), dos individuos y dos valvas; MACN-In 43775 (37°59'48"S, 55°12'28"O, 319 m), un individuo; MACN-In 43772 (38°00'58"S, 54°30'19"O, 1.006 m), cinco individuos y una valva; MACN-In 43774 (38°01'26"S, 53°51'00"O, 2.212 m), un individuo; MLP 15129 (38°07'36"S, 54°10'35"O, 1.301 m), un individuo; MCZ 375776 (39°32'38" S, 53°22'60" O, 1.000 m), un individuo; MCZ 375777 (39°32'38" S, 53°22'60" O, 1.000 m), seis individuos; USNM 904085 (49°22'58" S, 172°18' O, 5.340 m), un individuo.; USNM 886260 (53°07'30"S, 59°22'01"O, 570 m), un individuo; USNM 882371 (53°39'29" S, 70°24' O, 91 a 110 m), dos individuos; USNM 882613 (53°39'29" S, 70°24' O, 91 a 110 m), un individuo; MACN-In 43777 (53°41'01"S, 61°38'28"O, 641 m), un individuo; MLP 7402 (53°58'S, 37°09'O, 138 m), un individuo; MLP 7423 (54°27'26"S,

35°41'45''O, 256 m), un individuo; MLP 6871 (54°27'S, 35°40'O, 236 m), un individuo; MLP 6872 (54°30'S, 56°08'O, 286 m), dos individuos; MLP 15132 (54°37'10''S, 61°05'11''O, 201 m), tres valvas; MLP-Ma 15133 (54°37'32''S, 61°24'47''O, 409 m), dos valvas; MACN-In 43778 (54°40'48''S, 58°51'54''O, 161 m), dos valvas; USNM 897804 (54°44'12'' S, 37°11'12'' O, 225 a 265 m), dos individuos; USNM 886513 (59°35'31'' S, 27°16'59'' O, 1.190 a 1.469 m), un individuo; MLP 6877 (59°41'S, 27°57'O, 332 m), un individuo; MLP 6878 (59°54'S, 32°28'O, 518 m), dos individuos; MLP 6879 (60°59'S, 43°27'O, 402 m), un individuo; MLP 6880 (61°10'S, 45°42'O, 322 m), dos individuos; USNM 886495 (61°19' S, 56°9' O, 220 a 240 m), un individuo; USNM 886495 (61°19'01''S, 56°09'28''O, 230 m), un individuo; MLP 6882 (61°23'S, 55°26'O, 285 m), tres individuos y tres valvas; USNM 897913 (62°17'42'' S, 58°34'36'' O, 55 a 78 m), un individuo; USNM 886296 (62°39' S, 56°13' O, 494 a 507 m), dos individuos; USNM 897873 (64°45'24'' S, 64°7'36'' O, 64 m), tres individuos; USNM 882332 (64°47'18'' S, 64°6'51'' O, 110 m), un individuo; USNM 899388 (64°47'42'' S, 64°7'24'' O, 100 m), cuatro individuos; USNM 897821 (64°49'14'' S, 63°30'60'' O, 92 m), un individuo; USNM 886616 (76°00'28''S, 176°46'01''O, 569 m), un individuo; USNM 886616 (76°0'28'' S, 176°46'12'' O, 566 a 569 m), un individuo; USNM 882379 (78°29'3.1'' S, 164°34' O, 572 a 582 m), un individuo; USNM 882381 (78°29'30'' S, 16°25'39'' O, 604 m), tres individuos.

Distribución geográfica: Como *C. infelix*: Región Magallánica e Isla Bouvet (Linse, 1997); Islas Georgia del Sur y Orcadas del Sur (Dell, 1964); Islas Elephant y Shetland del Sur (Dell, 1990); Archipiélago de Palmer (Dell, 1964); Península Antártica (Dell, 1990); Mar de Weddell (Hain, 1990); Mar de Davis (Egorova, 1993); Mar de Ross (Dell, 1964). Como *C. infirma*: Cañón submarino Mar del Plata y MPA Namuncurá/Banco Burdwood (Pacheco *et al.*, 2022).

Distribución batimétrica: 60 a 2.212 m (Pacheco *et al.*, 2022).

Observaciones: *Cuspidaria infirma* fue confundida por numerosos autores con *Cuspidaria infelix* a pesar de los diferentes contornos y grosores de las conchas. Consecuentemente, en Pacheco *et al.* (2022) se describió como nueva especie, siéndole asignado el nombre *infirma*, el cual hace referencia a la débil y frágil estructura de la concha.

Dell (1964, 1990) asignó a *Cuspidaria infelix* especímenes con un contorno variable, aunque ninguno de ellos tiene el rostro tan estrecho y largo como el holotipo. Algunos de estos fueron inspeccionados (por ejemplo, USNM 886296, 886616, 886495) y tienen una apariencia externa similar a *Cuspidaria infirma*. Egorova (1993) observó que la mayoría de los ejemplares que identificó como *Cuspidaria infelix* eran pequeños, delgados, semitransparentes

y frágiles, con un margen anterodorsal recto debajo del umbo, como se puede observar en *Cuspidaria infirma*. También notó pliegues bajos sobre la superficie en algunos individuos, un carácter observado en algunos especímenes de la nueva especie. Nicol (1966) identificó como *Cuspidaria infelix* individuos pequeños, delgados y alargados con un margen anterior agudo, margen posterodorsal casi recto y, aparentemente, sin dientes, que corresponden a juveniles de *Cuspidaria infirma* (Figura 28D, E). Juveniles similares fueron descritos por Hain (1990) y Linse (1997), que también fueron asignaron a *Cuspidaria infelix*.

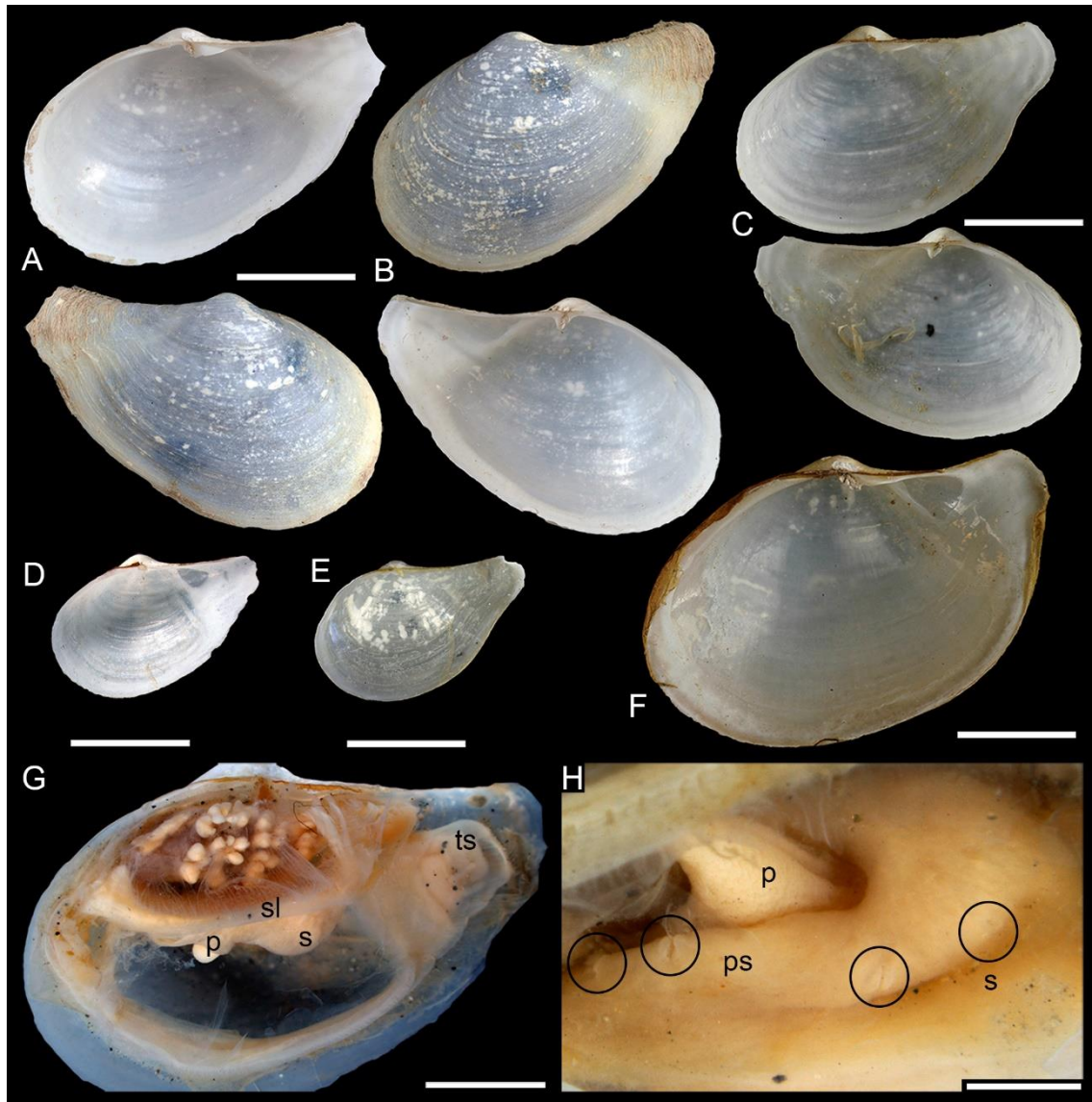


Figura 28 (A-H) *Cuspidaria infirma*. (A-B) MLP-Ma 15133, ambos lados de la valva derecha (A) e izquierda (B); (C) MACN-In 43772, interior de la valva derecha e izquierda; (D) MLP 6882, interior de la valva derecha; (E) USNM 882371, interior de la valva derecha; (F) MACN-In 43771, interior de la valva derecha e izquierda; (G) holotipo, MACN-IN 43782, vista lateral de las partes blandas; (H) MACN-In 43772, vista ventral del septo. b: boca; p: pie; ps: poro septal; s: septo; sl: músculo septal lateral; ts: tentáculo sifonal. Escala: A-G = 5 mm; H = 2 mm.

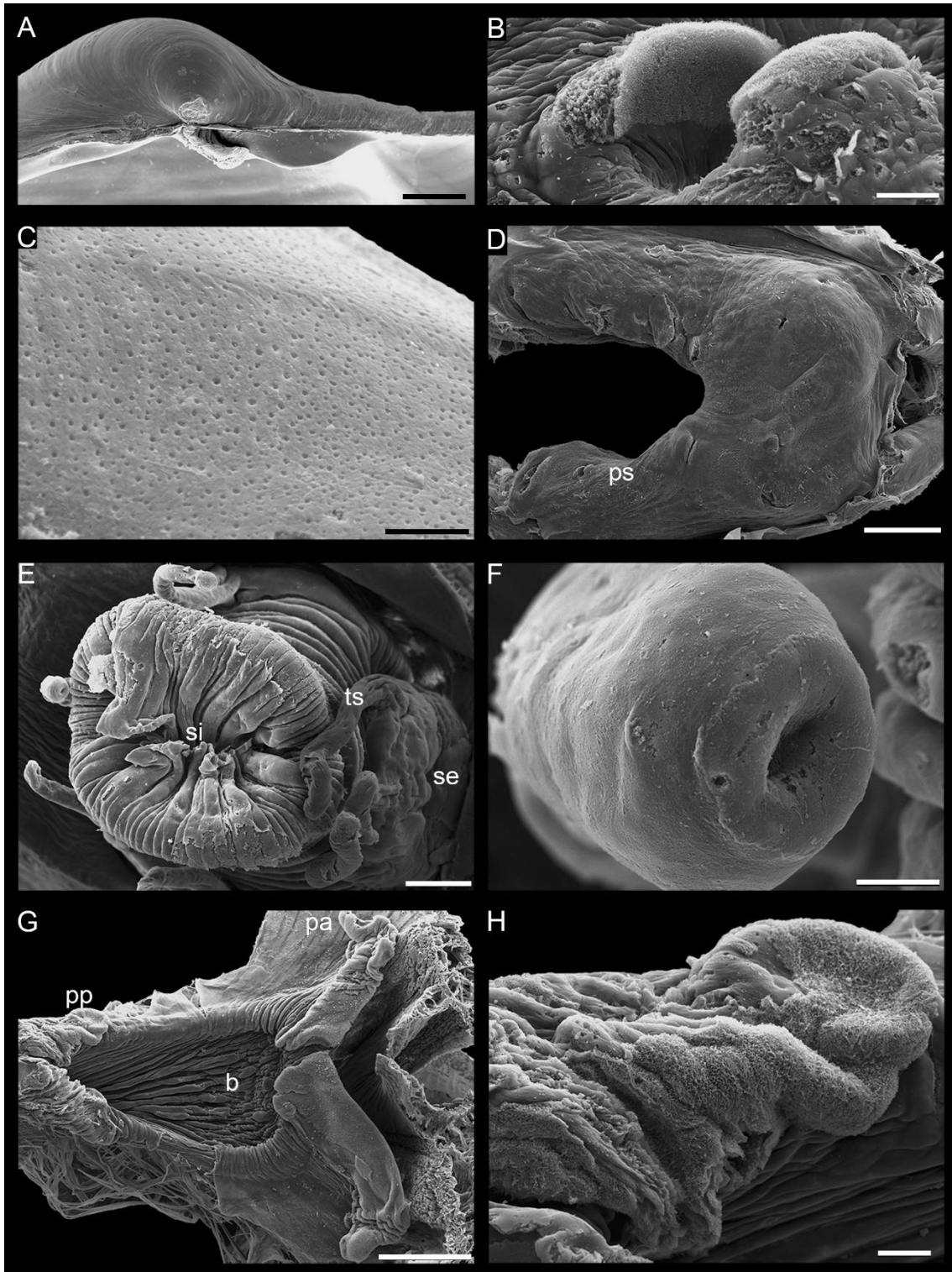


Figura 29 (A-H) *Cuspidaria infirma* MEB. (A) charnela de la valva derecha; (B) poro septal; (C) interdisoconcha con microfosas; (D) vista ventral del septo; (E) vista frontal de los sifones inhalantes y exhalantes; (F) tentáculo sifonal claviforme; (G) boca y papos labiales; (H) palpo posterior reducido. b: boca; p: pie; pa: palpo labial anterior; pp: palpo labial posterior; ps: poro septal; se: sifón exhalante; si: sifón inhalante; ts: tentáculo sifonal. Escala: D = 1 mm; A, G = 500 μ m; E = 200 μ m ;B, H = 50 μ m; C, F = 20 μ m.

Cuspidaria namuncura Pacheco, Teso & Pastorino, 2022

(Figura 30A-F)

Cuspidaria namuncura Pacheco *et al.*, 2022: 163, fig. 15.

Material tipo: [*Cuspidaria namuncura*] holotipo por designación original: MACN-In 43780 (54°36'14"S, 62°50'54"O, 647 m), dos valvas del mismo espécimen; paratipo: MLP 15134 (54°32'50"S, 63°00'59"O, 458 m), cuatro valvas.

Localidad tipo: Exp. "AMP Namuncurá-Banco Burdwood 2016", estación 13/172. MPA Namuncurá/Banco Burdwood, 54°36'14"S, 62°50'54"O, 647 m.

Descripción: Concha grande (promedio: 20 mm L, 10,7 mm Al, 3,8 mm An, = 57), ligeramente convexa, alargada, semitransparente; superficie con líneas de crecimiento; en algunos especímenes pliegues bajos; restos de periostraco sobre los bordes; rostro tubular, largo, fuertemente curvado, extremo truncado, depresión rostral débil; umbo pequeño, un poco prominente, prosogiro y central; prodisoconcha y disoconcha suaves; margen posterodorsal fuertemente curvado; margen anterodorsal fuertemente descendente; margen anterior oblicuo; margen ventral amplio; margen posteroventral con sinuosidad llana a poco marcada; valva derecha con diente lateral posterior largo, delgado, ligeramente prominente, base separada del resilífero; valva izquierda edentada; interior porcelanáceo con líneas radiales; músculo lateral septal con fibras congregándose en dos puntos de inserción; poros septales equidistantes; tentáculos sifonales festoneados; palpos labiales tipo 2.

Material Examinado: MLP 15135 (37°53'33"S, 54°42'56"O, 780 m), dos valvas; MLP 15136 (37°59'42"S, 54°41'51"O, 852 m), tres valvas; MACN-In 43781 (54°36'14"S, 62°50'54"O, 647 m), 36 valvas; MACN-In 43779 (54°53'31"S, 59°48'33"O, 798 m), 16 valvas.

Distribución geográfica: Cañón submarino Mar del Plata y MPA Namuncurá/Banco Burdwood (Pacheco *et al.*, 2022).

Distribución batimétrica: 458 a 852 m (Pacheco *et al.*, 2022)

Observaciones: *Cuspidaria namuncura* se asemeja mucho a otros congéneres con rostros largos, como *C. meteoris* Krylova, 2006, *C. rostrata* y *C. angasi* (E. A. Smith, 1885); sin embargo, esas especies tienen un rostro mucho más largo, a veces también más delgado, que *C.*

namuncura. *Cuspidaria platensis* es una especie comparable, pero el rostro es menos curvado y más corto, y tiene un diente posterior lateral derecho más fuerte y prominente (Figura 18B). Castillo Oñate & Ramil (2018) ilustraron un espécimen comparable no identificado; sin embargo, cuenta con una cresta rostral ventral y un disco más subcuadrado.

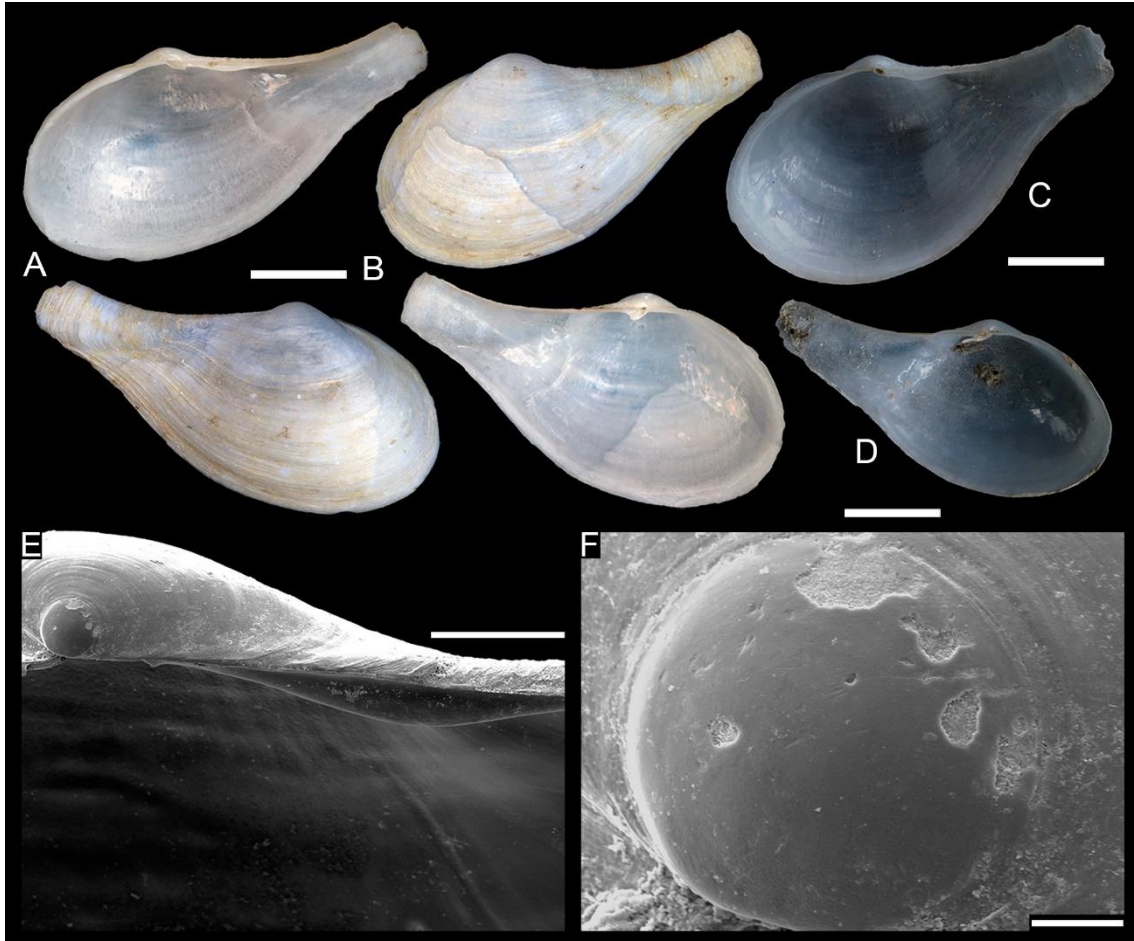


Figura 30 (A-F) *Cuspidaria namuncura*. (A-B) Holotipo MACN-In 43780: ambos lados de la valva derecha (A) e izquierda (B); (C-D) MACN-In 43781: interior de una valva derecha (C) y una valva izquierda (D); (E-F) MACN-In 43779 (MEB): charnela de valva derecha (E) y (F) prodissoconcha. Escala: A-D = 5 mm; E = 500 μ m; F = 50 μ m.

Cuspidaria cancellata Pacheco, Teso & Pastorino, 2022

(Figura 31A-G)

Cuspidaria cancellata Pacheco et al., 2022: 161, fig. 14.

Material tipo: [*Cuspidaria cancellata*] holotipo por designación original: MACN-In 43761 (54°36'14"S, 62°50'54"O, 647 m), una concha desarticulada; paratipo: MACN-In 43763 (54°53'32"S, 59°48'33"O, 798 m), un individuo.

Localidad tipo: Exp. "AMP Namuncurá-Banco Burdwood 2016", estación 13/172. MPA Namuncurá/Banco Burdwood, 54°36'14"S, 62°50'54"O, 647 m.

Descripción: Concha mediana (hasta 16 mm L, 11 mm Al, 3,5 mm An), alta, frágil, subcuadrada; superficie con estrías concéntricas, más atenuadas en la región posterior, espacio entre estrías dos veces su ancho; umbo prosogiro, central, grande y un poco prominente (menos en juveniles); prodisoconcha y disoconcha suaves; rostro fuertemente curvado (menos en juveniles), corto, cónico, comprimido, extremo truncado, depresión rostral marcada; margen posterodorsal moderadamente curvado en juveniles, fuertemente curvado en adultos; margen anterodorsal descendiendo con pendiente suave; margen anterior redondeado; margen ventral redondeado; margen posteroventral llano; valva derecha con diente lateral posterior corto, prominente, base ampliamente en contacto con resilífero dejando muesca entre ápice y resilífero; valva izquierda edentada; interior iridiscente con surcos correspondientes a las costillas exteriores y líneas radiales, que, debido al umbo semitransparente, son notables desde la superficie externa, dándole a la valva una apariencia radiada; músculo septal lateral compuesto de fibras paralelas; poros septales separados en dos pares anteriores y dos posteriores; tentáculos sifonales claviformes; palpos labiales tipo 1.

Material Examinado: USNM 882802 (54°07'59"S, 52°12'29", 419 a 483 m) una valva izquierda; MACN-In 43762 (54°36'14"S, 62°50'54"O, 647 m), dos valvas.

Distribución geográfica y batimétrica: Recolectado únicamente en la localidad tipo.

Observaciones: El entrecruzamiento entre las estrías concéntricas y las líneas radiales del umbo es tan notorio que dan un aspecto cancelado (Figura 31A-D). Debido a esta distintiva característica, en Pacheco *et al.*, (2022) le fue asignado el nombre *C. cancellata*.

Cuspidaria cancellata es similar a *Cuspidaria exigua* y *Cuspidaria multicoskata*. Sin embargo, la primera tiene un diente más pequeño y costillas más cercanas que *Cuspidaria cancellata*, mientras que la última es mucho más alargada. Además, *Cuspidaria multicoskata* tiene un diente mucho más débil o incluso ausente, basándonos solo en la ilustración publicada por Egorova (1993), ya que la descripción no menciona ningún diente.

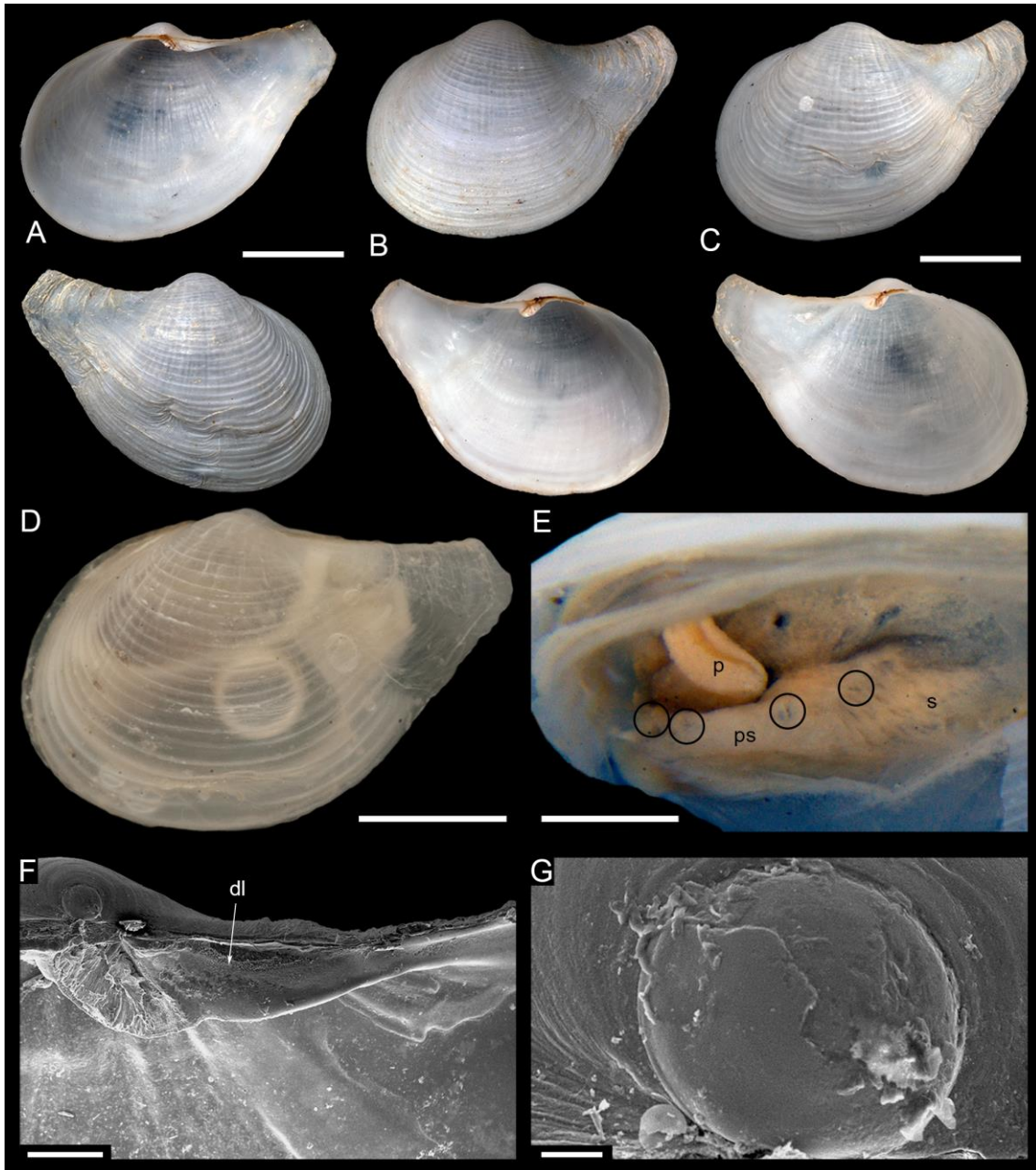


Figura 31 (A-G) *Cuspidaria cancellata* (A-B) Holotipo MACN-In 43761, ambos lados de la valva derecha (A) e izquierda (B); (C, F, G) MACN-In 43762: (C) ambos lados de la valva izquierda; (F) charnela de la valva derecha (SEM); (G) prodissoconcha (SEM); (D-E) paratipo, MACN-In 43763: (D) lado izquierdo del espécimen; (E) vista ventral del septo. dl: diente lateral; p: pie, ps: poro septal, s: septo Escala: A-C = 5 mm; D = 3 mm; E = 1 mm; F = 500 μ m; G = 50 μ m.

Cuspidaria sp.

(Figura 32)

Cuspidaria sp. – Engl, 2012: 67, lám. 14, fig. 8.

Descripción: Concha pequeña (7 mm l), ovalada, poco inflada; superficie con al menos 10 estrías marcadas concéntricas; rostro moderadamente largo; margen posterodorsal recto; margen anterodorsal descendiendo con pendiente suave; margen anterior redondeado; margen ventral redondeado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada; se desconocen los caracteres internos.

Distribución geográfica: Mar de Weddell (Engl, 2012).

Observaciones: Esa especie fue estudiada por Engl (2012) a partir de material recolectado en el Mar de Weddell durante la Exp. *Polarstern* ANT 22/3 (ANDEEP III). Claramente cuenta con un contorno y ornamentación peculiar que la diferencia de todas las especies de *Cuspidaria* de la Antártica (i.e. elongado con costillas concéntricas, mientras que el resto de las especies con costillas concéntricas son globosas o subtrigonales). Esta diferencia fue notada también por Engl (2012), quien sugirió compararla con especies de regiones por fuera de la Antártida. De todos los cuspidaridos del Atlántico sudoccidental parece tener cierta semejanza con *C. multicosata*, no obstante, la diferencia en el número de estructuras concéntricas es muy notoria. También tiene semejanza con *Myonera alleni* o *Cuspidaria platensis* sensu Huber, aunque la fotografía de Engl (2012) no es lo suficientemente clara como para notar si cuenta con alguna cresta rostral.



Figura 32 *Cuspidaria* sp. Fotografía del ejemplar tomada de Engl (2012). Escala: 5 mm

Cardiomya Adams, 1864⁵

Especie tipo: *Neaera gouldiana* Hinds, 1843. Designación original

Descripción: Superficie de disco con costillas radiales de prominencia variable, 4-5 anteriores a la depresión rostral son más fuertes; charnela con diente posterior lateral solo en valva derecha, cabe bajo diminuta cresta en valva izquierda; resilífero proyectado posteroventralmente como condróforo; músculo septal lateral compuesto de fibras musculares paralelas; músculo septal lateral extra; poros septales separados en dos pares anteriores y dos posteriores; tentáculos sifonales claviformes; palpos labiales tipo 1.

Cardiomya cleryana (d'Orbigny, 1846)

(Figura 33A-E)

Sphenia cleryana d'Orbigny, 1846 (in error pro *Sphenia*): 572.

Sphaenia cleryana d'Orbigny, 1846 (in error pro *Sphenia*) –d'Orbigny, 1846: 708; 1847: lám. 83, figs. 16–18.

Sphenia cleryana d'Orbigny, 1846 – d'Orbigny, 1853: 285.

Cuspidaria (Cardiomya) simillima E. A. Smith, 1915: 104, lám. 2, fig. 24 – Powell, 1951: 51; Figueiras & Sicardi, 1970: 420, lám. vi, fig. 93; Poutiers & Bernard, 1995: 166; Oliveira *et al.*, 2017: 289, figs. 3C–D; Carcelles, 1950: 83, lám. 5, fig. 96; Carcelles & Williamson, 1951: 350.

Cuspidaria cleryana – Morretes, 1949: 52.

Cuspidaria simillima – Castellanos, 1970: 267, lám. 24, fig. 6; 1982: 41.

Cardiomya simillima – Ríos, 1970: 220; 1972: 197; Zelaya, 2005: 117.

⁵ No se pudo estudiar el registro de *Cardiomya costellata* por falta de tiempo. Esta especie fue registrada como *Cardiomya gemma* (sinónimo junior de *C. costellata*) por Allen (2008).

Cardiomya perrostrata Ríos, 1975 (non Dall, 1881): 261, lám. 85, fig. 1257; 1985: 281, lám. 99, fig. 1387; 1994: 303, lám. 104, fig. 1485; Absalão & Pimenta, 2005: 51, fig. 134.

Cardiomya cleryana – Ríos, 1970: 219; 1975: 261, lám. 85, fig. 1255; 1985: 281, lám. 99, fig. 1385; 1994: 303, lám. 104, fig. 1483; 2009: 606, fig. 1678; Figueiras & Sicardi, 1980: 157; Poutiers & Bernard, 1995: 151; Forcelli, 2000: 171, figured; Scarabino, 2003: 238; Absalão *et al.*, 2006: 223; Allen, 2011: 440; Passos & Magalhães, 2011: 7; Oliveira & Sartori, 2014: 10, figs. 2D–E; Barroso *et al.*, 2016: 2, in part; Machado *et al.*, 2016, in part; Zelaya, 2016: 251, tab. 2; Oliveira *et al.*, 2017: 2, in part; Carvalho de Lima *et al.*, 2020: 5, figs. 2A–E.

Cardiomya cleriana (*in error pro cleryana*) – Layerle & Scarabino, 1984: 6.

Material tipo: [*Sphenia cleryana*] Según Gray (1854, 1855) el material tipo no fue parte de la colección de d'Orbigny depositada en NHMUK; [*Cuspidaria (Cardiomya) simillima*] sintipos: NHMUK 1915.4.18.512-515, cuatro valvas; NHMUK 1915.4.18.289-295, cinco valvas.

Localidad tipo: [*Sphenia cleryana*] cabo de São Thomé (Brasil), Jamaica, Cuba, Guadalupe y Saint-Thomas, 80 m; [*Cuspidaria (Cardiomya) simillima*] Exp. *Terra Nova* estación 42, frente a Río de Janeiro (73 m) y estación 38, oeste de Islas Malvinas (228 m).

Descripción: Concha mediana (Promedio: 15,7 mm L, 10;8 mm Al, 4;3 mm An, n=22), triangular a subcuadrada, opaca; superficie considerablemente desgastada o corroída cerca del umbo; disco con 18-25 costillas radiales cercanas entre sí, 4-5 costillas posteriores fuertemente definidas; depresión rostral con 3-5 líneas radiales débiles; rostro moderadamente largo (~ 1/2 de la longitud de la concha), en tubular, comprimido, con extremo truncado, depresión rostral marcada; umbo subcentral, desplazado anteriormente, prosogiro, prominente; margen posterodorsal moderado a fuertemente curvado; margen anterodorsal descendiendo con pendiente fuerte inmediatamente posterior al umbo, en algunos especímenes con hombro corto, casi obsoleto; margen anterior arqueado a redondeado; margen ventral redondeado, crenulado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada a profunda; valva derecha con diente lateral posterior prominente, robusto, corto, base en sutil contacto con resilífero; valva izquierda edentada con ligero engrosamiento inmediatamente posterior al resilífero; impresiones de músculos aductor, septal y pedal posteriores limitadas posteriormente por fuerte cresta.

Material examinado: MACN-In 23504 (35°S, 54°O, 23 m) dos valvas; MACN-In 23422 (36°25'S, 54°38'O, 60 m) una valva; CFA-IN 3743 (41°00'24''S, 65°00'30''O, 73.1 m) un individuo; MACN-In 29336 (~ 42°42'S, 64°57'O, 55 m) dos valvas; MACN-In 30368 (~ 42°42'S, 64°57'O, 55 m) material blando de un espécimen; MACN-In 43783 (44°41'06''S, 65°21'53''O, 83.5 m) tres individuos; MACN-In 9151-14 (45°15'S, 65°26'O, 96 m) dos valvas; MACN-In 44320 (45°34'48''S, 66°07'48''O, 83 m) cuatro individuos; MACN-In 43784 (45°54'12''S, 64°09'05''O, 80.45 m) 11 individuos; MACN-In 44321 (45°55'12''S, 65°50'24''O, 99 m) un individuo; MACN-In 44322 (46°14'24''S, 65°49'12''O, 98 m) seis individuos.

Distribución geográfica: golfos de San Matías (73 m), Nuevo (55 m) y San Jorge (80–99m), Argentina geográfica: Atlánticos Noroccidental: frente a Florida, EEUU, (Carvalho de Lima *et al.*, 2020); Atlántico sudoccidental: noreste de Brasil a oeste de Bahía Cruz, Chubut, Argentina (Ríos, 1970, 1972 [“1973”], 1975; Figueiras & Sicardi, 1980 [“1979”]; Castellanos, 1982; Carvalho de Lima *et al.*, 2020).

Distribución batimétrica: 49 m (Ríos, 1970) a 228 m (E. A. Smith, 1915).

Observaciones: Desde la descripción original, se han utilizado diferentes años para *Cardiomya cleryana*: 1842 (Poutiers & Bernard, 1995; Allen, 2011; Barroso *et al.*, 2016; Machado *et al.*, 2016; Zelaya, 2016; Oliveira *et al.*, 2017; Carvalho de Lima *et al.*, 2020), 1845 (Scarabino, 2003) y 1846 (Morretes, 1949; Ríos, 1970, 1985, 1994, 2009; Passos & Magalhães, 2011). Coan & Kabat (2023), en una recopilación reciente del “Voyage dans...” de d’Orbigny, señalaron 1846 como la fecha de publicación de la descripción y 1847 de las ilustraciones.

E. A. Smith (1915) y Carvalho de Lima *et al.* (2020) describieron un margen anterior redondeado y una forma triangular, sin embargo, observamos una variación más amplia en el material estudiado, incluidos los sintipos de *C. simillima*. El margen anterior es muy variable, desde redondeado hasta arqueado (Figura 33C), y en los casos donde el margen anterodorsal forma un corto hombro, la pendiente anterior se hace tan fuerte que adopta una forma subtruncada, proporcionando un contorno más subcuadrado (Figura 33A-B). Dado que estas diferencias de contorno se encuentran entre especímenes de las mismas localidades, se consideran variaciones intraespecíficas, comunes en Cuspidariidae (Pacheco *et al.*, 2022). La forma extremadamente subcuadrada se asemeja a *C. striolata* (Locard, 1898), sin embargo, esta especie es más alargada y tiene una sinuosidad posteroventral mucho más débil y un hombro más desarrollado. Además, *C. striolata* tiene una a tres líneas radiales en el lado dorsal del rostro, mientras que *C. cleryana* solo las tiene sobre la depresión rostral.

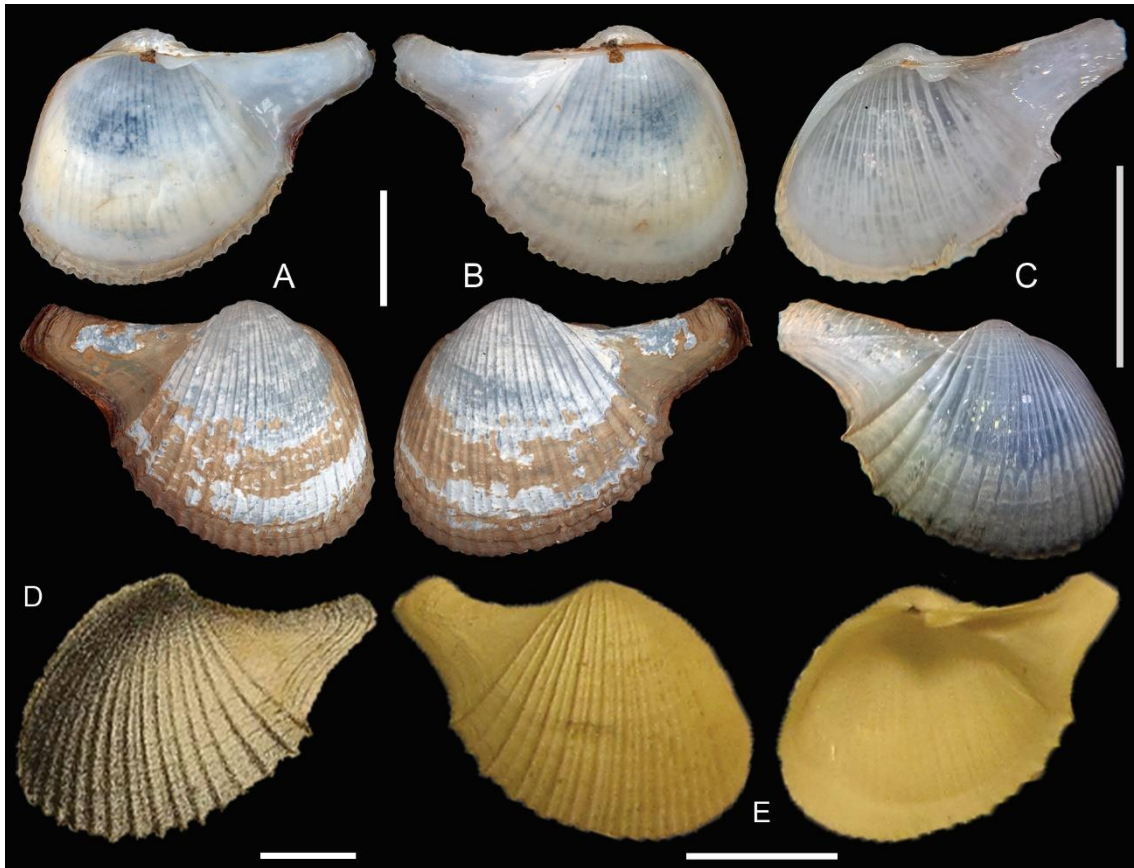


Figura 33 (A-E) *Cardiomya cleryana*. (A-B) MACN-IN 44322: valva derecha (A) e izquierda (B). C Espécimen no catalogado de la colección de Huber depositado en ANSP. D Ilustración de *Sphenia cleryana* de d'Orbigny (1847). E *Cuspidaria (Cardiomya) simillima*: NHMUK 1915.4.18.512: valva derecha. Escala: A-E = 5 mm.

Cardiomya fragilissima (E. A. Smith, 1885)

Figura 34 (A-G)

Neaera fragilissima E. A. Smith, 1885: 53 lám. 9, figs. 1–1b.

Cuspidaria fragilissima – Pelseneer, 1888: 23, lám. 4, fig. 1; 1903: 28.

Myonera fragilissima – Dall & E. A. Smith, 1886 in Dall 1886: 302; Soot–Ryen, 1951: 23; Powell, 1960: 185; Branch *et al.*, 1991: 51; Aldea & Troncoso, 2008: 108, fig. 117; 2010: 213, fig. 255; Engl, 2012: 67, lám. 14, figs. 10a–b.

Miomera fragilissima (in error pro *Myonera*) – Carcelles, 1953: 225.

Cardiomya fragilissima – Allen & Morgan, 1981: 422; Pouthiers & Bernard, 1995: 151.

Material tipo: [*Neaera fragilissima*] sintipos: NHMUK 1887.2.9.2431, fragmentos de valvas.

Localidad tipo: Frente a Isla Príncipe Edward, 548 m.

Descripción: Concha grande (promedio: 19,7 mm L, 13,4 mm Al, 5,1 mm An, n=8), alargada, rectangular, frágil, delgada; superficie de disco con aproximadamente 50 costillas radiales débiles, cercanas entre sí, ligeramente más definidas en lado posterior del disco, débiles en el lado anterior; 4-5 costillas débiles en depresión rostral; 4-5 líneas radiales en superficie dorsal del rostro; líneas de crecimiento marcadas, cruzando las costillas radiales, proporcionando apariencia cancelada; perriostraco amarillo a marrón; rostro corto (~ 1/3 de la longitud de la concha), tubular, depresión rostral marcada; umbo central, prosogiro, prominente; margen posterodorsal inicialmente recto, fuertemente curvado al comienzo del rostro; margen anterodorsal prolongado, descendiendo con pendiente suave; margen anterior redondeado; un margen ventral redondeado, crenulado; margen posteroventral altamente variable, desde llano hasta con sinuosidad profunda; valva derecha con diente lateral posterior derecho, algo prominente, alargado, base ampliamente en contacto con resilífero dejando muesca entre ápice y resilífero; valva izquierda edentada con ligero engrosamiento inmediatamente posterior al resilífero.

Material examinado: MACN-In 44323 (37°49'39''S, 54°07'56''O, 1.395 m) tres individuos; MACN-In 44324 (37°53'50''S, 54°30'27''O, 998 m) un individuo; MACN-In 44325 (38°00'58''S, 54°30'19''O, 1.006 m) tres individuos y dos valvas; USNM 898540 (51°59'31''S, 56°37'58''O, 645 a 845 m) dos valvas.

Distribución geográfica: desde la Isla Peter I a la Isla Marion (E. A. Smith, 1885; Pelseneer, 1903; Branch *et al.*, 1991; Aldea & Troncoso, 2008); Islas Malvinas (USNM 898540); Cañón submarino Mar del Plata (Campaña Talud Continental).

Distribución batimétrica: 548 a 1.873 m (Aldea & Troncoso, 2008).

Observaciones: E. A. Smith (1885) clasificó varias especies de *Neaera* en diferentes secciones. *Neaera fragilissima* fue incluida en la sección M, que abarcaba especies con valvas edentadas, escultura radial y un resilífero corto y anteriormente inclinado. Posteriormente, Dall & E. A. Smith (Dall, 1886) describieron el género *Myonera* con charnela edentada y ornamentación tanto concéntrica como radial. Incluyeron en este género todas las especies de

las secciones L y M de E. A. Smith (1885), incluida *N. fragilissima*. Sin embargo, E. A. Smith (1885: 54), en la descripción original de *C. fragilissima*, mencionó una “cresta muy insignificante”,... “que podría considerarse como un diente lateral incipiente”, que, al examinar de cerca una fotografía del sintipo reconstruido, es inequívocamente un diente (Figura 34A). Además, es esencial señalar que la ornamentación radial de *Myonera* se refiere típicamente a las crestas limitadas encontradas en ciertas especies como *Myonera paucistriata* Dall, 1886, mientras que *C. fragilissima*, al igual que todas las especies de *Cardiomya*, exhibe numerosas costillas radiales. En consecuencia, coincidimos con Allen & Morgan (1981) y Poutiers & Bernard (1995) en proponer *Cardiomya* como el género más apropiado para esta especie.

La principal variación observada entre todos los especímenes estudiados se da en el margen posteroventral, mientras que el resto del contorno, la estructura de la charnela y la ornamentación permanecen consistentes. Al examinar las partes blandas, hay coincidencia con la descripción de Pelseneer (1888b), aunque varias características anatómicas tienden a ser similares entre las especies de *Cardiomya* (Allen & Morgan, 1981; Morton, 2015; Machado *et al.*, 2016). El espécimen ilustrado en Aldea & Troncoso (2008) presenta una región anterior más corta y arqueada, y un margen anterodorsal formando un hombro, diferenciándose significativamente del material tipo y nuestras muestras. Esta discrepancia probablemente se deba al tamaño del espécimen (2.9×1.8 mm), lo que sugiere que es un juvenil. *Cardiomya abyssicola* Verrill & Bush, 1898 y *C. striata* (Jeffreys, 1876) comparten con *C. fragilissima* un gran número de costillas débiles de prominencia similar, contornos rectangulares y un margen anterior alargado. Sin embargo, solo *C. fragilissima* carece de costillas en el lado dorsal del rostro y presenta un contraste mucho más fuerte entre las costillas posteriores definidas y las anteriores débiles, que muestran una graduación de costillas a estrías y estrías a líneas, a medida que se acercan a la región más anterior, a veces volviéndose casi imperceptibles (Figura 34A–E).

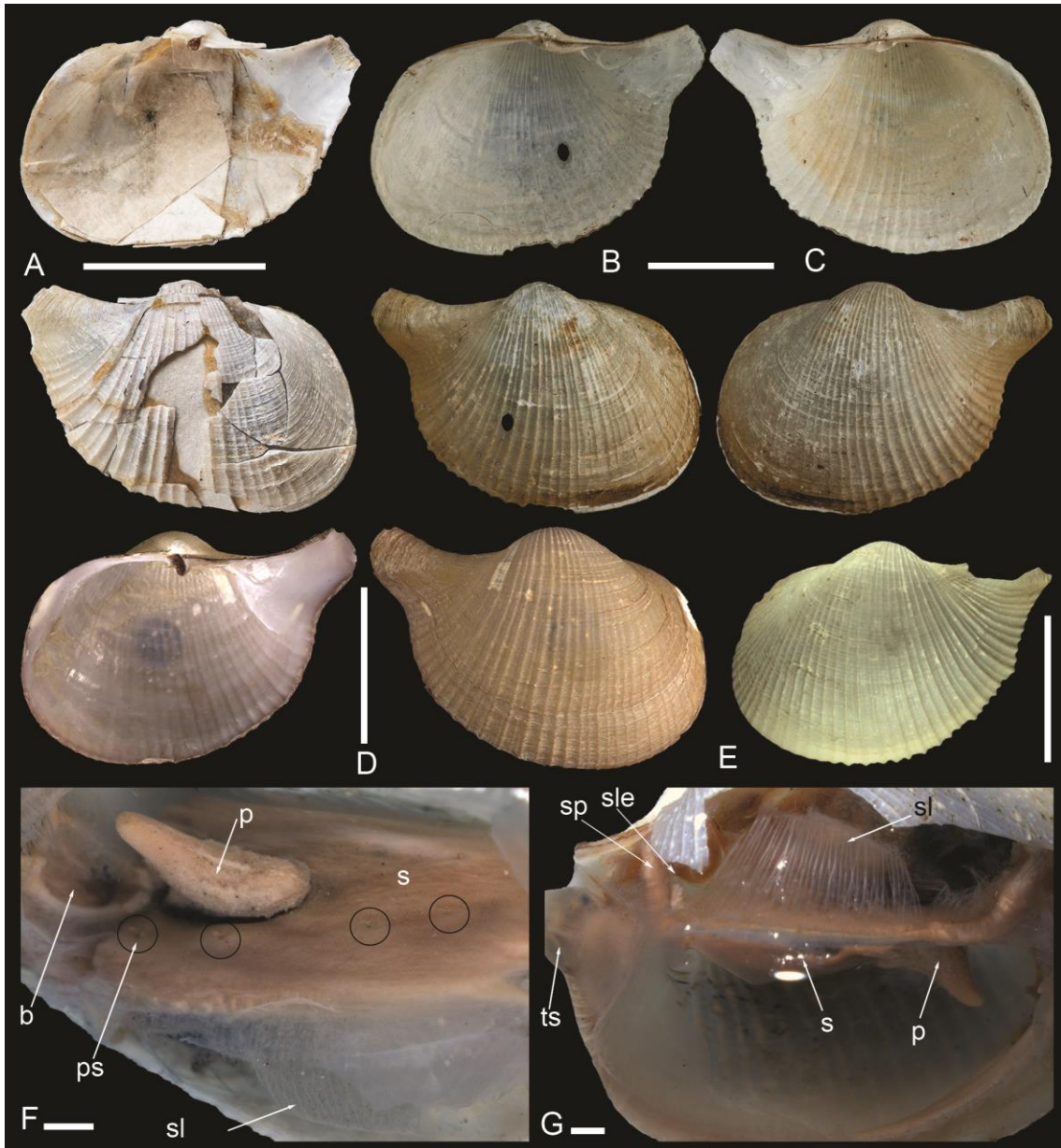


Figura 34 (A-G) *Cardiomya fragilissima* (E. A. Smith, 1885). (A) Sintipo NHMUK 1887.2.9.2431: valva derecha. (B-C) MACN-IN 44325: vista externa e interna de valva derecha (B) e izquierda (C). D USNM 898540: valva derecha. (E-G) MACN-In 44323: vista externa de la valva izquierda (E), y vista ventral (F) y lateral (G) del septo. b: boca, p: pie, pa: palpo labial anterior, pp: palpo labial posterior, ps: poro septal, s: septo, sl: músculo septal lateral, sle: músculo septal lateral extra; sp: músculo septal posterior, ts: tentáculo sifonal. Escala: A-E = 1 cm; F-G = 1 mm.

Cardiomya knudseni (Allen & Morgan, 1981)

Figura 35 (A-C)

Cuspidaria (Cardiomya) knudseni Allen & Morgan, 1981: 466, figs. 30-31.

Cardiomya knudseni – Scarabino, 2003: 238; Olabarria, 2005: tab 1; Allen, 2008: 79; Allen, 2011: 440; Scarabino *et al.*, 2016: material suplementario, 6; Oliveira *et al.*, 2017: 289.

Material tipo: [*Cuspidaria (Cardiomya) knudseni*] Según Allen & Morgan (1981), el material fue depositado en la colección malacológica de MCZ, sin embargo, luego de una búsqueda intensiva, no se logró encontrar.

Localidad tipo: Exp. *Atlantis II*, estación 262 (38°46'N, 52°17'54''O), 2.440 m.

Descripción: Concha pequeña (hasta 8,1 mm L y 5 mm Al), blanca, frágil; superficie de disco con hasta 30 costillas radiales prominentes, las costillas ligeramente más definidas en lado posterior del disco, débiles en lado anterior; 2-3 costillas débiles en depresión rostral; hasta siete líneas radiales en superficie rostral dorsal; rostro moderadamente largo (~ 1/2 de la longitud de la concha), tubular; margen dorsal posterior recto; margen anterodorsal formando hombro; margen anterior agudo; margen ventral redondeado, crenulado; margen posteroventral con sinuosidad profunda; valva derecha con diente lateral posterior bajo, elongado, base separada del resilífero; valva izquierda edentada; interior nacarado.

Material examinado: MCZ 352388 (36°49'S, 53°15'24''O, 1.661 m) dos fragmentos de valva; MCZ 352389 (38°46'N, 70°06'O, 2.886 m/38°00'N, 71°47'O, 2.864 m [este lote tiene dos estaciones en su etiqueta] un individuo; MNHN-IM-2016-5660 (57°58'60''N, 10°48'O, 2.081 m) un individuo.

Distribución geográfica: Atlántico noroccidental: frente a Bahía de Vizcaya y Portugal. Atlántico nororiental: frente a Washington DC y Nueva Jersey, EEUU (Allen & Morgan, 1981; Olabarria, 2005). Atlántico sudoccidental: frente al Río de la Plata (Allen & Morgan, 1981).

Distribución batimétrica: 1.661 a 3.806 m (Allen & Morgan, 1981).

Observaciones: Oliveira *et al.* (2017) destacaron la fuerte semejanza tanto en la morfología de la concha como en el tamaño entre *C. knudseni* y *C. perrostrata* (Dall, 1881). También notaron que Allen & Morgan (1981) incluyeron la misma ilustración de *C. abyssicola* Verrill & Bush, 1898 en las listas de sinónimos tanto de *C. knudseni* como de *C. perrostrata*. Oliveira *et al.* (2017) no encontraron los especímenes de *C. knudseni* estudiados por Allen & Morgan (1981) y no pudieron realizar una comparación cercana de la especie. Como consecuencia de todos estos factores, consideraron a *C. knudseni* como *nomen dubium*. Sin embargo, dos lotes del *Atlantis II* fueron ubicados en el MCZ (MCZ 352388 y MCZ 352389) y el

material estudiado permitió una mejor comparación de *C. knudseni* con otras especies de *Cardiomya*, aunque algunas características de la descripción original, como 30 costillas radiales, nácar en el interior y resílifero triangular, no pudieron ser verificadas ya que faltaban en el material inspeccionado. MCZ 352389 contiene un espécimen con su concha casi destruida excepto por el rostro, que no parece ser tan largo o en forma de tubo como en la ilustración original. Además, la etiqueta parece indicar cierta ambigüedad en sus coordenadas e identidad, es decir: “Sta. 72 (HH’) myonerid B or sp. 3 of Sta. 64”. Como resultado, este lote no se tuvo en cuenta para el análisis de la especie. Por otro lado, MCZ 352388 (Figura 35B) tiene dos fragmentos de una valva derecha de la estación 239 (Frente al Río de la Plata a 1660–1680 m de profundidad) que coinciden perfectamente con la descripción e ilustración original (Allen & Morgan, 1981: Figura 31) de *C. knudseni*.

Cardiomya perrostrata tiene un diente posterior derecho más fuerte, costillas posteriores más prominentes y un rostro más largo (~3/4 de la longitud de la concha) que *C. knudseni*. Como mencionaron Oliveira *et al.* (2017), la distribución batimétrica de *C. knudseni* y *C. perrostrata* se superpone en un registro, la estación 239 (1661 m), que es MCZ 352388, un espécimen aquí verificado como *C. knudseni*. Allen & Morgan (1981) mencionaron un rango batimétrico entre 1661 y 2886 m; sin embargo, la estación 126, referenciada en la misma obra, alcanzó los 3806 m.

Según Oliver *et al.* (2016), los especímenes identificados como *C. knudseni* de todo el margen atlántico se encuentran dentro del rango de variación morfológica de *C. costellata* (Deshayes, 1835), *C. cadiziana* Huber, 2010 y *C. striata* (Jeffreys, 1876). Sin embargo, *C. knudseni* tiene una región anterior más corta y costillas más débiles que *C. costellata* y *C. striata*. *Cardiomya cadiziana* tiene un rostro mucho más corto y la ornamentación radial anterior es más débil.

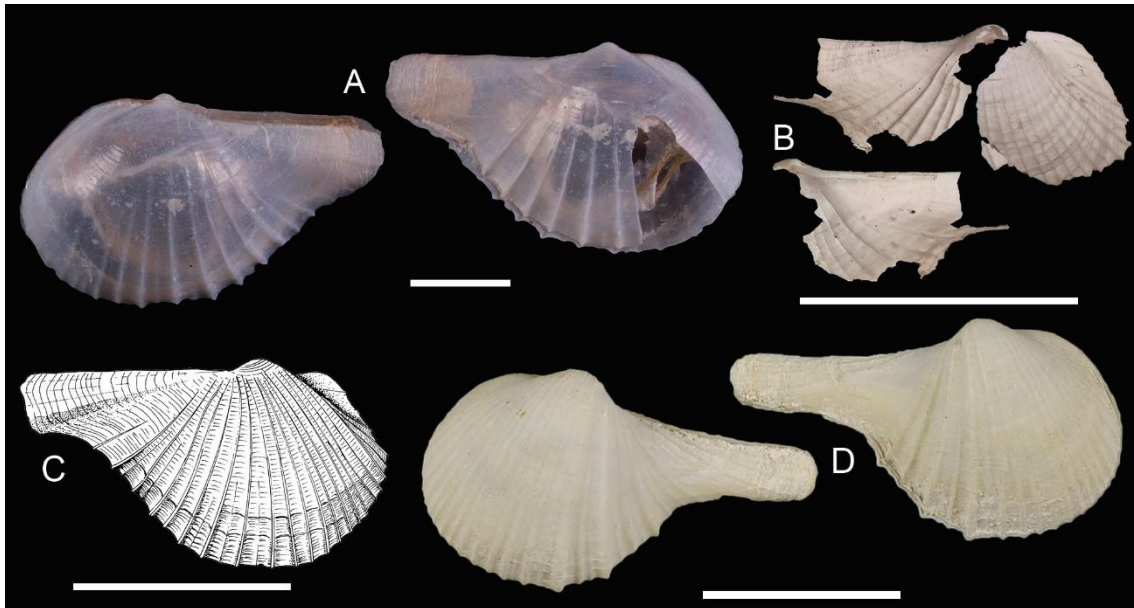


Figura 35 (A-C) *Cardiomya knudseni* Allen & Morgan, 1981. (A) MNHN-IM-2016-5660: vista izquierda y derecha de la concha. (B) MCZ 352388: fragmentos de la valva derecha. (C) Ilustración del material estudiado por Allen & Morgan (1981). (D) *Cardiomya perrostrata* (Dall, 1881): USNM 63119, sintipo, vista izquierda y derecha de la concha. Escala A = 1 mm; B D = 5 mm.

Myonera Dall & E. A. Smith en Dall (1886)

Especie tipo: *Myonera paucistriata* Dall, 1886 por designación original.

Descripción: Cocha subtrigonal; superficie con estrías concéntricas delgadas, muy cercanas entre sí, en algunos casos crestas; charnela edentada; resilífero estrecho, elongado, dirigido posteriormente sobre el margen charnelar, litodesma grande; septo con 4 pares de poros, músculo septal lateral extra.

Myonera paucistriata Dall, 1886

(Figura 36A-E)

Neaera paucistriata Dall, 1885 en Bush, 1885: 473. *nomen nudum*

Myonera paucistriata Dall, 1886 en Dall & E. A. Smith, 1886: 302 – Dall, 1890: 283, lám. 13, fig. 12;; Abbott, 1974: 568; Allen & Morgan, 1981: 473-475; Ríos, 1994: 303; Poutiers & Bernard, 1995: 153, 164; Allen, 2008: 116, 118; Absalão & Oliveira, 2009: 142; Janssen & Krylova, 2014: 70.

Cuspidaria paucistriata – Pelseneer, 1911: 80.

Material tipo: [*Myonera paucistriata*] sintipos: USNM 63197, una valva derecha y una concha; MCZ 8106, dos fragmentos de una valva; MCZ 8107 (no estudiado).

Localidad tipo: [MCZ 8106 y 8107] estaciones 226 y 230, cerca de St. Vincent, 424 y 464 brazas (775 y 849 m); [USNM 63197] estación 43, cerca de Tortugas 339 brazas (620 m).

Descripción: Concha mediana (hasta 9 mm L y 7,5 mm Al), subtrigonal, delgada e inflada; superficie con dos crestas radiales prominentes y posteriores, parten del umbo hacia el borde, cresta anterior con ubicación casi media, posterior coincide con límite entre rostro y disco; superficie entre borde anterior y cresta anterior con alrededor de 15 pliegues concéntricos marcadas, superficie restante lisa con líneas de crecimiento; rostro corto, cónico, comprimido, base amplia, extremo redondeado; umbo central, prominente, prosogiro; margen posterodorsal recto; margen anterodorsal descendiendo con pendiente fuerte; margen anterior arqueado; margen ventral redondeado; margen posteroventral llano interrumpido por puntos de contacto con crestas; charnela edentada en ambas valvas, resilífero adherido al margen charnelar; interior porcelanáceo, con surcos correspondiéndose con pliegues concéntricos y crestas externas. Sensus Allen & Morgan (1981): Músculo septal lateral con fibras musculares paralelas; tentáculos sifonales claviformes; palpos labiales tipo 1.

Material examinado: USNM 193041 (25°40'N, 80°00'O, 353 m), dos valvas; MCZ 352422 (Bermuda, 1.700 m), dos valvas; MCZ 366570 (33°35'20"N, 76°00'O, 1.183 m), un individuo; MCZ 349123 (32°16'30"N, 64°42'30"), una valva; USNM 330866 (36°42'S, 56°22'48"O, 21 m), dos valvas.

Distribución geográfica: Atlántico noroccidental: frente a Massachusetts hasta Islas del Caribe (Dall, 1881; Abbott, 1974; Allen & Morgan, 1981); frente a Surinam (Allen, 2008). Atlántico nororiental: Bahía de Vizcaya (Allen & Morgan, 1981). Atlántico sudoccidental: frente a la Cuenca de Campos, Río de Janeiro (Absalão & Oliveira, 2009) y Río de la Plata (Allen & Morgan, 1981); costa de Buenos Aires, Argentina (USNM 330866, ver en observaciones).

Distribución batimétrica: [21m (USNM 330866)] 373 m (Abbott, 1974) a 3.806 m (Allen, 2008)

Observaciones: Dall (en Bush, 1885) identificó tres especímenes como *Neaera paucistriata* sin descripción, por lo que este nombre es *nomen nudum*. Dall (1886) lo citó

nuevamente, esta vez aportando una descripción y lo asignó al género *Myonera*, dándole validez al nombre. Dall (1886) también resaltó la gran similitud de *Myonera paucistriata* con *Tropidomya abbreviata* (Forbes, 1843), sin embargo, diferenció a *M. paucistriata* por su mayor tamaño, su ornamentación más pronunciada, dos crestas posteriores, en vez de una, y carecer de dentición. El mismo autor también comparó *M. paucistriata* con *Myonera angularis* Jeffreys, 1876, y *Cuspidaria undata* Verrill, 1984. No obstante, *M. paucistriata* posee crestas ubicadas aún más posteriormente que *M. angularis* (USNM 63957 y 63966) y es más grande que *C. undata*. A su vez, el holotipo de *Cuspidaria undata* (USNM 35256) no cuenta con ninguna cresta posterior y, según su descripción original, posee un diente lateral posterior.

Allen & Morgan (1981) señalan dos sinónimos junior: *M. bicarinata* E. A. Smith, 1896 y *M. dispar* Dall, Bartsch & Rehder, 1938 (USNM 110752). Sin bien la semejanza entre estas tres especies es notoria, se las mantendrá separadas hasta realizar un análisis más detallado y debido a las grandes distancias geográficas entre ellas: *M. dispar* del Pacífico Norte (Hawaii), *M. bicarinata* del Índico (Malabar), y *M. paucistriata* del Atlántico.

Myonera paucistriata fue registrada en el área de estudio (Allen & Morgan, 1981; Allen, 2008), no obstante, solo se logró ubicar un lote de esta especie con material de esta región, (MCZ 352421, Figura 36B), cuyo estado de preservación no permite una identificación certera. Este ejemplar posee un rostro de extremo redondeado y ornamentación concéntrica en la zona anterior del disco, pero podría tratarse tanto de un ejemplar de *M. paucistriata* como de *Myonera* sp., o incluso *Tropidomya abbreviata*.

Dos valvas de *Myonera paucistriata* (USNM 330866, Figura 36C-D) cerca de Mar del Plata a solo 21 m de profundidad (RV *Albatross*, estación 2764) fueron revisadas. Sin embargo, este registro genera incertidumbre pues la profundidad es demasiado somera para especies comúnmente encontradas a profundidades batiales. Probablemente esto se deba a contaminación de material con estaciones previas, algo ya sugerido para otros ejemplares recolectados en la misma estación por otros autores (Scarabino, 2003; Souza *et al.*, 2020).

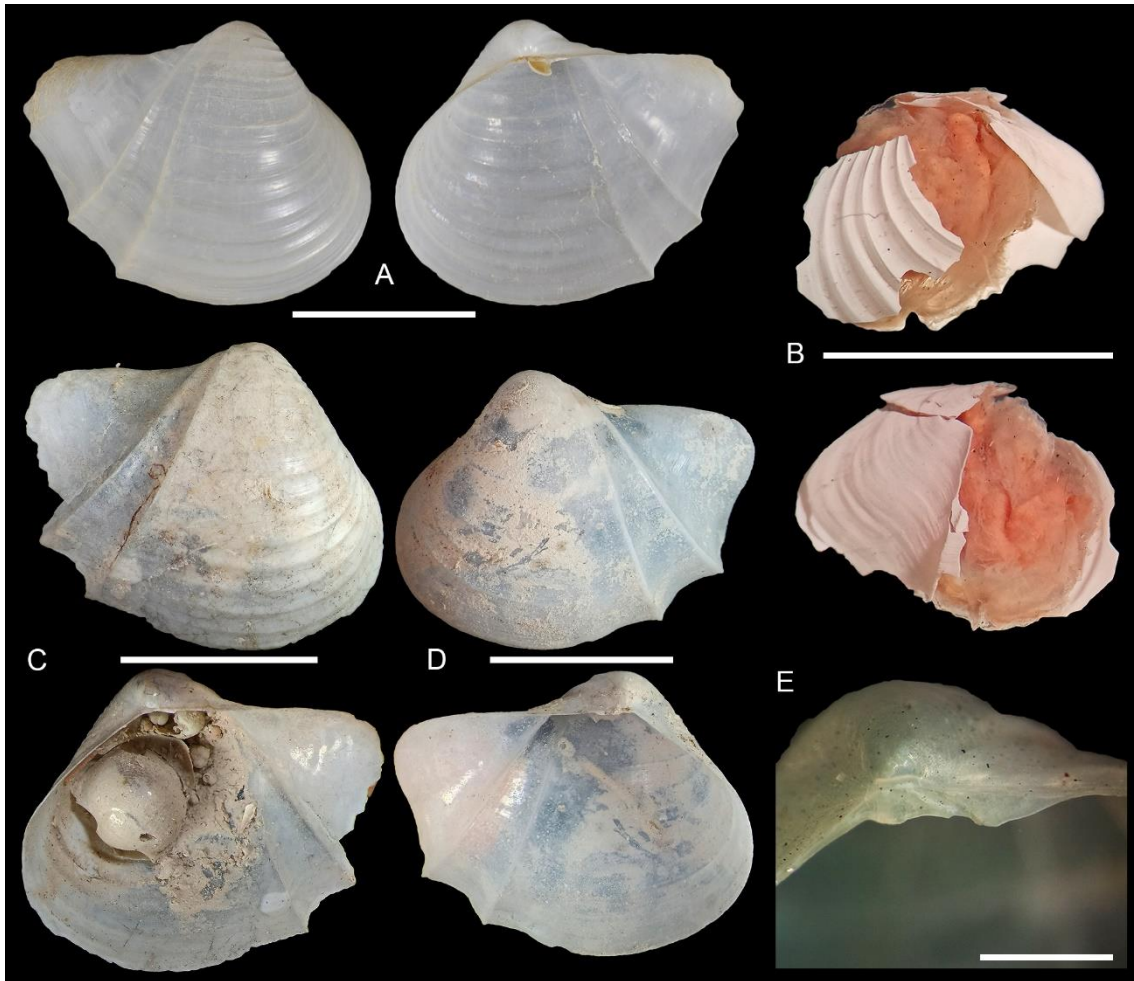


Figura 36 (A-E) *Myonera paucistriata* Dall, 1886. (A) Sintipo USNM 63197: vista externa e interna de valva derecha; (B) ambos lados del espécimen; (C-D) USNM 330866 vista externa e interna de las valvas derecha (C) e izquierda (D); (E) Charnela y resilífero de una valva derecha. Escala: A-D = 5 mm; E = 1 mm.

Myonera alleni Poutiers, 1995

(Figura 37A-B)

Cuspidaria (Myonera) atlantica Allen & Morgan, 1981 non *Cuspidaria (Cuspidaria) atlantica* Allen & Morgan, 1981: 470, figs. 35-36.

Myonera alleni (*nomen nov*) Poutiers, 1995 en Poutiers & Bernard, 1995 pro *Cuspidaria (Myonera) atlantica* Allen & Morgan, 1981: 156; Janssen & Krylova, 2014: 70.

Myonera atlantica - Allen, 2008: 80.

Material tipo: [*Cuspidaria (Myonera) atlantica*] holotipo: USNM 151906, no estudiado.

Descripción: Concha pequeña (hasta 5 mm L y 2,5 mm Al), ovalada, delgada, poco inflada; superficie con hasta 10 estrías concéntricas; cresta rostral desde umbo hasta extremo ventral del rostro; rostro moderadamente largo, tubular; umbo central, prosogiro; margen posterodorsal recto; margen anterodorsal descendiendo con pendiente fuerte inmediatamente posterior al umbo; margen anterior arqueado; margen ventral redondeado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada; charnela edentada en ambas valvas, resilífero adherido al margen charnelar. Sensu Allen & Morgan (1981): Músculo septal lateral con fibras musculares paralelas; tentáculos sifonales claviformes; palpos labiales tipo 1.

Material examinado: MCZ 348002 (37°15'06''S, 52°45'O, 3.343 m) dos individuos en mal estado.

Distribución geográfica: Atlántico Noroccidental: frente a Carolina del Norte (Allen & Morga, 1981). Atlántico Nororiental: Bahía de Vizcaya y noroeste de Escocia (Allen & Morgan, 1981). Atlántico Sudoccidental: frente al Río de la Plata como *Tropidomya abbreviata* (Allen, 2008).

Distribución batimétrica: 1.153 m (Allen, 2008) a 4.680 m (Allen & Morgan, 1981).

Observaciones: Allen & Morgan (1981) establecieron el nombre *Cuspidaria (Myonera) atlantica* en el mismo trabajo donde describen *Cuspidaria (Cuspidaria) atlantica* creando homónimos primarios de acuerdo al Artículo 57.4 del ICZN. Debido a esto, Poutiers (en Poutiers & Bernard, 1995) propone *Myonera alleni* para el primer taxón.

Esta especie fue registrada en la región de estudio (Allen & Morgan, 1981; Allen, 2008), aunque, de estos registros se pudo estudiar solo un lote (MCZ 348016), el cual contenía un ejemplar de otra especie (*Myonera* sp. 1, Figura 38C). Por otro lado, al inspeccionar el material de la región identificado como *T. abbreviata* por Allen (2008), se encontró un lote (MCZ 348002, Figura 37B) con dos ejemplares dañados pero que mostraban una clara semejanza con *Myonera alleni*, es decir, tenía contorno ovalado, con rostro elongado con crestas rostrales y un disco con estrías concéntricas.

Esta especie tiene gran semejanza en contorno y ornamentación con *Myonera lamellifera* (Dall, 1881), sin embargo, *M. alleni* posee una cresta rostral.

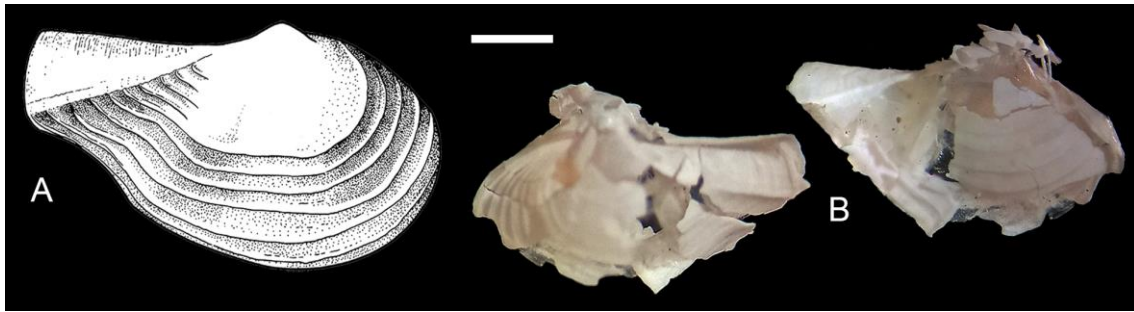


Figura 37 (A-B) *Myonera alleni*. (A) Ilustración de *Cuspidaria (Myonera) atlantica* tomada de Allen & Morgan (1981); (B) MCZ 348002: ambos lados del espécimen. Escala: A-B = 1 mm.

Myonera sp.

(Figura 38A-C)

Descripción: Concha mediana (hasta 8,2 mm L y 6,3 mm Al), subtrigonal, delgada; superficie con cresta radial prominente y posterior, parte del umbo hacia el borde, ubicada poco por delante del límite entre rostro y disco; pliegues concéntricos débiles desde borde anterior hasta cresta radial, superficie restante lisa con líneas de crecimiento; rostro corto, comprimido, base amplia, extremo redondeado; umbo central, prominente, prosogiro; margen posterodorsal recto; margen anterodorsal descendiendo con pendiente fuerte inmediatamente posterior al umbo; margen anterior arqueado; margen ventral redondeado; margen posteroventral llano interrumpido por puntos de contacto con cresta; charnela edentada en ambas valvas, resilífero adherido al margen charnelar; interior porcelanáceo con surcos correspondiéndose con pliegues concéntricos y cresta externa.

Material examinado: MCZ 352415 (22°57'S, 13°05'E, 439 a 481 m), dos valvas; MCZ 361142 (36°49'00''S, 53°15'24''O, 1.661 a 1.679 m), dos valvas y un individuo; MCZ 348016 (36°53'24''S, 53°10'12''O, 2.195 a 2.323 m), dos valvas; MCZ 348018 (36°53'24''S, 53°10'12''O, 2.195 a 2.323 m), un individuo.

Distribución geográfica: Como *Myonera atlantica* frente al Río de la Plata (Allen, 2008) y *Tropidomya abbreviata* (Allen, 2008). Como *Tropidomya abbreviata* frente a Namibia (Allen & Morgan, 1981). Frente a Namibia (MCZ 352415); frente a Río de la Plata (MCZ 361142, MCZ 348016 y MCZ 348018).

Distribución batimétrica: 439 m (Allen & Morgan, 1981) a 2.323 m (MCZ 348018)

Observaciones: Especie muy similar a *Myonera paucistriata* y *Tropidomya abbreviata*. De la primera se diferencia fácilmente por tener una cresta posterior en vez de dos y de la segunda por carecer de diente cardinal.

Los ejemplares que pertenecen a esta especie provienen todos de material estudiado por el Dr. Allen en al menos tres lotes encontrados hasta el momento en la colección MCZ. Estos lotes se encontraban identificados como *Myonera alleni* (MCZ 348016, Figura 38B) y *Tropidomya abbreviata* (MCZ 352415 y MCZ 361142, Figura 38A), pero diferimos. Estos especímenes carecen de diente cardinal, lo que lo diferencia de *T. abbreviata*, y tiene un contorno subtrigonal y un rostro ancho y cónico, diferenciándolo de *Myonera alleni*.

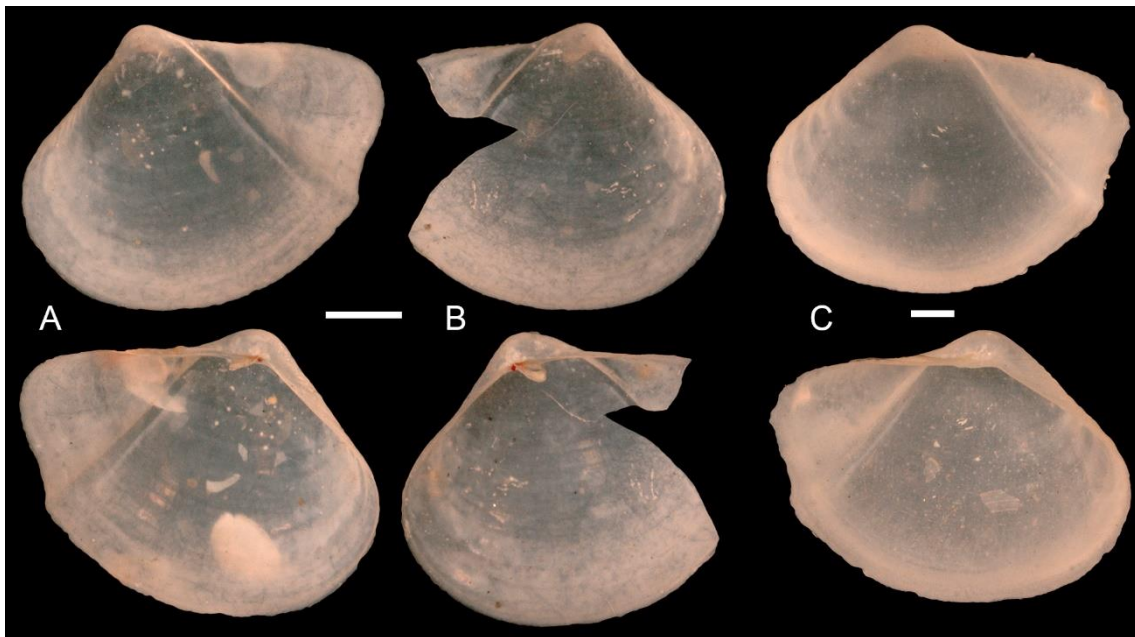


Figura 38 (A-C) *Myonera* sp. 1. (A-B) MCZ 361142: valva izquierda (A) y derecha (B); (C) MCZ 348016: valva izquierda. Escala: A-C = 1 mm.

Tropidomya Dall & E. A. Smith, 1886

Especie tipo: *Neaera abbreviata* Forbes, 1843 por designación original

Descripción: Concha subtrigonal; superficie con ornamentación concéntrica desde zona anterior hasta una o dos crestas radiales posteriores; rostro corto cónico; charnela con diente anterior cardinal diminuto en ambas valvas; resílifero estrecho, elongado dirigido posteriormente sobre el margen charnelar, litodesma grande.

Tropidomya abbreviata (Forbes, 1843)

(Figura 39A-B)

Neaera abbreviata Forbes, 1843: 75.

Cuspidaria (Tropidomya) abbreviata – Dautzenberg, 1891: 612; 1927: 340; Thiele, 1935: 947; Allen & Morgan, 1981: 486, figs. 51-52; Poutiers & Bernard, 1995: 155; Salas, 1996: 76, figs. 129-130.

Tropidomya abbreviata – Allen, 2008: 80; Janssen & Krylova, 2014: 71.

Material tipo: [*Neaera abbreviata*] holotipo: NHMUK 1961116, no estudiado.

Localidad tipo: Mar Egeo

Descripción: Concha mediana (hasta 5 mm L y 4 mm Al), subtrigonal, delgada, inflada; superficie con cresta radial posterior prominente que parte del umbo hacia el borde, cresta ligeramente anterior al límite del rostro y disco; pliegues concéntricos débiles y espaciados entre borde anterior y cresta, superficie restante lisa; rostro comprimido, base amplia, extremo redondeado; umbo central, prominente, prosogiro; margen posterodorsal recto; margen anterodorsal descendiendo con pendiente fuerte inmediatamente posterior al umbo; margen anterior arqueado; margen ventral redondeado, margen posteroventral llano interrumpido por puntos de contacto con cresta; valva derecha con diente cardinal pequeño; valva izquierda edentada; interior porcelanáceo, con surcos correspondiéndose con los pliegues concéntricos y crestas externas. Ssensu Allen & Morgan (1981): Septo con cinco pares de poros septales; músculo lateral septal con fibras paralelas; tentáculos sifonales claviformes; palpos labiales tipo 1.

Material examinado: NMW 1955.158.01928, cinco valvas; USNM 171989 (Exp. *Porcupine* 1869, estación 4, 459 m) tres valvas derechas.

Distribución geográfica: Atlántico Nororiental: Frente a Escocia hasta Islas Canarias (Allen & Morgan, 1981; Allen, 2008). Mediterráneo: Mar Egeo (Forbes, 1943). Atlántico Noroccidental: Frente a Massachusetts y Guyana (Allen, 2008). Atlántico sudoccidental: Frente al Río de la Plata (Allen 2008)

Distribución batimétrica: 55 m (Poutiers & Bernard, 1995) a 3.868 m (Allen, 2008)

Observaciones: Allen (2008) registró esta especie en la región de estudio. En la colección de MCZ se encontraron dos lotes con material de las estaciones registradas (MCZ 361142 y MCZ 348002) pero ambos contaban con especímenes que pertenecen al género *Myonera*, uno a la especie *Myonera alleni* y otro *Myonera sp.* No se encontró ningún lote que valide el registro de la especie en la región de estudio.

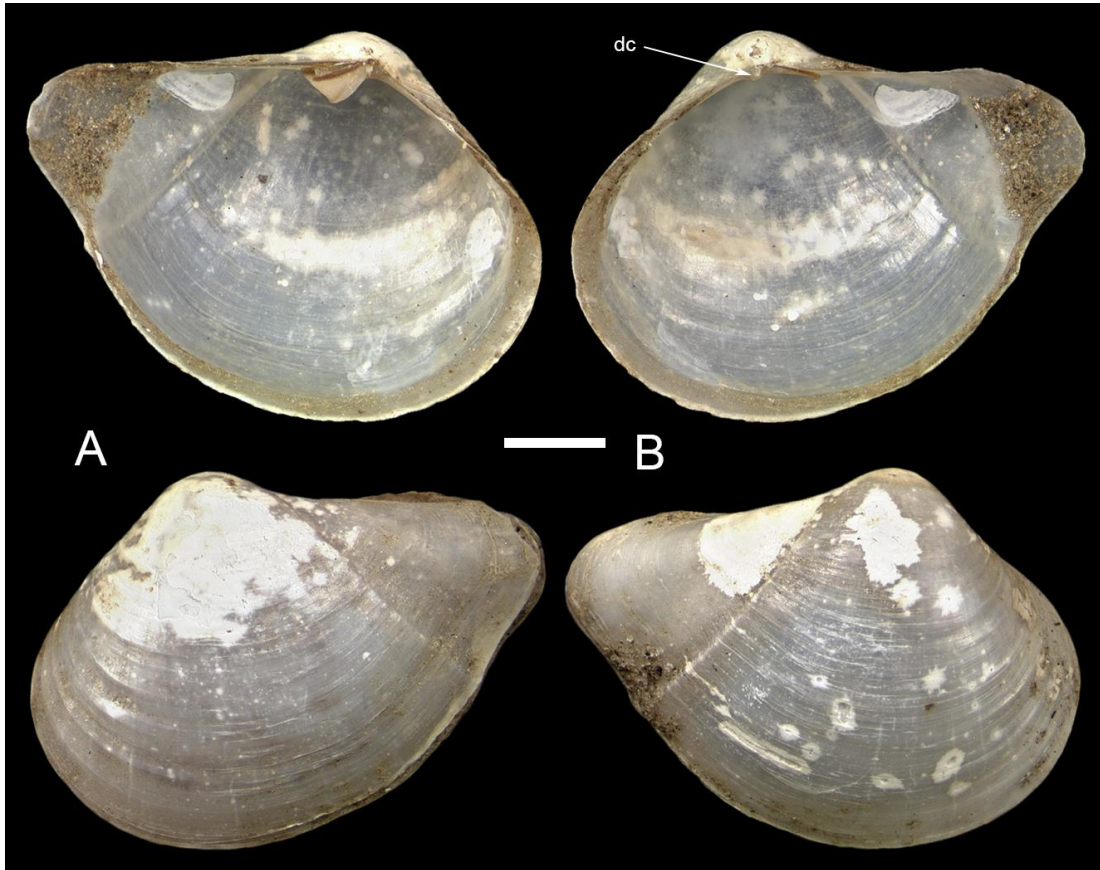


Figura 39 (A-B) *Tropidomya abbreviata*. (A-B) NMW 1955.158.01928: ambos lados de la valva izquierda (A) y derecha (B). dc: diente cardinal. Escala: A-B = 1 mm.

Rhinoclama Dall & E. A. Smith en Dall, 1886

Especie tipo: *Cuspidaria (Rhinoclama) adamsi* (Morgan & Heppell en Allen & Morgan, 1981) designado por la Opinión 1376 (ICZN, 1986).

Descripción: Superficie con estrías concéntricas finas, cercanas entre sí; rostro con dos crestas radiales; charnela derecha con diente lateral posterior y anterior triangulares.

Rhinoclama notabilis (Jeffreys, 1876)

(Figura 40A-C)

Neaera notabilis Jeffreys, 1876: 497.

Neaera filocarinata E. A. Smith, 1885: 44, lám. 10, figs. 5-5b.

Leiomya (Rhinoclama) notabilis — Dall, 1886: 300.

Cuspidaria filocarinata — Locard, 1898: 177; Clarke, 1962: 71.

Cuspidaria testai Knudsen, 1970: 154, fig. 112, lám. 16, fig. 13.

Cuspidaria (Rhinoclama) notabilis — Allen & Morgan, 1981: 481, figs. 46–48; Poutiers & Bernard, 1995: 149.

Rhinoclama notabilis — Allen, 2008: 80; Janssen & Krylova, 2014: 70.

Material tipo: [*Neaera notabilis*] sintipo: USNM 63962, dos valvas; [*Neaera filocarinata*] holotipo por monotipia: NHMUK 1887.2.9.2415, no estudiado; [*Cuspidaria testai*] Holotipo por designación original, MOM (Musée Océanographique de Monaco) una valva derecha.

Localidad tipo: [*Neaera notabilis*] Exp. *Porcupine*, estación 12 (56°10'48''N, 37°40'48''O), 1.450 brazas (2.652 m); [*Neaera filocarinata*] HMS *Challenger*, estación 98 (frente Ginea), 1.750 brazas (3.200 m); [*Cuspidaria testai*] Exp. *Monaco*, estación 2964, 46°17'30''N, 50°42'O, 4.380 m.

Descripción: Concha pequeña (hasta 8 mm L y 5 mm Al), globular, inflada; superficie con 30-40 estrías concéntricas muy cercanas entre sí; dos crestas rostrales partiendo del umbo, dorsal casi paralela al margen posterodorsal terminando en esquina posterodorsal del rostro, ventral terminando en esquina posteroventral; rostro cónico, corto, base amplia; umbo grande, central, prosogiro, prominente; margen posterodorsal recto; margen anterodorsal descendiendo con pendiente fuerte inmediatamente posterior al umbo; margen anterior arqueado; margen ventral redondeado; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada a profunda; valva derecha con dientes laterales posterior y anterior triangulares, elongados; valva izquierda edentada; interior porcelanáceo con surcos que corresponden a ornamentación externa. Sensus Allen & Morgan (1981): Septo con cuatro pares de poros

septales; músculo lateral septal con fibras musculares congregándose en dos puntos de inserción; tentáculos sifonales festoneados; palpos labiales tipo 2.

Material examinado: USNM 330869 (36°42'S, 56°22'48''O, 21 m) dos valvas.

Distribución geográfica: Atlántico Noroccidental: Groenlandia (Jeffreys, 1876); frente a la Isla Terranova como *Cuspidaria testai* (Knudsen, 1970); frente a Connecticut y Massachusetts, EEUU (Allen, 2008). Atlántico Nororiental: Bahía de Vizcaya (Allen, 2008); frente a Sierra Leona como *Neaera filocarinata* (E. A. Smith, 1885). Atlántico Sudoccidental: frente al Río de la Plata y Pará (Brasil) (Allen, 2008); costa de Buenos Aires, Argentina (USNM 33086, ver Observaciones)

Distribución batimétrica: [21 m USNM 33086] 1.100 a 4.734 m (Allen & Morgan, 1981)

Observaciones: Allen & Morgan (1981) sinonimizan *R. notabilis* con *C. filocarinata* E. A. Smith, 1885 y *C. testai* Knudsen, 1970. Si bien el material tipo de *C. filocarinata* no pudo ser estudiado, su descripción original, se corresponden con la de *R. notabilis*. Esto también se da en el caso de *C. testai*, tanto con su descripción como con la fotografía de su holotipo (Knudsen, 1970: lám. 16, fig. 13).

Allen (2008) registró 127 ejemplares de *Rhinoclama notabilis* para el área de estudio. Al revisar el lote depositado (MCZ 353528) se encontraron 4 ejemplares, todos *C. kerguelensis*. Consecuentemente, ya que no pudo estudiarse la totalidad de los 127 ejemplares mencionados por Allen (2008), el registro no puede ser refutado completamente, aunque sí puesto en duda.

Por otro lado, se encontró una valva identificada como *R. notabilis* en la colección USNM (USNM 330869, Figura 40C) recolectado en la misma estación de o las dos valvas de *Myonera paucistriata* mencionadas previamente (USNM 330866), frente a la costa de Mar del Plata a solo 21 m de profundidad. Al igual que con el registro de *M. paucistriata*, la ubicación es muy extraña, al ser tan somero para especies comúnmente encontradas en profundidades batiales, por lo que se cree se deben a contaminación entre estaciones (Scarabino, 2003; Souza *et al.*, 2020).

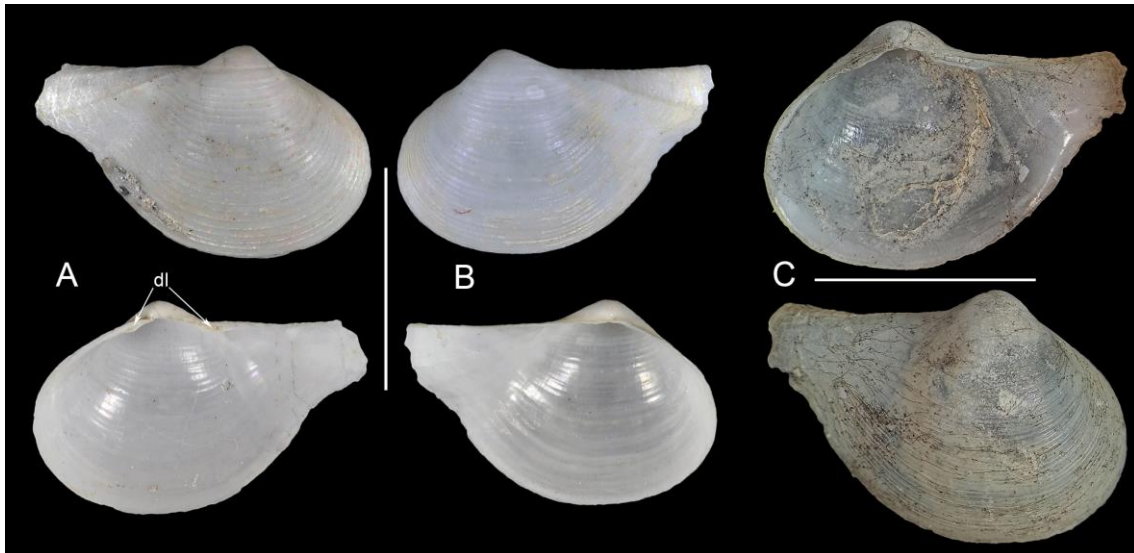


Figura 40 (A-C) *Rhinoclama notabilis* (A-B) *Neaera notabilis* sintipos: valvas derecha (A) e izquierda (B); (C) USNM 330869: ambos lados de valva derecha. dl: diente lateral. Escala A-C = 5 mm.

Bathyneera Scarlato & Starobogatov, 1983

Especie tipo: *Cuspidaria hadalis* Knudsen, 1970 por designación original.

Descripción: Concha ovalada; superficie con pliegues concéntricos entre borde anterior y zona media radial, con costillas radiales en superficie restante; rostro comprimido, extremo truncado; charnela edentada; resilífero amplio, dirigido posteriormente sobre margen charnelar, lithodesma; septo con músculo septal lateral extra.

Bathyneera demistriata (Allen & Morgan, 1981)

(Figura 41A-D)

Cuspidaria (Myonera) demistriata Allen & Morgan, 1981: 469, figs. 33-34.

Myonera demistriata – Allen, 2008: 80.

Bathyneera demistriata – Temkin & Strong, 2013: 333, fig. 1B, 3.

Material tipo: [*Cuspidaria (Myonera) demistriata*] holotipo: MCZ 281308 una valva derecha.

Localidad tipo: [*Cuspidaria (Myonera) demistriata*] Atlantis II, estación 256 (37°40.9'S, 52°19.3'O, 3.906 m).

Material examinado: MCZ 347976 (38°33'N, 68°31'60''O, 3.753 m) un individuo.

Distribución geográfica: Frente a EEUU entre Nueva Jersey y Carolina del Sur, y Río de la Plata (Allen & Morgan, 1981).

Distribución batimétrica: 1.135 a 3.917 m (Allen & Morgan, 1981).

Descripción: Concha pequeña (hasta 9 mm L y 5,5 mm Al), ovalada, delgada, semitransparente; superficie con 8-10 costillas radiales entre región media y posterior del disco (aumento gradual de prominencia hacia la región posterior); aproximadamente 6 líneas radiales en superficie rostral dorsal; depresión rostral con 4-5 estrías radiales; 11-15 pliegues concéntricos en región anterior; rostro corto, tubular, extremo redondeado;; umbo grande, central, prosogiro; margen posterodorsal recto a fuertemente curvado; margen anterodorsal fuertemente descendente; margen anterior arqueado; margen ventral redondeado, crenulado posteriormente; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada a llana; charnela de ambas valvas edentada; interior iridiscente con surcos correspondiéndose con ornamentación externa. Sensus Allen & Morgan (1981): Cuatro pares de poros septales; músculo lateral septal con fibras paralelas; los tentáculos sifonales son claviformes, red de tubérculos entre tentáculos dorsales; palpos labiales tipo 1.

Observaciones: Allen & Morgan (1981) notaron la similitud entre *B. demistriata* y *Bathyneera hadalis* (Knudsen, 1970), pero los diferenciaron por ser *B. hadalis* menos inflado y tener menor número de estructuras ornamentarias. Si bien el holotipo de *B. hadalis* no pudo ser estudiado, la descripción de Knudsen (1970) se corresponde perfectamente con la de *Bathyneera demistriata*. Incluso las diferencias en el número de costillas radiales son justificadas por Knudsen (1970) al señalar que varían con el crecimiento. Poutiers & Bernard (1995) establecieron la sinonimia entre ambas, no obstante, al igual que en el caso previo de *Myonera paucistriata*, es importante resaltar la gran distancia geográfica entre ambas especies. *Bathyneera demistriata* fue registrada en el Atlántico occidental mientras que *Bathyneera hadalis* en el Mar de Banda (Indonesia). Un análisis más detallado es necesario para corroborar si se trata de la misma especie con una amplia distribución geográfica o dos especies similares.

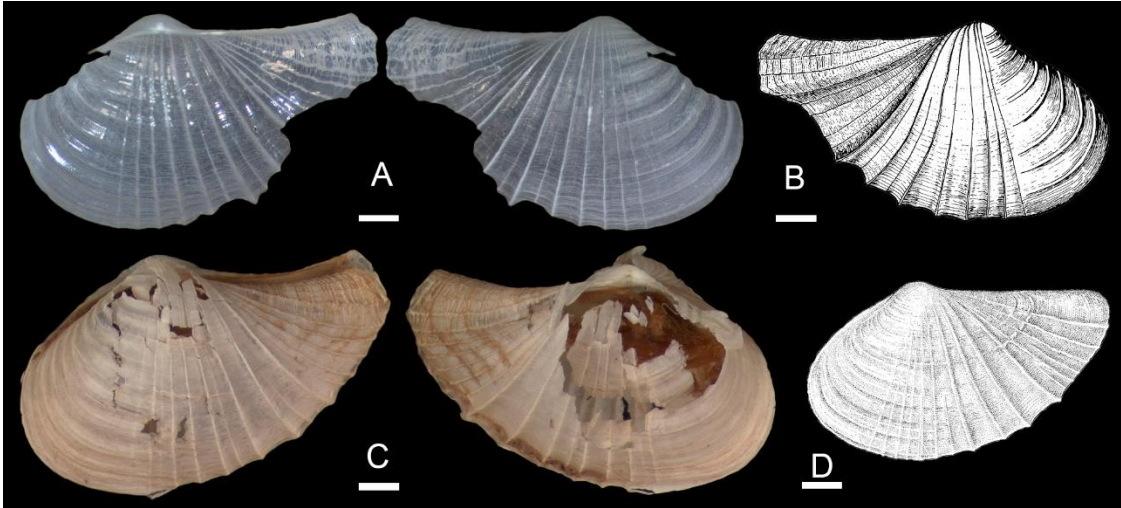


Figura 41 (A-D) *Bathyneera demistriata*. (A) *Myonera demistriata* Holotipo: MCZ 281308, ambos lados de una valva derecha; (B) Ilustración de *Myonera demistriata* tomada de Allen & Morgan (1981); (C) MCZ 347976 ambos lados de un espécimen; (D) Ilustración de *Cuspidaria hadalis* tomada de Knudsen (1970). Escala: A-D = 1 mm.

Protocuspidariidae Scarlato & Starobogatov, 1983

Descripción: Concha de tamaño pequeño (hasta 5 mm L), contorno redondeado, lateralmente comprimido; rostro extremadamente corto, prácticamente inexistente; septo delgado, membranoso (filamentos branquiales aún presentes), con fibras musculares no estriadas, desprovisto de anclaje muscular a la concha; cuenta con número variable de tentáculos sifonales y poros septales, los palpos labiales posteriores desarrollados en forma de copa (palpos labiales tipo 3).

Protocuspidaria Allen & Morgan, 1981

Especie tipo: *Protocuspidaria verity* Allen & Morgan, 1981 por designación original

Descripción: Concha pequeña; superficie con numerosas estrías irregulares, más notorias hacia el margen ventral y rostro; rostro corto, truncado; umbo pequeño, subcentral, desplazado anteriormente; margen anterior redondeado; margen posterodorsal sutilmente curvado; margen posteroventral variable; charnela edentada o con diente lateral anterior en una o ambas valvas; resílifero pequeño, central; sifones con 7 tentáculos sifonales, 3 dorsales al exhalante y 4 lateroventrales al inhalante.

Protocuspidaria verity Allen & Morgan, 1981

(Figura 42A-E)

Protocuspidaria verity Allen & Morgan, 1981: 496-497 figs. 61-62; Poutiers & Bernard, 1995: 147; Krylova 1995: 31; Allen, 2008: 79; Absalão & Oliveira, 2009: 151-152, figs. 4F-I.

Material tipo: [*Protocuspidaria verity*] holotipo: MCZ Malacology 281313, una valva derecha.

Localidad tipo: *Atlantis II*, estación 167, 07°58'S, 34°17'O a 07°50'S, 34°17'O, entre 943 y 1.007 m.

Descripción: Concha pequeña (hasta 3 mm L y 2,5 mm Al), circular; superficie con estrías irregulares, pequeñas; rostro corto, base amplia, extremo truncado; umbo pequeño, subcentral, ligeramente desplazado anteriormente, prosogiro, prominente; margen posterodorsal recto; margen anterodorsal formando hombro; margen anterior redondeado; margen ventral redondeados; margen posteroventral con sinuosidad poco marcada a llano; valva derecha con diente lateral anterior; valva izquierda edentada.

Material examinado: MCZ 353676 (08°03'S, 34°23'O, 827 m) un individuo; MCZ 353677 (36°05,2'S, 52°17,9'O, 2.440-2.480 m) un individuo dañado; USNM 896922 (61°45'S, 61°13'48''O, 4.758 m) cinco individuos.

Distribución geográfica: Atlántico Noroccidental: Carolina del Norte y Surinam (Allen & Morgan, 1981); frente a Canadá (Allen, 2008). Atlántico Nororiental: frente a Bahía de Vizcaya, Islas Canarias y Guinea (Allen & Morgan, 1981); frente a Sierra Leona (Allen, 2008). Atlántico Sudoccidental: frente a Brasil (Allen, 2008); frente al Río de la Plata (Allen & Morgan, 1981); Islas Shetland del Sur, 4.758 m (USNM 896922).

Distribución batimétrica: 750 m (Absalão & Oliveira, 2011) a 4.758 m (USNM 896922).

Observaciones: Allen & Morgan (1981) registraron la especie para el área de estudio, sin embargo, el único lote (MCZ 353677, Figura 42D) con material de esta zona contenía un ejemplar mal preservado. Por otro lado, se encontró en la colección de USNM un lote proveniente de las Islas Shetland del Sur (USNM 896922, Figura 42C) con ejemplares que parecen pertenecer a esta especie, incluso tienen un gran parecido a una de las ilustraciones de los autores (Figura 42B).

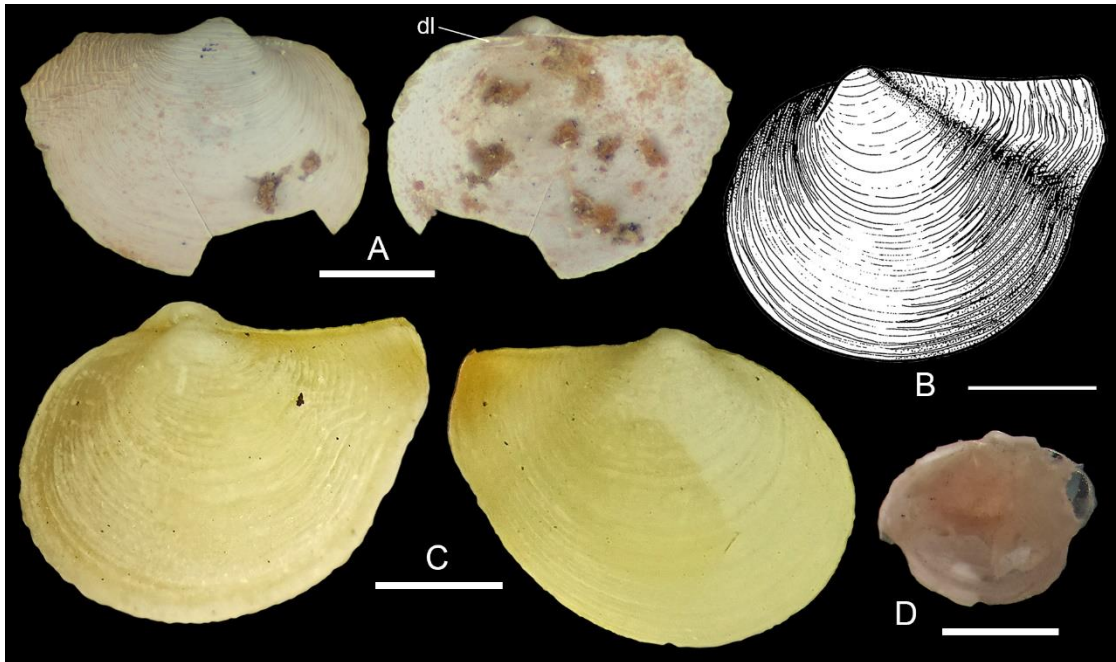


Figura 42 (A-D) *Protocuspidaria verity* (A) Holotipo: MCZ 281313, ambos lados de una valva derecha; (B) Ilustración de Allen & Morgan (1981); (C) USNM 896922, ambos lados de un individuo; (D) MCZ 353677. dl: diente lateral. Escala: A-D = 1 mm.

Protocuspidaria cf. atlantica Allen & Morgan, 1981

(Figura 43A-D)

Protocuspidaria atlantica Absalão & Oliveira, 2009 (non Allen & Morgan, 1981): 152, fig. 5A-F.

Descripción: Concha pequeña (hasta 5 mm L y 4 mm Al) ovalada, semitraslúcida; superficie con estrías irregulares, pequeñas; restos de periostraco; rostro moderadamente largo, cónico, truncado; umbo subcentral, desplazado anteriormente, prosogiro, pequeño, prominente; margen posterodorsal sutilmente curvado; margen anterodorsal suavemente descendente; margen anterior redondeado; margen ventral ampliamente curvado; margen posteroventral llano; ambas valvas con un diente lateral anterior; interior porcelanáceo.

Material examinado: MCZ 361082 (37°40'54''S, 53°19'18''O, 3.906-3.917 m) un individuo.

Distribución geográfica: Cuenca de Campos, frente a Río de Janeiro como *Protocuspidaria atlantica* (Absalão & Oliveira, 2009). Frente al Río de la Plata (MCZ 361082)

Distribución batimétrica: 900 m (Absalão & Oliveira, 2009) a 3.917 m (MCZ 361082).

Observaciones: En la colección del MCZ se encontró un ejemplar (MCZ 361082) proveniente de la estación 256 de *Atlantis II*. Probablemente este ejemplar sea *Protocuspidaria* sp. 256 mencionado por Allen (2008).

Absalão & Oliveira (2009) identificaron valvas de contorno y charnela similares como *P. atlantica* (Allen & Morgan, 1981). Tanto estos ejemplares como MCZ 361082 (Figura 43A-B,D) difieren respecto al holotipo (MCZ 281314, Figura 43E) y la ilustración original de *P. atlantica*. El holotipo cuenta con un rostro mucho más corto, amplio y truncado y un extremo anterior corto, mientras que en estos ejemplares el rostro es moderadamente largo, cónico y de extremo redondeado, y el extremo anterior es más alargado. Debido a los distintos tamaños de los ejemplares estudiados respecto al holotipo de *P. atlantica* (MCZ 281314, holotipo, Figura 43E) dos valvas, es posible que las diferencias de contorno mencionadas se deban a crecimiento. Si bien Absalão & Oliveira (2009) señalan que la especie cuenta con una gran variedad de contornos y resaltan que la característica diagnóstica que todos cumplen es la presencia de un diente lateral anterior en cada valva, es necesaria la comparación de más especímenes (en especial de menor tamaño) para llevar a cabo una identificación concluyente. En consecuencia, se ha decidido identificar a los especímenes como *Protocuspidaria* cf. *atlantica* hasta que se realice una comparación más exhaustiva.

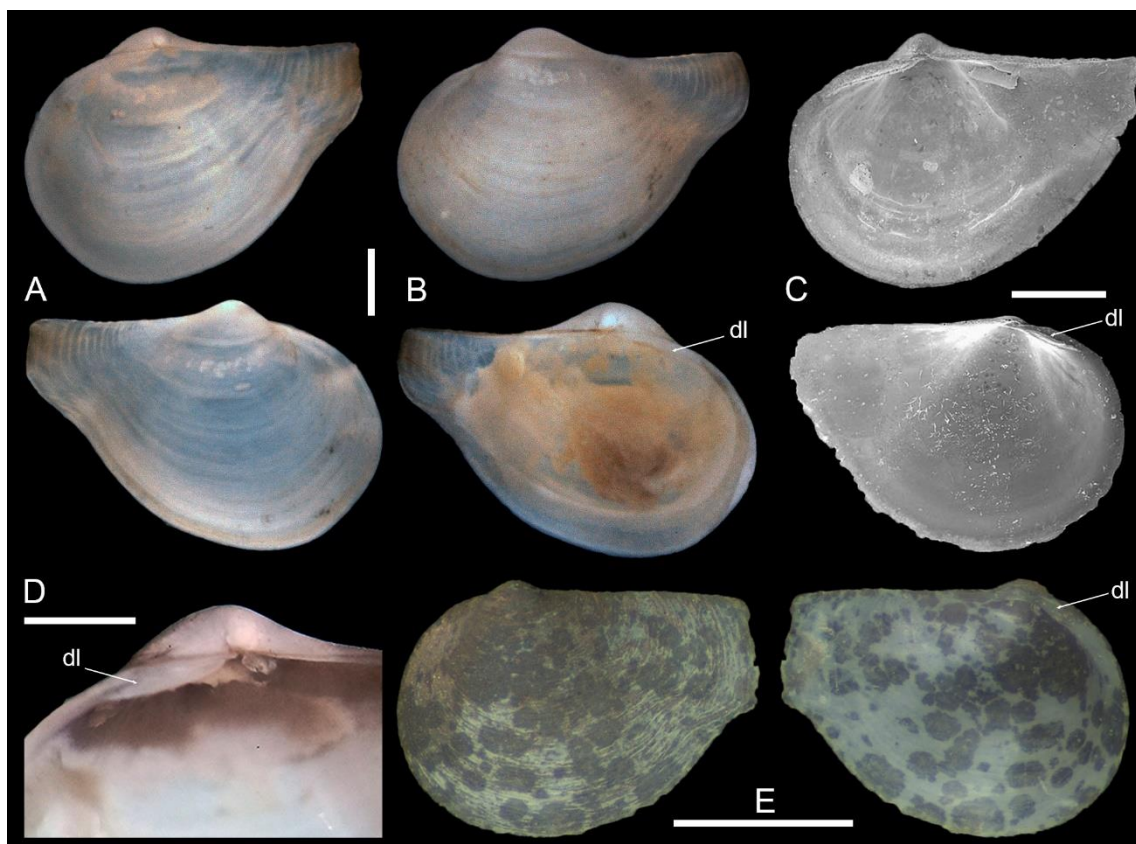


Figura 43 (A-D) *Protocuspidaria* cf. *atlantica* (A-B, D) MCZ 361082: ambos lados de las valvas derecha (A) e izquierda (B), y la charnela de la valva derecha (D). (C) *Protocuspidaria atlantica* sensu Absalão & Oliveira (2011). (E)

Protocuspidaria atlantica. Holotipo: MCZ 281314, ambos lados de la valva izquierda. dl: diente lateral. Escala: A-E = 1 mm.

Anatomía de *Cuspidaria* y *Cardiomya* mediante MicroCT

La siguiente descripción de las partes blandas se basa en la información tomada de los especímenes de *Cuspidaria platensis*, *C. infelix*, *C. infirma*, *C. kerguelensis*, *Cardiomya cleryana* y *Cardiomya fragilissima*, así como de la bibliografía de autores previos (Gröbben, 1892; Yonge, 1928; Allen & Morgan, 1981; Morton, 2015; Machado *et al.*, 2016; 2019).

Cuspidaria

Debido a la fusión de los lóbulos del manto internos y medios, el cuerpo está completamente sellado excepto por dos aberturas sifonales y una abertura pedal. La abertura pedal se extiende desde el músculo aductor anterior hasta 1/3 del margen ventral, dejando suficiente espacio para que el pie se extienda fuera del cuerpo (Figura 47A). Internamente compartimentado en una cavidad infraseptal y supraseptal por un septo muscular. La cavidad infraseptal se comunica con el exterior a través del sifón inhalante, con un esfínter que regula el tamaño del material capturado (Figura 47C) y la supraseptal lo hace a través del sifón exhalante eversible. Ambas cavidades están conectadas entre sí a través de cuatro pares de poros septales (Figura 45C, Figura 47D, Figura 48A), si bien algunas especies han sido descritas con cinco (*C. cuspidata*) o más (*C. circinata*), que permanecen abiertos cuando el septo está relajado. Los poros septales pueden estar distribuidos equidistantemente (Figura 47D y Figura 48A) o separados en dos pares laterales a la abertura pedal septal y dos posteriores (Figura 45C).

Ambos sifones están encerrados dentro de una vaina sifonal, generada por la fusión de dos pliegues del manto, y separados entre sí mediante una extensión del septo muscular llamada septo intersifonal (Figura 44C-D y Figura 47B). La vaina sifonal contiene haces musculares longitudinales, llamados músculos retractores sifonales, que, cuando se contraen, desplazan a los sifones dentro del rostro (Figura 45A, F). El sifón inhalante es más grande y retráctil, mientras que el exhalante es más pequeño y eversible. Siete tentáculos sifonales tres dorsales al sifón exhalante y cuatro laterales y lateroventrales al inhalante. Los tentáculos pueden ser claviformes (Figura 46B), es decir, delgados y terminando en un extremo agrandado con una fosa conteniendo cilios sensoriales, o anchos y de borde festoneado (Figura 47B y Figura 48C, D), terminando en una gran fosa conteniendo un anillo de cilios bordeándola. En el borde de la vaina sifonal se observan papilas arenofílicas, estructuras características de los Anomalodesmata que secretan una sustancia adherente sobre la superficie, la cual permite adherir partículas externas (Prezant, 1979; Morton, 1987). En el rostro pueden notarse

diversas líneas sinuosas irregulares, llamadas líneas arenofílicas, las cuales representan zonas de bajo relieve con partículas adheridas sobre las cuales se formó la concha.

El septo se encuentra fusionado lateralmente al manto, anteriormente a la boca y pie, y posteriormente al septo intersifonal y al esfínter. El anclaje a la concha se da dorsalmente por dos pares de músculos retractores septales anteriores y posteriores muy desarrollados, y los músculos septales laterales. Los músculos septales anteriores se encuentran asistidos por el músculo longitudinal interno que corre a lo largo de la pared del septo, limitando el área de contacto con el pie y el borde de los poros septales (Figura 45C). Este músculo se une a la concha adyacentemente a los músculos septales anteriores (Figura 47F), aunque en algunos ejemplares el contacto entre ambos músculos es tal que parecen fusionarse (Figura 45E). Los músculos septales laterales están compuestos por fibras musculares que parten de los bordes laterales del septo en dirección vertical a la concha, y están organizadas de dos formas posibles: como una fila continua de fibras musculares paralelas entre sí, ancladas cada una a la concha independientemente (Figura 45C), o bien con fibras anclándose en dos puntos de inserción en cada lado, formando así grupos pares de contorno triangular (Figura 47A, E-F).

El pie es lingüiforme con surco bisal, unido a la concha a través de un par de músculos retractores anteriores y un músculo retractor posterior que se bifurca cerca del sitio de unión en dos ramas laterales que a su vez se bifurcan nuevamente poco antes de anclarse a la concha, aunque una de las ramas es muy delgada y corta, casi inconspicua (Figura 47C). El pie se encuentra dorsalmente fusionado a la masa visceral.

La boca, dirigida ventralmente, tiene forma de embudo y está rodeada por palpos labiales no bien desarrollados (Figura 45B), cuya superficie se encuentra cubierta de cilios. Los palpos varían entre tipo 1, i. e. anteriores con forma de cuerno y posteriores reducidos a almohadillas engrosadas (Figura 45B, C), y tipo 2, i. e. anteriores similares pero posteriores delgados y aún más elongados que los anteriores (Figura 47D y Figura 48A). Los palpos anteriores están fusionados con los lóbulos del manto. Se continúa con un esófago muscular que conduce posterodorsalmente a la pared anterodorsal del estómago (Figura 45B, E). Este último es grande, de paredes gruesas, cuenta con un saco del estilete reducido en el lado ventral derecho, y su interior está cubierto por una cutícula que forma el escudo gástrico en el lado dorsal izquierdo (Figura 44A, Figura 45B, Figura 47E). El estilete cristalino es corto y no llega a chocar contra el escudo gástrico como en otros bivalvos. Inmediatamente anterior al saco del estilete se encuentra la conexión con el intestino, y anterior a este último los dos poros que

conducen a los divertículos digestivos (Figura 45D). El intestino tiene una salida ventral pero luego continúa dorsal y posteriormente hasta llegar al ano cerca del sifón exhalante (Figura 45F). Rodeando al estómago se encuentran anteriormente los divertículos digestivos y posteriormente las gónadas (Figura 45 y Figura 47). La masa visceral está asociada a fibras musculares que se conectan posteriormente al músculo retractor pedal posterior (previo a su bifurcación) y anteriormente a la concha adyacente a los músculos retractores anteriores. En la bibliografía solo se encontró referencia a la musculatura posterior (Machado *et al.*, 2016) y se decidió llamar tanto a estos como a la musculatura anterior observada “músculos viscerales”, ya que su función parece ser la de sujetar la masa visceral a la concha.

El sistema nervioso se encuentra compuesto de 3 pares de ganglios: cerebropleural, visceral y pedal. De estos, se registraron el visceral, ubicado anterior al sifón exhalante y ventral al músculo aductor posterior (Figura 46B y Figura 47B), y el cerebropleural, ubicado entre la boca y el músculo aductor anterior (Figura 45B). El ganglio pedal fue observado por otros autores en el pie cerca del límite con la masa visceral, pero no pudo ser localizado en las muestras.

Las gónadas están compuestas por numerosos folículos y no se observó en ningún ejemplar la presencia de testículos y ovarios al mismo tiempo.

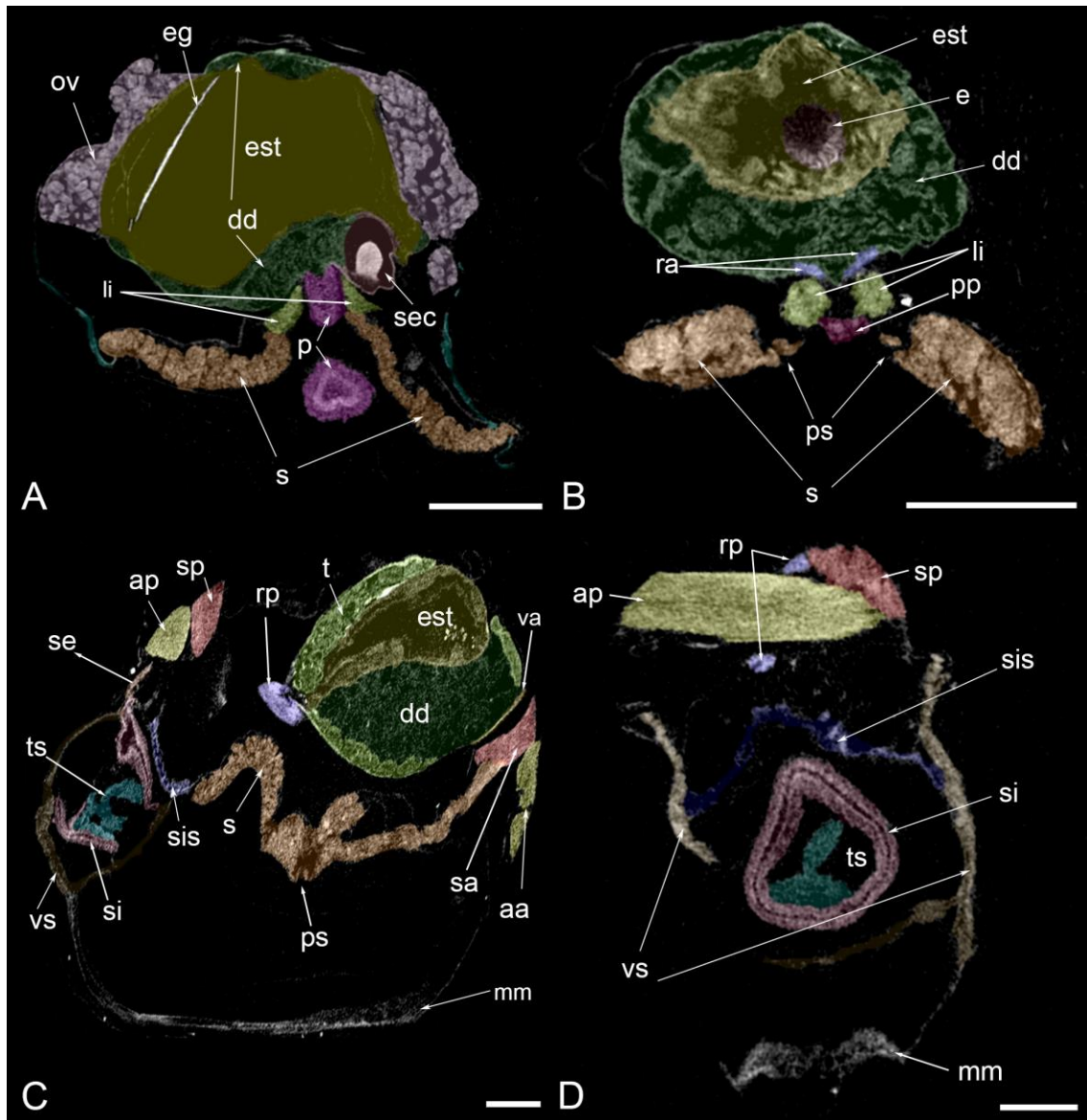


Figura 44 (A-D) Slides generados por el programa DataViewer a partir de un ejemplar de *C. infirma* y *C. infelix*.

Cuspidaria infirma: (A-B) Cortes transversales a la altura del Estilete cristalino (A) y de la unión entre estómago y esófago (B). *Cuspidaria infelix*: (C) Corte sagital de a la altura de un poro septal; (D) Corte transversal a la altura de los sifones. aa: músculo aductor anterior; ap: músculo aductor posterior; dd: divertículos digestivos; e: esófago; eg: escudo gástrico; est: estómago; li: músculo longitudinal interno; mm: margen del manto; ov: ovarios; p: pie; pp: palpo labial posterior; ps: poro septal; ra: músculo retractor pedal anterior; rp: músculo retractor pedal posterior; s: septo; sa: músculo retractor septal anterior; se: sifón exhalante; sec: saco del estilete cristalino; si: sifón inhalante; sis: septo intersifonal; sp: músculo retractor septal posterior; t: testículos; ts: tentáculo sifonal; va: músculo visceral anterior; vs: vaina sifonal. Escala: A-D = 1 mm.

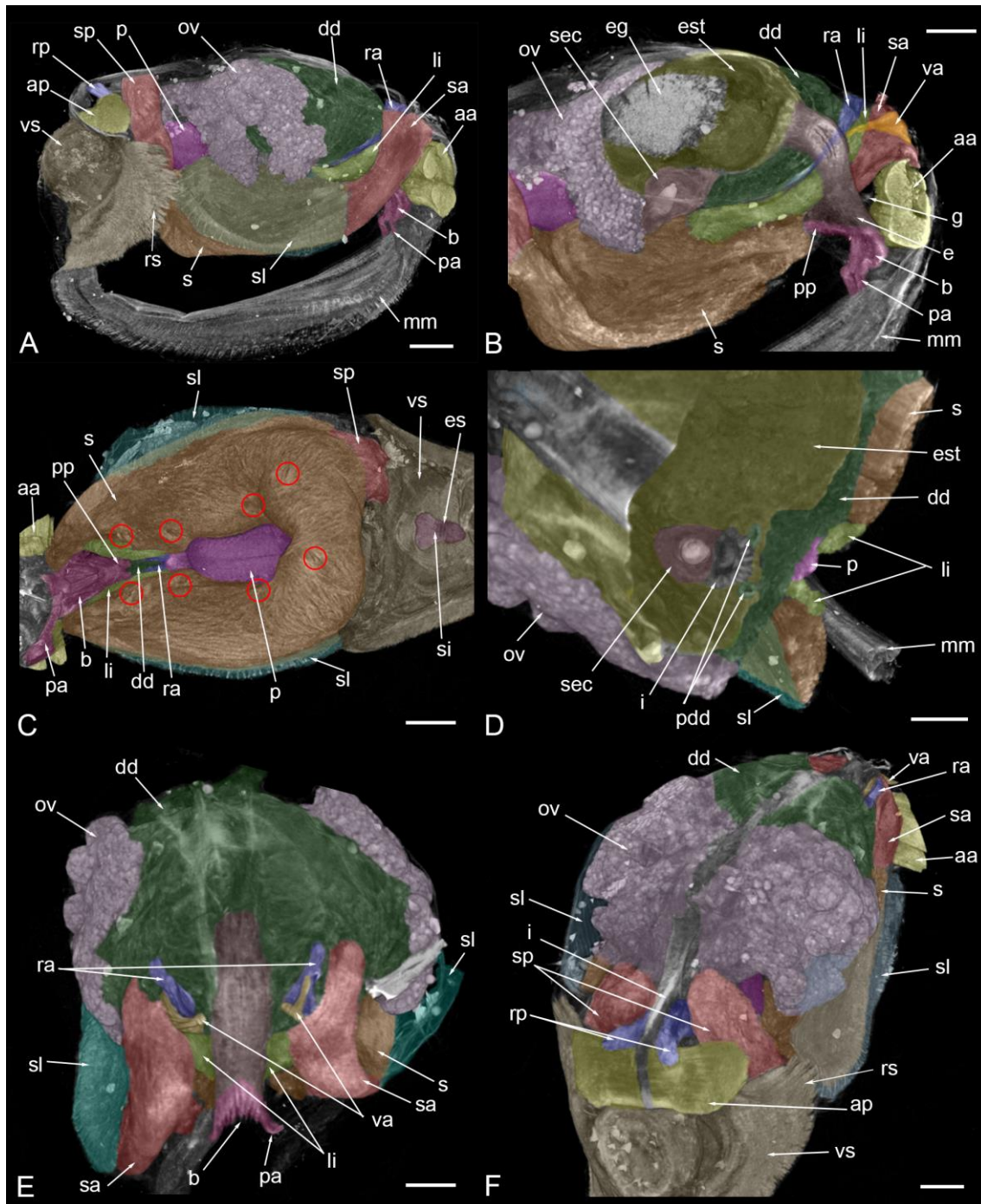


Figura 45 (A-F) Anatomía de *Cuspidaria infirma* mediante MicroCT. (A-B) Vista lateral de un individuo entero (A) y con un corte sagital a la altura del estilete cristalino (B); (C) vista ventral del septo;(D); vista dorsal de un corte transversal a la altura de los poros de los divertículos digestivos; (E) vista anterior con un corte transversal removiendo el músculo aductor anterior y lóbulos del manto; (F) vista dorsoposterior de un individuo entero. aa: músculo aductor anterior; ap: músculo aductor posterior; b: boca; dd: divertículos digestivos; e: esófago; eg: escudo gástrico; es: esfínter; est: estómago; g: ganglio; i: intestino; li: músculo longitudinal interno; mm: margen del manto; ov: ovarios; p: pie; pa: palpo labial anterior; pdd: poro de divertículos digestivos; pp: palpo labial posterior; ra: músculo retractor pedal anterior; rp: músculo retractor pedal posterior; rs: músculos retractores sifonales; s: septo; sa: músculo retractor septal anterior; sec: saco del estilete cristalino; si: sifón inhalante; sl: músculo lateral septal; sp: músculo retractor septal posterior; va: músculo visceral anterior; vs: vaina sifonal. Escala: A-F = 1 mm.

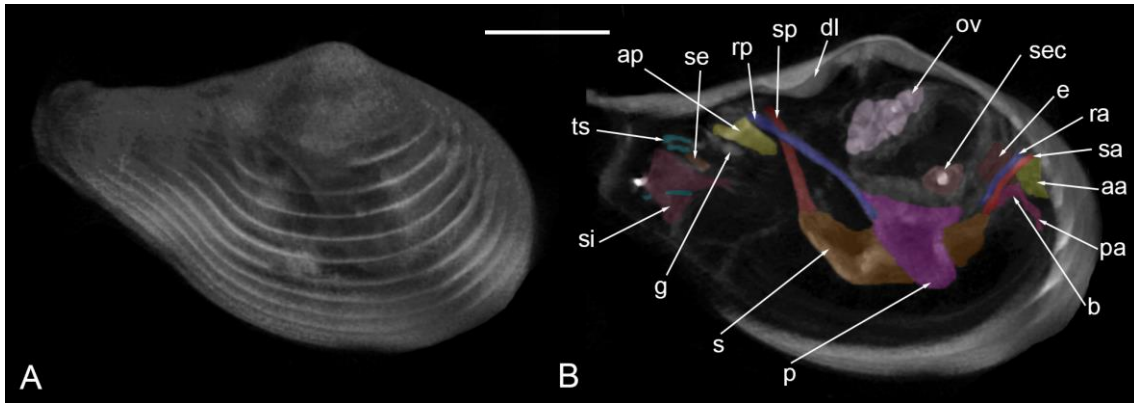


Figura 46 (A-B) Anatomía de *Cuspidaria kerguelensis* mediante MicroCT. (A-B) vista lateral de la valva derecha (A) y de un corte sagital a la altura del estilete cristalino (B). aa: músculo aductor anterior; ap: músculo aductor posterior; b: boca; dl: diente lateral; e: esófago; g: ganglio; ov: ovarios; pa: palpo labial anterior; ra: músculo retractor pedal anterior; rp: músculo retractor pedal posterior; s: septo; sa: músculo retractor septal anterior; se: sifón exhalante; si: sifón inhalante; sp: músculo retractor septal posterior; ts: tentáculo sifonal.

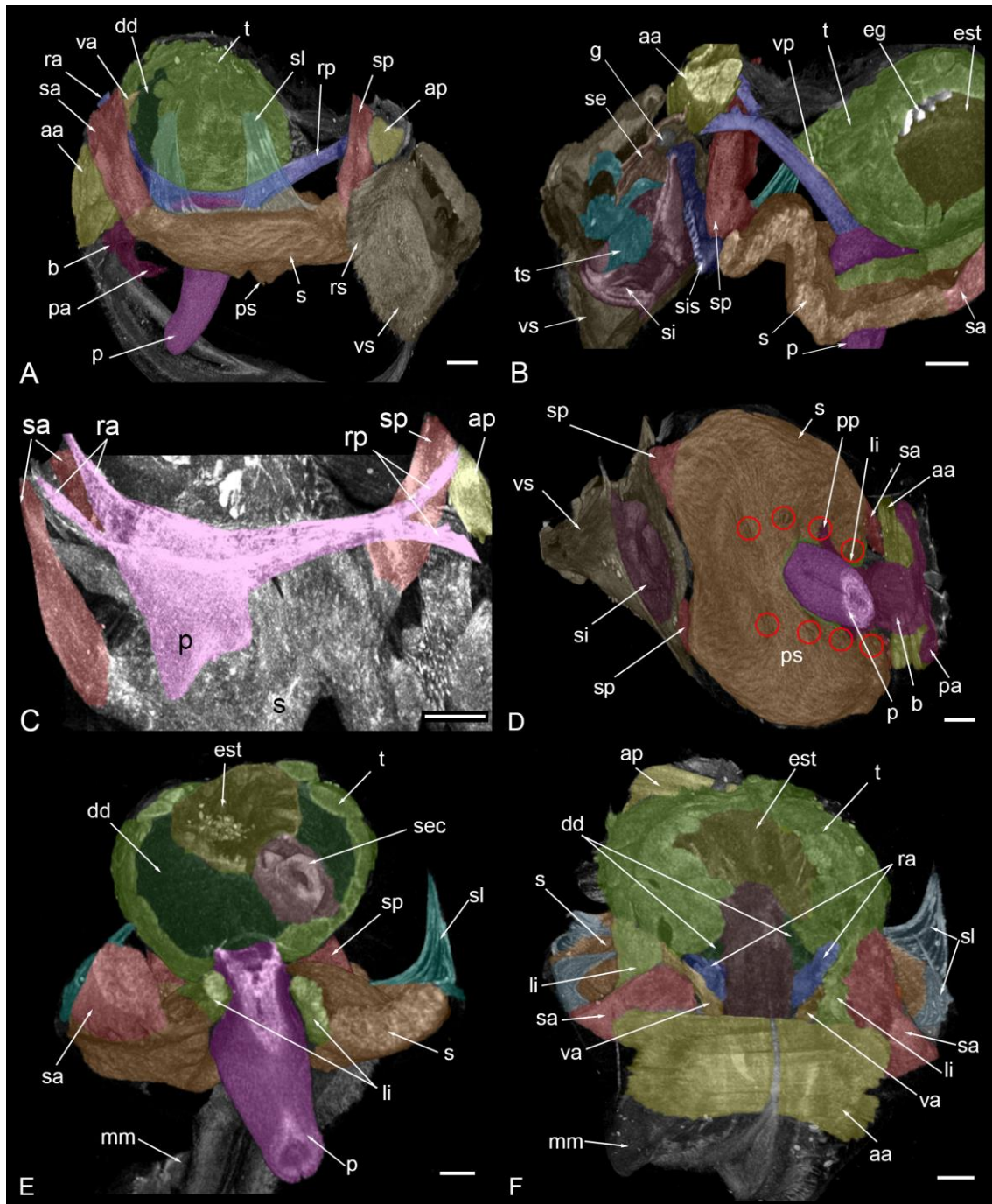


Figura 47 (A-F) Anatomía de *Cuspidaria infelix* mediante MicroCT. (A-B) vista lateral de un individuo entero (A) y un corte sagital a la altura del escudo gástrico (B); (C) vista del pie mediante la visualización MIP; (D) vista ventral del septo; (E) corte transversal a la altura del estilete cristalino; (F) vista anterior de un individuo entero. aa: músculo aductor anterior; ap: músculo aductor posterior; b: boca; dd: divertículos digestivos; eg: escudo gástrico; es: esfínter; est: estómago; g: ganglio; li: músculo longitudinal interno; mm: margen del manto; p: pie; pa: palpo labial anterior; pp: palpo labial posterior; ps: poro septal; ra: músculo retractor pedal anterior; rp: músculo retractor pedal posterior; rs: retractor sifonal; s: septo; sa: músculo retractor septal anterior; se: sifón exhalante; sec: saco del estilete cristalino; si: sifón inhalante; sis: septo intersifonal; sl: músculo lateral septal; sle: músculo lateral septal extra; sp: músculo retractor septal posterior; t: testículos; va: músculo visceral anterior; vs: vaina sifonal. Escala: A-F = 1 mm

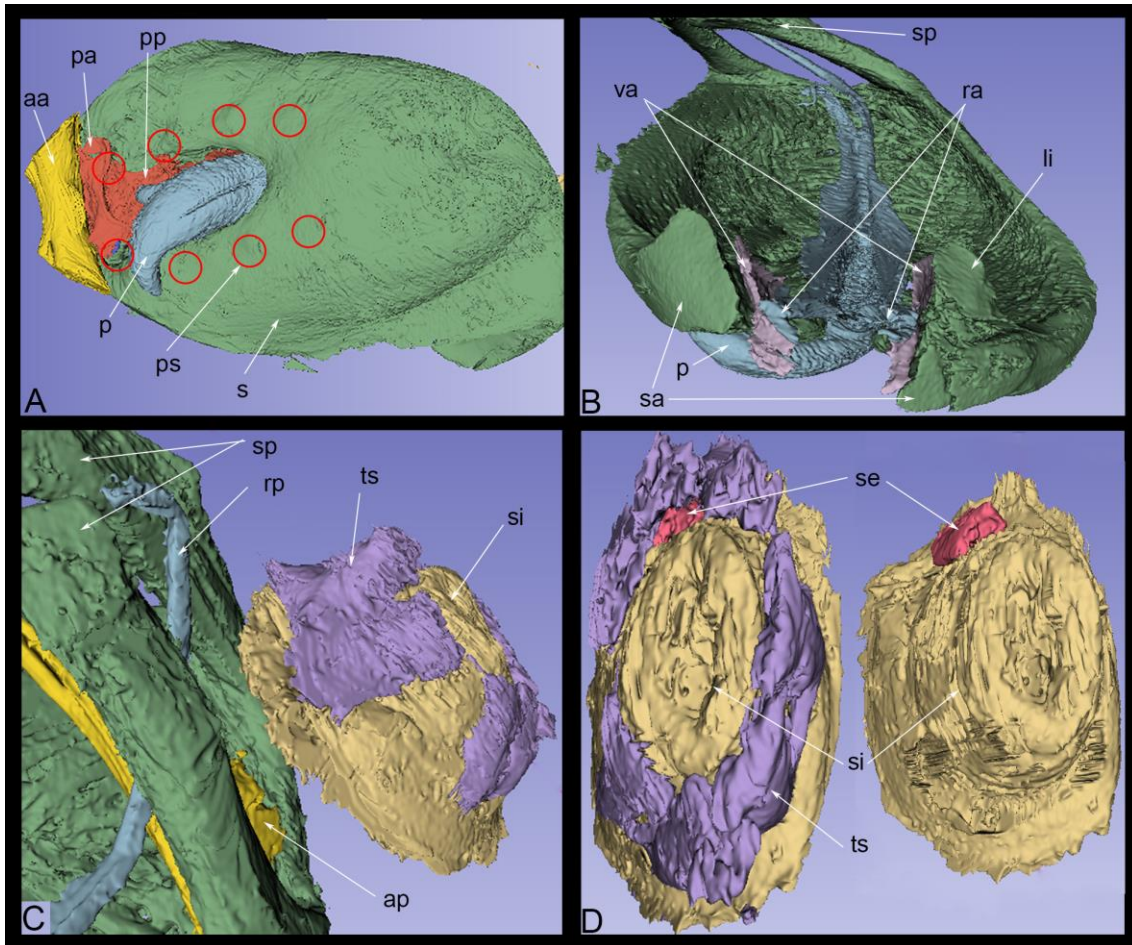


Figura 48 (A-D) Modelo 3D de *Cuspidaria platensis* mediante MicroCT empleando el programa 3Dslicer empleando segmentos que representan los músculos aductores (amarillo), septo (verde), boca y palpos labiales (rojo), pie (celeste), sifón inhalante (beige), sifón exhalante (bordo) y tentáculos sifonales (violeta). (A) vista ventral del septo; (B) vista anterior incluyendo únicamente el septo y pie; (C) vista lateral del extremo posterior del individuo; (D) vista frontal de los sifones incluyendo y excluyendo los tentáculos sifonales. aa: músculo aductor anterior; ap: músculo aductor posterior; li: músculo longitudinal interno; p: pie; pa: palpo labial anterior; pp: palpo labial posterior; ps: poro septal; ra: músculo retractor pedal anterior; rp: músculo retractor pedal posterior; s: septo; sa: músculo retractor septal anterior; se: sifón exhalante; si: sifón inhalante; sp: músculo retractor septal posterior; ts: tentáculo sifonal; va: músculo visceral anterior.

Cardiomya

La anatomía es similar a aquella de *Cuspidaria* aunque los caracteres variables en este último permanecen constantes. Los poros septales se encuentran separados en dos pares laterales a la abertura pedal septal y dos posteriores (Figura 49B), los tentáculos sifonales son claviformes (Figura 49F), los palpos labiales tipo I (Figura 49E) y músculo septal lateral con fibras organizadas como una fila continua de fibras musculares paralelas entre sí, ancladas cada una a la concha independientemente (Figura 49D). A su vez, se agrega la presencia de un

músculo septal lateral extra de forma tubular presente entre el músculo septal lateral y la vaina sifonal (Figura 49D).

Al igual que en las especies de *Cuspidaria*, no se observó en ningún ejemplar la presencia de testículos y ovarios al mismo tiempo, no obstante, Morton (2015) registró en un ejemplar de *Cardiomya costellata* la presencia de testículos maduros y ovarios inmaduros sugiriendo hermafroditismo protándrico. Este caso parece ser una excepción ya que en los individuos estudiados se encontraron testículos y ovarios independientemente del tamaño que tuvieran.

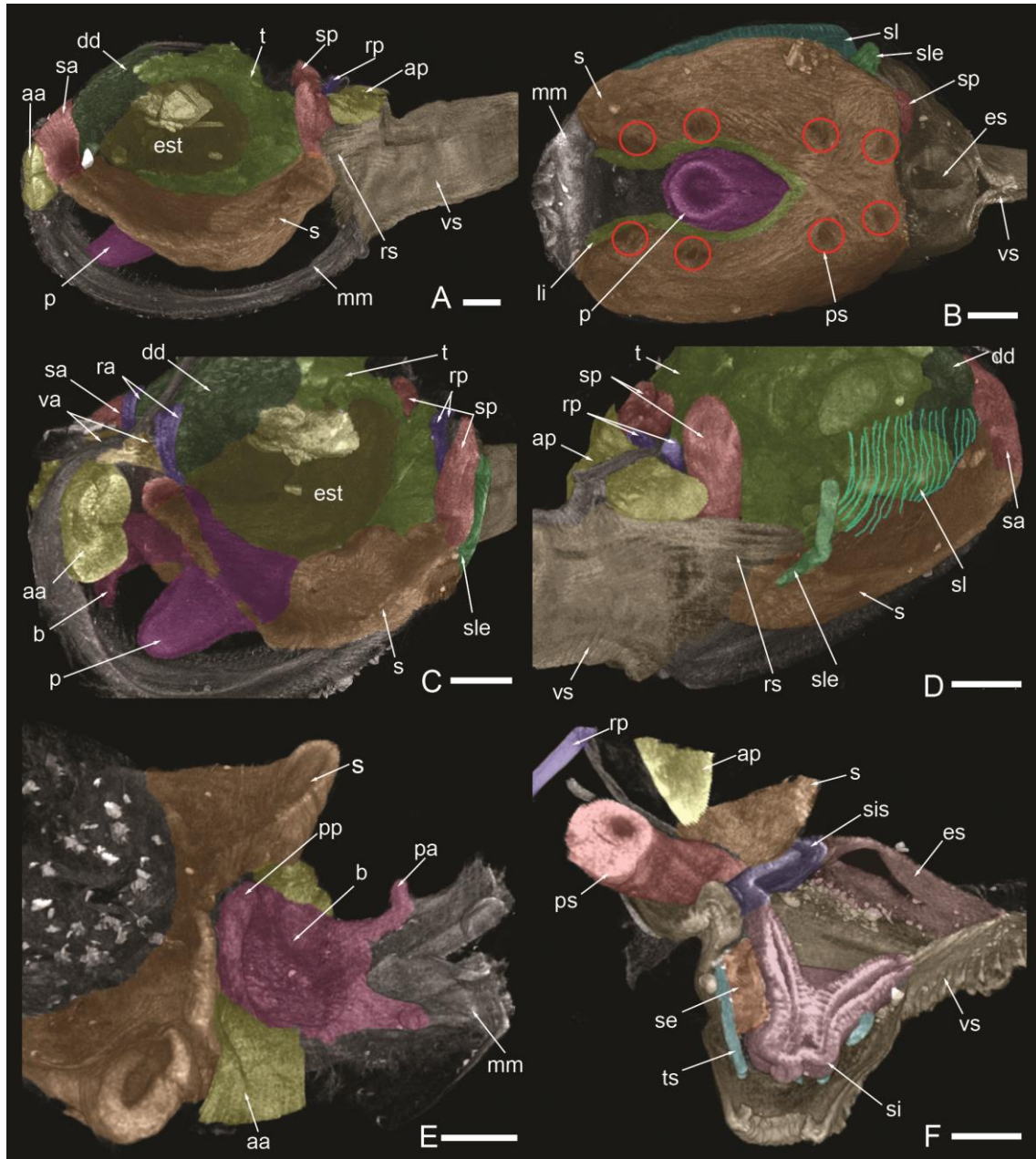


Figura 49 (A-F) Anatomía de *Cardiomya cleryana* y *C. fragilissima* mediante MicroCT. *Cardiomya cleryana* (MACN-In 43783): (A) Vista lateral de un corte virtual en plano sagital; (B) Vista ventral del septo con un corte virtual en el plano frontal; (C) Vista anterolateral de un corte virtual en plano sagital; (D) vista posterolateral. *Cardiomya fragilissima* (MACN-In 44323): (E) vista ventral de la boca y los palpos labiales; (F) corte virtual de la vaina sifonal en plano sagital. aa: músculo aductor anterior; ap: músculo aductor posterior; b: boca; dd: divertículos digestivos; est: estómago; li: músculo longitudinal interno; mm: margen del manto; p: pie; pa: palpo labial anterior; pp: palpo labial posterior; ps: poro septal; ra: músculo retractor pedal anterior; rp: músculo retractor pedal posterior; rs: retractor sifonal; s: septo; sa: músculo retractor septal anterior; se: sifón exhalante; sec: saco del estilete cristalino; si: sifón inhalante; sis: septo intersifonal; sl: músculo lateral septal; sle: músculo lateral septal extra; sp: músculo retractor septal posterior; t: testículos; ts: tentáculos sifonales; va: músculo visceral anterior; vs: vaina sifonal. Escala: A–F = 1 mm.

Análisis morfométrico

El Análisis de Componentes Principales (PCA) permitió diferenciar 4 grupos que se corresponden con las 4 especies estudiadas. Éstas son *Cuspidaria platensis*, *Cuspidaria tenella*, *Cuspidaria infelix* y *Cuspidaria namuncura*. En la valva derecha (Figura 50A), los dos primeros ejes (componentes principales (CP) 1 y 2) explicaron el 89,43% de la variación total, con un 85,05% explicado por el primer eje y un 4,38% por el segundo. El MANOVA detectó diferencias significativas entre las cuatro especies estudiadas (rastros de Pillai = 1,44, F = 21,92, $p < 0.001$). La prueba post hoc de Hotelling también mostró diferencias entre todas las especies ($p < 0.001$). En la valva izquierda (Figura 50B), los dos primeros ejes explicaron el 88,51% de la variación total, con un 83,22% explicado por el primer eje y un 5,62% por el segundo. El MANOVA detectó diferencias significativas en la forma de la concha entre las cuatro especies estudiadas (rastros de Pillai = 1,54, F = 25,03, $p < 0,001$). La prueba post hoc de Hotelling mostró diferencias entre todas las especies ($p < 0,001$).

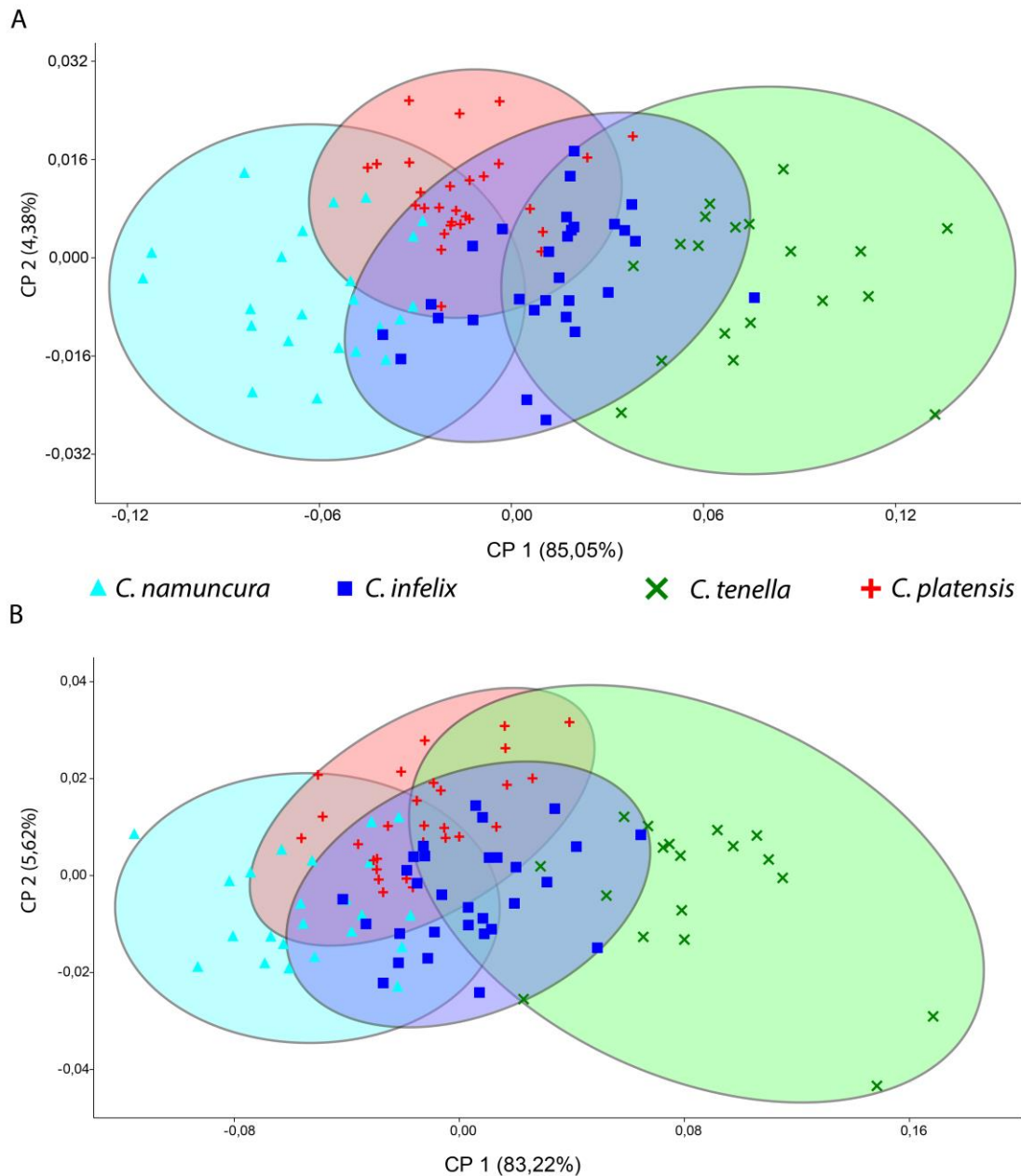


Figura 50 (A-B) Resultados del análisis de componentes principales utilizando las valvas derecha (A) e izquierda (B).

En ambas valvas, el primer componente representó la forma general de la valva, desde formas bajas y ovaladas con un rostro más independiente y largo, hasta formas más altas y redondeadas con un rostro ampliamente unido al disco y corto. Por otro lado, el segundo componente representó la curvatura rostral, la sinuosidad posteroventral y la variación del margen anterodorsal (Figura 51).

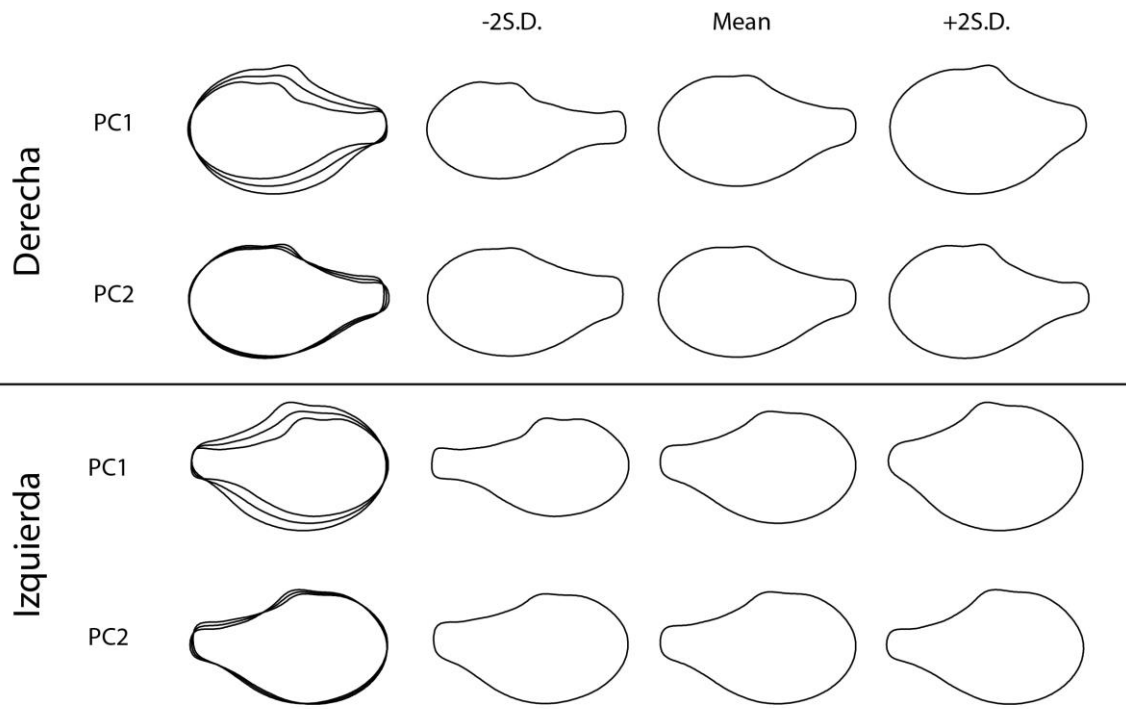


Figura 51 Variación de los contornos representada en cada componente principal para los PCA derecha e izquierda.

Capítulo 4 - Septibranchia: Poromyoidea Dall 1886

Introducción

Los Poromyoidea se caracterizan por tener una forma ovalada o romboidal con un extremo posterior sin rostro, pero con una hiancia sifonal que permite la evaginación del sifón inhalante modificado como saco raptor con el cual atrapan a sus presas. Al igual que Cuspidariidae y Spheniopsidae, cuentan con un septo muscular desarrollado, aunque con dos o tres pares de hileras de aberturas. Se conocen 73 especies en todo el mundo (WoRMS, 2024).

Esta superfamilia contiene hasta el momento dos familias: Poromyidae Dall, 1886, con 5 géneros y 50 especies, y Cetoconchidae Ridewood, 1903, con un único género, *Cetoconcha* Dall, 1886 con 23 especies (WoRMS, 2024). Estas familias se diferencian principalmente por el número de grupos de aberturas septales, donde Poromyidae tiene dos pares anteriores longitudinales y a los lados del pie, mientras que en Cetoconchidae se agrega un tercer par posterior a ellos y transversal. Si bien Cetoconchidae fue creada hace más de un siglo, su uso en las clasificaciones de Poromyoidea es muy reciente (Krylova, 1991; Bieler *et al.*, 2010; Carter *et al.*, 2011; Morton & Machado, 2019; Morton & Passos, 2022). Es importante mencionar que estudios recientes resaltan la similitud en el formato del septo de *Dilemma* Leal, 2008 con el de *Cetoconcha*, sugiriendo una inclusión dentro de Cetoconchidae (Machado & Passos, 2022). La identificación de especies puede ser difícil en algunos casos cuando no se cuenta con caracteres anatómicos, principalmente entre *Poromya* y *Cetoconcha*. Un ejemplo de esto se dio con *C. spinulosa*, la cual se la consideraba dentro de *Poromya* hasta que Machado *et al.* (2019) observaron tres pares de grupos de poros septales y la asignaron *Cetoconcha*.

Diversos estudios no solo han soportado la monofilia de Poromyoidea sino que han encontrado un mayor grado de parentesco con la superfamilia Verticordioidea en vez de Cuspidarioidea (Machado & Passos, 2022). Estos resultados apoyan la idea del surgimiento convergente del septo muscular, algo propuesto con anterioridad por Allen & Morgan (1981).

Para el Atlántico sudoccidental, al sur de 36°S solo se conocen representantes de Cetoconchidae (Tabla 9).

Tabla 9 Registros de Poromyoidea en la región del Atlántico Sudoccidental al sur de 36°S ordenados cronológicamente

Nombre citado	Nombre válido	Localidad	Fuente
<i>Silenia sarsii</i> E. A. Smith, 1885	<i>Cetoconcha sarsii</i> (E. A. Smith, 1885)	Frente a la desembocadura del Río de la Plata. Exp. <i>HMS Challenger</i> , estación 327	E. A. Smith, 1885
<i>Poromya adelaidis</i> (Hedley, 1916)	<i>Cetoconcha spinulosa</i> (Thiele, 1912)	Islas Malvinas y Georgia del Sur. Exp. <i>RRS William Scores</i> , estación 246; Exp. <i>RSS Discovery II</i> estaciones 27 y 474	Dell, 1964
<i>Poromya</i> cf. <i>adelaidis</i> (Hedley, 1916)	<i>Cetoconcha</i> sp.	Isla Elefante	Mühlenhard-Siegel, 1989
<i>Poromya adelaidis</i> (Hedley, 1916)	<i>Cetoconcha spinulosa</i> (Thiele, 1912)	Islas Elefante, Shetlands del Sur y Malvinas, Cabo de Hornos, Mar de Ross. Exp. <i>Eltanin</i> , estaciones 410, 418, 432, 558, 740, 1878 y 1926; Exp. <i>NZOI</i> estaciones 448, 441 y 520	Dell, 1990
<i>Poromya</i> cf. <i>adelaidis</i> (Hedley, 1916)	<i>Cetoconcha spinulosa</i> (Thiele, 1912)	Mar de Weddell	Hain, 1990
<i>Poromya</i> cf. <i>antarctica</i> (Hedley, 1916)	<i>Cetoconcha spinulosa</i> (Thiele, 1912)	Mar de Weddell	Hain, 1990
<i>Thracia nítida</i> A. E. Verrill, 1884	<i>Cetoconcha bulla</i> (Dall, 1881)	36°05'12"S, 52°17'54"O, 2,480 m. Exp. <i>Atlantis II</i> , estación 262	Allen, 2008
<i>Poromya adelaidis</i> (Hedley, 1916)	<i>Cetoconcha spinulosa</i> (Thiele, 1912)	Antártica Oeste	Aldea & Troncoso, 2008
<i>Cetoconcha spinulosa</i> (Thiele, 1912)	<i>Cetoconcha spinulosa</i> (Thiele, 1912)	Cañón submarino Mar del Plata, Argentina.	Machado <i>et al.</i> , 2019

Resultados

Poromyoidea Dall, 1886

Descripción: Concha inflada, ovalada a romboidal o trigonal, equivalva o subequivalva, extremo anterior redondeado, posterior truncado; superficie lisa o con líneas radiales y gránulos, cubierta con periostraco delgado, dehiscente; umbones prominentes; charnela edentada o con diente cardinal en valva derecha; resilífero superficial (dorsal al margen charnelar) conteniendo ligamento opistodético, sin lithodesma; márgenes dorsales unidos por ligamento secundario originado de periostraco fusionado; interior nacarado; microestructura externa prismática, interna nacarada; músculo aductor anterior subtrigonal, posterior redondeado; lóbulos del manto fusionados por completo, excepto tres aberturas con el exterior: apertura pedal grande y dos sifonales; sifones rodeados por 13-15 tentáculos sensoriales cónicos, sifón exhalante corto, inhalante eversible con forma de saco raptorial; pie digitiforme con surco bisal; adultos usualmente no bisados; ctenidios modificados en septo muscular con fibras no estriadas, dos a tres (pocas veces uno) pares de grupos de aberturas; palpos labiales con forma de copa, anteriores más desarrollados que posteriores; estómago muscular del tipo II; dos ductos hacia los divertículos digestivos; saco del estilete unido al intestino medio; hermafroditas simultáneos.

Cetoconchidae Ridewood, 1903

Descripción: Superficie de la concha granulada o espiculada; charnela de valva derecha débil con diente cardinal reducido o ausente; septo con 3 pares de grupos de aberturas, dos anteriores longitudinales a los lados del pie, tercero posterior a ellos, transversal.

Cetoconcha Dall, 1886

Especie tipo: *Lyonsia bulla* Dall, 1881 por designación original.

Descripción: Concha globular a ovalada; inequivalva, valva derecha se superpone anterodorsal y posterodorsalmente a la izquierda; inequilateral, región posterior con apertura sifonal; superficie granulada, con numerosas líneas radiales; valva izquierda edentada, derecha

a veces con débil diente cardinal que corresponde a cavidad en valva izquierda; ligamento interno soportado por resilífero alargado, superficial, delimitado por crestas angulares.

Cetoconcha bulla (Dall, 1881)

(Figura 52A-D)

Lyonsia bulla Dall, 1878: 61 (*nomen nudum*); 1881: 107.

Thracia nitida A. E. Verrill, 1884: 221, lám. 32, fig. 22; Allen, 2008: 78.

Poromya (Cetoconcha) bulla – Dall, 1886: 281.

Poromya (Cetoconcha) nitida – Dall, 1886: 281.

Cetoconcha bulla – Clarke, 1962: 70; Abbott, 1974: 562, fig. 6154; Poutiers & Bernard, 1995: 155.

Material tipo: [*Lyonsia bulla*] sintipos: USNM 64035, cuatro valvas. [*Thracia nitida*] holotipo USNM 35267, dos valvas.

Localidad tipo: [*Lyonsia bulla*]: 24°33'N, 84°23'O, 1.920 brazas (3.511 m). [*Thracia nitida*]: estación 2.097, frente a Bahía Chesapeake, 1.917 brazas (3505 m).

Descripción: Concha mediana (hasta 21 mm L y 18 mm Al), globular, delgada, frágil, inflada; inequilateral, extremo posterior agudo, anterior redondeado; superficie con gránulos dispuestos en hileras radiales; umbo central, prosogiro, prominente; margen posterodorsal suavemente descendente; margen anterodorsal fuertemente descendente; margen anterior redondeado; margen ventral ampliamente curvado; margen posterior corto, inclinado, truncado; valva derecha con diente cardinal débil en juveniles, valva izquierda edentada, adultos con ambas valvas edentadas. Sensus Verrill (1894): 16 tentáculos sifonales.

Distribución geográfica: Atlántico Noroccidental: frente a Massachusetts (Allen, 2008); frente a Bahía Chesapeake como *Thracia nitida* (Verrill, 1884); Golfo de México (Dall, 1881). Atlántico sudoccidental: Frente al Río de la Plata (Allen, 2008)

Distribución batimétrica: 478 m (Allen, 2008) a 3.511 (Jeffreys, 1881)

Observaciones: Tres especímenes de *Cetoconcha bulla* (Dall, 1881) fueron coleccionados por Allen (2008) e identificados como *Thracia nitida* en la región de estudio. Sin embargo, el espécimen depositado en el lote MCZ 375493 (Figura 52D) difiere significativamente de los sintipos de *C. bulla* (USNM 64035, Figura 52A) y de *C. nitida* (USNM 37267, Figura 52B). Este ejemplar no tiene líneas radiales ni gránulos, por lo que puede ser descartado como *Cetoconcha*. Se asemeja más a *Thracia*. Esto da indicios de un registro aparentemente equivocado de la especie por parte de Allen (2008) en la región. Sin embargo, como los dos especímenes restantes no pudieron ser localizados, esto no puede ser confirmado.

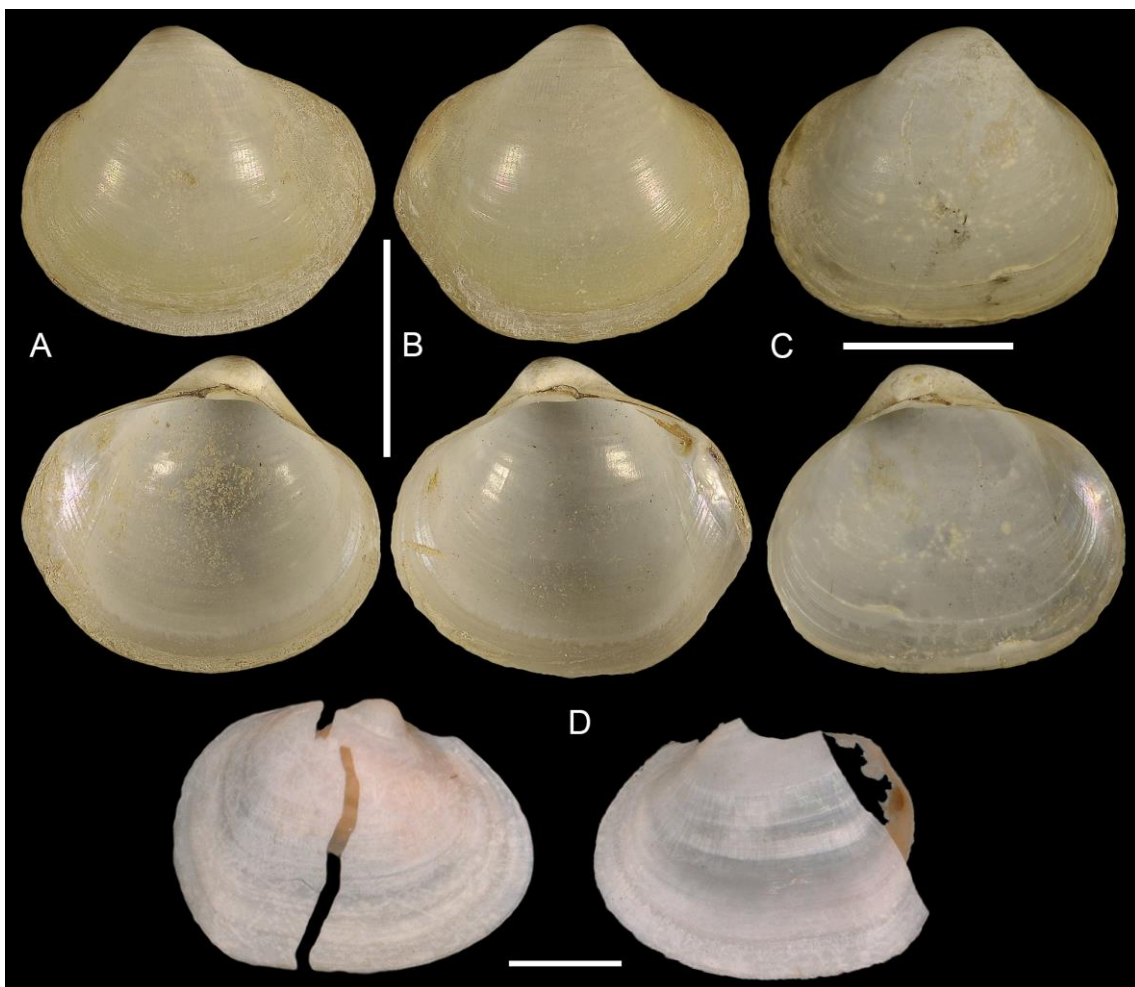


Figura 52 (A-D) *Cetoconcha bulla* (Dall, 1886). A-B *Lyonsia bulla*, sintipo: USNM 64035, ambos lados de valvas izquierda (A) y derecha (B). (C) *Thracia nitida*, sintipo: USNM 37267, lado externo e interno de valva derecha. (D) MCZ 375493: espécimen identificado por Allen (2008) como *Thracia nitida*, ambos lados del individuo. Escala A-D= 1 cm.

Cetoconcha sarsii (E. A. Smith, 1885)

(Figura 53A-C)

Silenia sarsii E. A. Smith, 1885: 75, lám. 25, figs. 4-4b.

Cetoconcha sarsii – Clarke, 1962: 70; Poutiers & Bernard, 1995: 155.

Material tipo: [*Silenia sarsii*] sintipos: fragmentos de dos valvas (NHMUK 1887.2.9.2486 y 7).

Localidad tipo: [*Silenia sarsii*] Exp. *Challenger* estación 325, frente al Río de la Plata (36°44'S, 46°16'O), 2.650 brazas (4.846 m); estación 157, 1100 millas al sudoeste de Australia (53°55'S, 108°35'E), 1.950 brazas (3.566 m).

Descripción: Concha grande (aproximadamente 20 mm L) subcuadrangular, elongada, delgada, frágil, semitransparente; inequilateral; superficie con gránulos ordenados en hileras radiales; líneas radiales, poco notorias cerca del borde; margen anterior redondeado; margen ventral redondeado; margen posterior arqueado. Sensus E. A. Smith (1885): ambas valvas con charnela edentada.

Distribución geográfica y batimétrica: Se la conoce únicamente por sus localidades tipo.

Observaciones: *Cetoconcha sarsii* (E. A. Smith, 1885) fue originalmente recolectada cerca del Cañón Submarino Mar del Plata, a 4.846 m de profundidad, así como a 1.000 millas al suroeste de Australia a 3.560 m. La descripción original e ilustraciones se asemejan a *C. spinulosa*; sin embargo, el material tipo consta de partes blandas con un fragmento de concha adherido, sin umbo ni charnela (Figura 53A-B), que muestra una ornamentación externa similar a aquella en *C. spinulosa*, aunque las líneas radiales son muy débiles. La descripción original (E. A. Smith, 1885) menciona una charnela sin dientes, pero debido al estado del espécimen, no pudo ser verificada. Por otro lado, la descripción de los caracteres anatómico de *C. sarsii* por Pelseneer (1888) es muy general y no presenta caracteres que los diferencien de otras especies de *Cetoconcha*. Debido a la gran cantidad de información conquiológica faltante es considerado apropiado mantenerlas como especies separadas.



Figura 53 *Cetoconcha sarsii* (E. A. Smith, 1885). (A-B) sintipos: NHMUK 1887.2.9.2486-2487, fragmentos de valvas; (C) Ilustración original de *Silenia sarsii* según Smith (1885). Escala A-B= 1 cm.

Cetoconcha spinulosa (Thiele, 1912)

(Figura 54A-E y Figura 55A-G)

Poromya spinulosa Thiele, 1912: 282, lám. 18, fig. 26; Powell, 1960: 184; Pouthiers & Bernard, 1995: 167; Engl, 2012: 64, lám. 13, figs. 4a–b.

Pholadomya antarctica Hedley, 1916: 28, lám. 3, figs. 31–32; Powell, 1960: 184; Dell, 1964: 228; Egorova, 1982: 67, fig. 292; 1985: 21.

Pholadomya adelaidis Hedley, 1916: 28, lám. 3 fig. 28; Soot-Ryen, 1951: 21; Powell, 1958: 178; 1960: 184; Dell, 1964: 227; Egorova, 1982: 67, fig. 294; 1985: 21, fig. 24.

Poromya cf. adelaides Hedley, 1916 (in error pro *adelaidis*) – Hain, 1990: 102, lám. 16, fig. 1.

Poromya antarctica– Voss, 1988: 44; Hain, 1990: 102, lám. 16, figs. 2a–c.

Poromya adelaidis – Dell, 1990: 61, fig. 107; Pouthiers & Bernard, 1995: 156; Zelaya, 2005: 117, tab. 1; Aldea & Troncoso, 2008: 105, fig. 112; 2010: 206, fig. 245.

Poromya adelaidis auctt. (non Hedley 1916) – Zelaya, 2016: 254, tab. 2.

Cetoconcha spinulosa – Machado *et al.*, 2019: 62.

Material tipo: [*Poromya spinulosa*] lectotipo: ZMB Moll 63.117a, una valva izquierda; paralectotipo: ZMB Moll 63.117b: seis valvas; [*Pholadomya antarctica*] sintipo: AM Malacology

46526, fragmentos de valva derecha; [*Pholadomya adelaidis*] sintipos: AM Malacology 46525, dos valvas fragmentadas; AM Malacology 105659, fragmento de valva izquierda.

Localidad tipo: [*Poromya spinulosa*] Estación Gauss, Mar de Davis, 385 m; [*Pholadomya adelaidis*] frente a la barrera este de la Tierra Adelia (66°52'S, 145°30'E), 288 brazas (527 m), y frente a la Barrera de hielo Shackleton (65°20'S, 95°27'E), 240 brazas (439 m). [*Pholadomya antarctica*] frente a la Barrera de hielo Shackleton (65°20'S, 95°27'E), 240 brazas (439 m).

Descripción: Concha de tamaño mediano a grande (Promedio: 18,2 mm L, 13,2 mm Al, 4,6 mm An, n=58), delgada, subcuadrada, alargada, inequilateral; superficie con aproximadamente 50 líneas radiales débiles, cercanas, regularmente espaciadas, intercaladas por grupos de 4-8 gránulos generalmente cubiertos por sedimento; líneas de crecimiento; umbo central, prosogiro; margen anterodorsal y posterodorsal descendiendo con una pendiente suave; margen anterior redondeado; margen posterior truncado; margen ventral redondeado formando amplia curva, casi horizontal; valva derecha con diente cardinal derecho prominente, cónico; valva izquierda con cresta longitudinal alargada cerca del extremo del margen posterodorsal; resílifero opistodético; interior iridiscente con numerosas líneas radiales cercanas que no corresponden con externas; impresiones del músculo aductor marcadas, subiguales, anterior más grande que posterior; pequeñas impresiones dorsales a impresiones del músculo aductor asociadas con músculos pedal y septal anterior y (probablemente) músculo visceral; línea paleal notoria, seno sifonal poco profundo; anillo de 13-15 tentáculos sifonales; grupos de poros septales más anteriores con tres a cuatro poros, medios con cinco a seis, posteriores con seis a siete.

Material examinado: MCZ 353553 (36°32'24"S, 53°22'58"O, 993 a 1.011 m) un individuo; MACN-In 44343 (37°49'40"S, 54°07'56"O, 1.395 m) dos individuos; ZUEC 7002 (37°49'40"S, 54°07'56"O, 1.395 m) un individuo; MACN-In 44335 (37°51'40"S, 54°10'33"O, 1.950 m) un individuo; MACN-In 44342 (37°52'37"S, 53°54'14"O, 1.763 m) dos valvas; MACN-In 44338 (37°53'33"S, 54°42'56"O, 780 m) dos valvas; MACN-In 44333 (37°56'40"S, 54°10'59"O, 1.508 m) siete individuos; MACN-In 44329 (37°57'51"S, 54°57'24"O, 647 m) cinco individuos y dos valvas; MACN-In 44331 (37°57'54"S, 54°31'55"O, 1.144 m) un individuo; MACN-In 44337 (37°58'03"S, 54°31'42"O, 1.144 m) un individuo; MACN-In 44340 (37°58'48"S, 53°43'27"O, 2.711 m) un individuo; MACN-In 44330 (37°59'42"S, 54°41'51"O, 851 m) un individuo y ocho valvas; MACN-In 44332 (38°00'59"S, 54°30'19"O, 1.006 m) un individuo y cinco valvas; MACN-In 44341 (38°01'26"S, 53°51'01"O, 2.212 m) un individuo; MACN-In 44339 (38°01'55"S,

53°39'16''O, 2.934 m) cuatro individuos y 12 valvas; MACN-In 44336 (38°02'37''S, 53°54'45''O, 1.770 m) un individuo y dos valvas; USNM 870352 (51°59'31''S, 56°37'58''O, 646 a 845 m) dos valvas; USNM 886374 (51°59'31''S, 56°37'58''O, 646 a 845 m) un individuo; USNM 904505 (53°22'58''S, 37°16'01'', 1.299 a 1.400 m) un individuo; MACN-In 44345 (54°30'25''S, 58°39'59''O, 146 m) una valva; MACN-In 44344 (54°36'59''S, 62°50'55''O, 647 m) una valva; USNM 886285 (61°19'01''S, 56°09'28''O, 220 a 240 m) un individuo; USNM 904332 (64°47'17''S, 64°06'51''O, 110 m) un individuo; USNM 886578 (74°52'30''S, 174°55'58''O, 2.143 a 2.154 m) un individuo.

Distribución geográfica: Cañón submarino Mar del Plata (Machado *et al.*, 2019); Islas Malvinas (Dell, 1964); Cabo de Hornos (Dell, 1990); Banco Burdwood (MACN-In 44344/5); Islas Georgia del Sur (Dell, 1964); Islas Shetland del Sur y Mar de Ross (Dell, 1990); Islas Orcadas y Sandwich del Sur (Zelaya, 2005); Oeste de la Península Antártica (Aldea & Troncoso, 2008); Mar de Weddell (Hain, 1990); frente a Tierra de Enderby (Powell, 1958); Tierra Adelia y Barrera de hielo Shackleton (Hedley, 1916).

Distribución batimétrica: 110 m (Dell, 1964) a 2.934 m (MACN-In 44339).

Observaciones: Hedley (1916) separó *P. adelaidis* y *P. antarctica* basándose únicamente en la ornamentación. La primera presentaba líneas radiales, mientras que la segunda tenía gránulos ordenados radialmente. La ilustración original de estas especies muestra claramente esta diferencia; sin embargo, el material tipo de ambas tiene tanto líneas radiales como gránulos. La valva de *P. antarctica* tiene líneas radiales menos conspicuas, pero, como explicó Dell (1964), el espécimen probablemente es “una valva algo desgastada de *adelaidis*”. Además, ambos especímenes tipo tienen un diente cardinal derecho similarmente desarrollado, lo que confirma la asignación específica.

Dell (1990) distinguió *P. adelaidis* y *P. spinulosa* debido a diferencias en el contorno, pero no citó a los especímenes tipo de *P. spinulosa* como material examinado. Según Engl (2012), el nombre *P. spinulosa* ha sido ignorado en muchos estudios, que solo consideraron *P. adelaidis* y/o *P. antarctica* (Dell, 1964; Mühlenhard-Siegel, 1989; Dell, 1990; Hain, 1990; Aldea & Troncoso, 2008). Engl (2012) comparó el material tipo de las tres especies y las sinonimizó, una decisión con la que se concuerda, ya que estos especímenes tienen la misma ornamentación, charnela y contorno. Engl (2012), a partir del material mejor conservado de los sintipos de *P. spinulosa*, que, según este autor, eran todos juveniles, designó lectotipo (ZMB Moll 63.117a, Figura 54A). Machado *et al.* (2019) asignaron esta especie a *Cetoconcha* debido a la presencia

de tres grupos de poros septales, en lugar de dos como los otros géneros de Poromyoidea, también observado en nuestros especímenes (Figura 55G).

El material tipo de *Pholadomya adelaidis* incluye dos conchas muy fragmentadas: AM Malacology 46525 y AM Malacology 105659. Esta última tiene costillas radiales similares a aquellas presentes en especies de *Cardiomya*, en lugar de líneas, como AM Malacology 46525 (Figura 54B). Su identidad probablemente sea *C. fragilissima*, pues se nota esa sutil apariencia cancelada en el medio de la concha característica de esta especie.

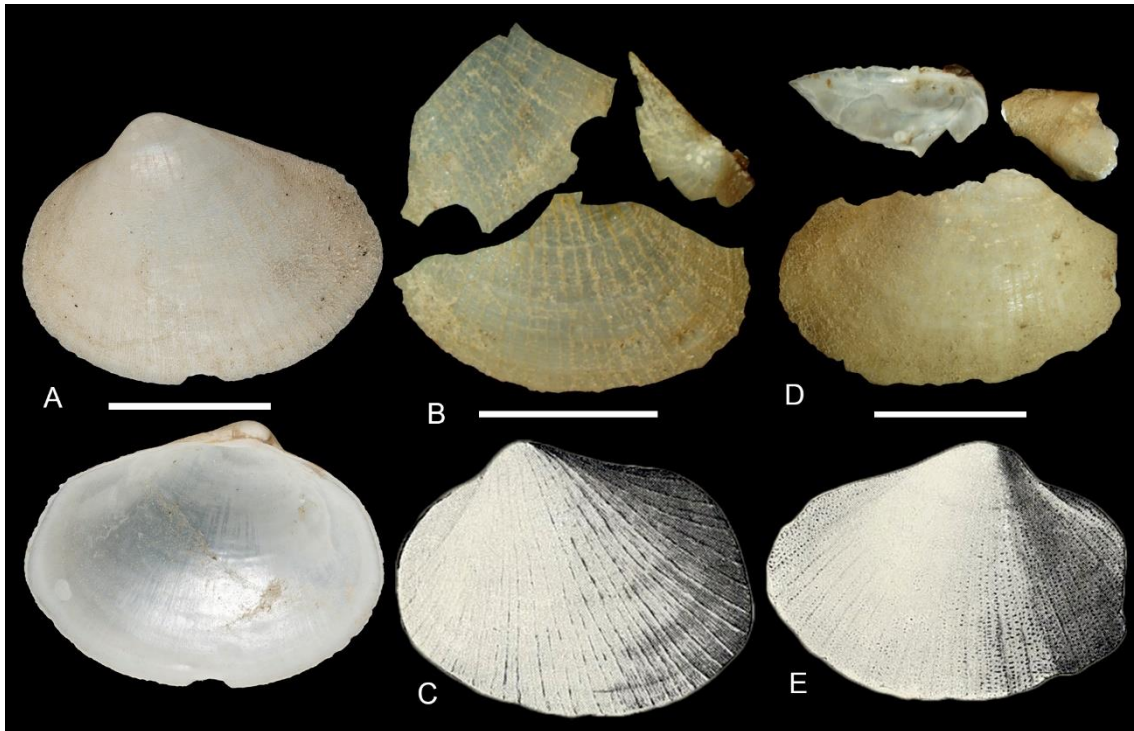


Figura 54 (A-E) *Cetoconcha spinulosa*. (A) *Poromya spinulosa*, lectotipo ZMB Moll 63.117a: valva izquierda. (B-C) *Pholadomya adelaidis*: (B) lectotipo AM Malacology 46525: fragmentos de una valva; (C) Ilustración de *Pholadomya adelaidis* de Hedley (1916). (D-E) *Pholadomya antarctica*: (D) sintipo AM Malacology 46526: fragmentos de una valva derecha; (E) Ilustración de *Pholadomya antarctica* de Hedley (1916). Escala A-E = 5 mm.

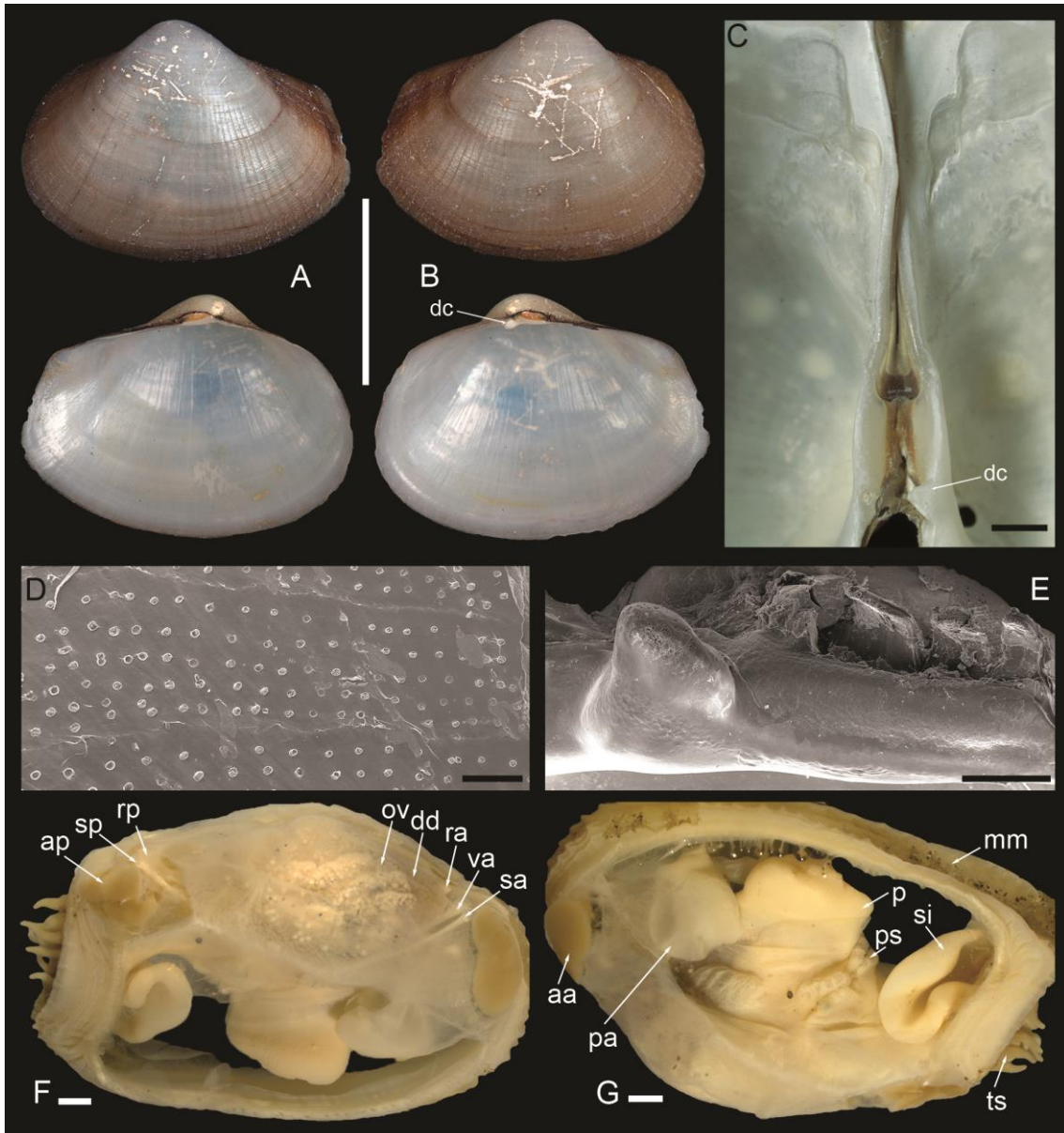


Figura 55 (A-G) *Cetoconcha spinulosa*. (A–B) MACN-IN 44334: valva izquierda (A) y derecha (B). (C) MACN 44339: margen de la charnela. (D–E) MACN-In 44335: Ornamentación de la concha (D) y diente cardinal derecho (E) mediante MEB. (F–G) MACN-In 44329: Vista lateral (F) y ventral (G) de las partes blandas. aa: músculo aductor anterior; ap: músculo aductor posterior; dc: diente cardinal; dd: divertículos digestivos; mm: margen del manto; ov: ovarios; p: pie; pa: palpo labial anterior; ps: poro septal; ra: músculo retractor pedal anterior; rp: músculo retractor pedal posterior; s: septo; sa: músculo retractor septal anterior; si: sifón inhalante; sp: músculo retractor septal posterior; ts: tentáculos sifonales; va: músculo visceral anterior. Escala A–B = 1 cm; C, F–G = 1 mm; E = 500 μ m; D = 200 μ m.

Cetoconcha sp. nov.

(Figura 56A–G)

Pholadomya cf. adelaidis Hedley, 1916 – Mühlenhard-Siegel, 1989: 167, fig. 44.

Poromya spinulosa – Engl, 2012: 64, lám. 13, fig. 4c. *non* Thiele, 1912.

Descripción: Concha de gran tamaño (hasta 61 mm L y 35 mm Al), delgada, ovalada, alargada, inequilateral; superficie con aproximadamente 90 líneas radiales débiles, cercanas, regularmente espaciadas, intercaladas por grupos de 4-8 gránulos generalmente cubiertos por sedimento; líneas de crecimiento; periostraco de color marrón; umbo subcentral, desplazado anteriormente, prosogiro; margen anterodorsal y posterodorsal descendiendo con pendiente suave; margen anterior redondeado; margen posterior redondeado a agudo; margen ventral redondeado formando amplia curva, casi horizontal; valva derecha con diente cardinal débil, obsoleto, valva izquierda con cavidad pequeña que aloja diente cardinal y cresta longitudinal alargada cerca del extremo del margen posterodorsal; resilífero opistodético; interior iridiscente con numerosas líneas radiales cercanas que no corresponden a las externas; anillo de 19 tentáculos sifonales cubiertos por papilas que rodean los sifones.

Material examinado: USNM 904483 (56°19' 48''S, 27°38'24''O, 575 m) un individuo; USNM 1283153 (65°39'36''S, 68°04'48''O, 278 m) un individuo.

Distribución geográfica: Islas Sandwich del Sur (Pacheco *et al.*, en revisión); Isla Elefante como *Pholadomya cf. adelaidis* (Mühlenkardt-Siegel, 1989); Oeste de la Península Antártica (Pacheco *et al.*, en revisión); Mar de Weddell como *Poromya spinulosa* (Engl, 2012).

Distribución batimétrica: 278 a 575 m (Pacheco *et al.*, en revisión).

Observaciones: Esta es la única especie de Poromyoidea, hasta el momento, con un anillo de 19 tentáculos sifonales (Figura 56G) en lugar de los habituales 13-15 tentáculos (Allen & Morgan, 1981; Krylova, 2001; Leal, 2008). También se caracteriza por su enorme tamaño. Los lotes USNM 904483 (Figura 56A-B) y USNM 1283153 (Figura 56C), identificados como *P. adelaidis* y asignados en Pacheco *et al.* (en revisión) como *Cetoconcha* sp. nov. miden 25 mm y 48 mm respectivamente, mientras que *Cetoconcha spinulosa* varía entre 10 y 21 mm. Estos lotes también difieren de *C. spinulosa* en contorno, número de líneas radiales y el desarrollo del diente cardinal (Figura 56D).

Los especímenes mostrados por Engl (2012) y Mühlenhard-Siegel (1989), identificados como *Poromya spinulosa* y *Pholadomya cf. adelaidis* respectivamente, tienen longitudes de 46 y 61 mm respectivamente. El espécimen de Engl (2012: lám. 13, 4c) es idéntico a USNM

904483 y la fotografía de la charnela proporcionada por Mühlenhard-Siegel mostró un diente cardinal obsoleto (Mühlenhard-Siegel, 1989). El segundo autor mencionó que la concha tenía más líneas radiales de lo habitual. Estos especímenes corresponden a *Cetoconcha* sp. nov. Por último, Dell (1990) menciona un espécimen de *C. spinulosa* que alcanza los 42 cm, no obstante, probablemente se trate de un ejemplar de *Cetoconcha* sp. nov.

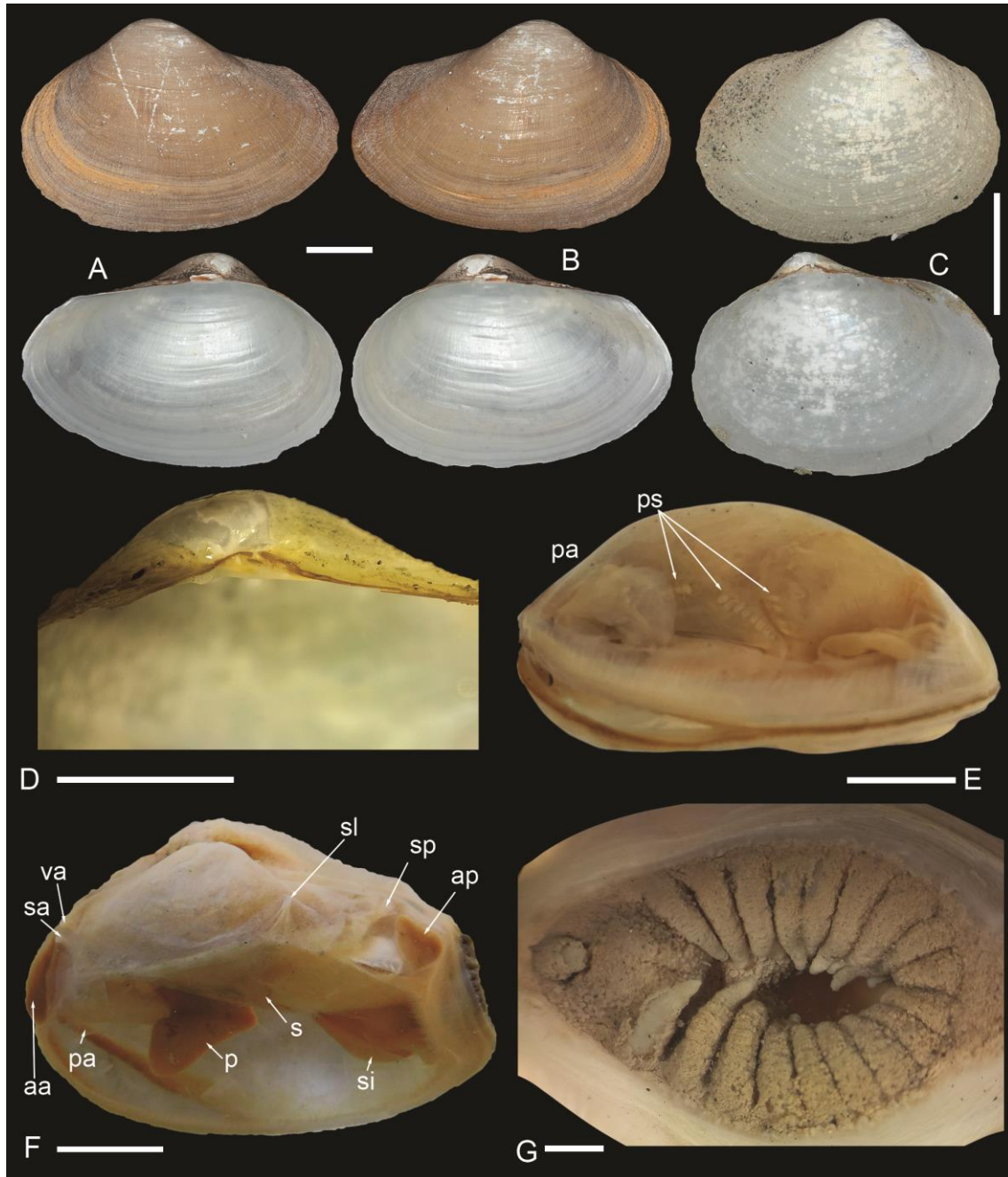


Figura 56 (A-G) *Cetoconcha* sp. nov. (A-B) USNM 904483: valva izquierda (A) y derecha (B). (C-D) USNM 1283153: valva derecha (C) y charnela (D). (E-G): partes blandas de USNM 904483: vista ventral del septo (E), vista lateral (F) y tentáculos sifonales (G). aa: músculo aductor anterior; ap: músculo aductor posterior; p: pie; pa: palpo labial anterior; ps: poro septal; ra: músculo retractor pedal anterior; rp: músculo retractor pedal posterior; s: septo; sa: músculo retractor septal anterior; si: sifón inhalante; sp: músculo retractor septal posterior; va: músculo visceral anterior. Escala A-C, E-F = 1 cm; D = 5 mm; G = 1 mm.

Anatomía de *Cetoconcha*

La siguiente descripción de las partes blandas de *Cetoconcha* se basa en la información tomada de los especímenes de *C. spinulosa* estudiados y la bibliografía consultada (Pelseneer, 1888b; Allen & Morgan, 1981; Krylova, 2001; Leal, 2008).

El cuerpo está completamente sellado, excepto por dos aberturas sifonales y una pedal, similar a *Cuspidaria* y *Cardiomya*. Sin embargo, la abertura pedal en *Cetoconcha* es más grande, se extiende desde el músculo aductor anterior hasta 2/3 del margen ventral. Internamente, la cavidad paleal está compartimentada en una cavidad infraseptal y supraseptal por el septo muscular. Las cavidades se conectan al exterior a través de las aberturas sifonales como en Cuspidariidae y están comunicadas entre sí a través de tres pares de grupos de poros septales. El número de poros septales varía sutilmente, a veces incluso entre los lados del mismo espécimen, y cada uno contiene filamentos branquiales aunque sin conexiones interfilamentales.

En *Cetoconcha*, ambos sifones están expuestos, en lugar de estar dentro de una vaina sifonal, están separados por el septo intersifonal y asociados a músculos retractores sifonales (Figura 57C y Figura 58B). El sifón inhalante está modificado en un gran saco raptorial invaginado dentro de la cavidad paleal, mientras que el sifón exhalante es corto, cónico y ligeramente prominente. En el espécimen escaneado, el sifón inhalante raptorial estaba fijo, contraído y semi-evertido cerca de los tentáculos sifonales, por lo que su forma no se puede observar completamente (Figuras 5A–C). Los tentáculos sifonales son cónicos y rodean los sifones distribuidos de manera irregular, uno dorsal al sifón exhalante y 12-14 laterales y ventrales al sifón inhalante. Un par de tentáculos internos se encuentra ventral al músculo aductor posterior, anterior al sifón exhalante y lateral al ganglio visceral (Figura 5B). Allen & Morgan (1981) notaron la presencia de estos tentáculos en especímenes de *Poromya* y *Cetoconcha* y propusieron la limpieza de la cavidad suprasedal de material fecal como una posible función.

El septo está conectado anteriormente a los lóbulos del manto entre el músculo aductor anterior y los palpos labiales anteriores, y posteriormente al septo intersifonal. Un par de finos músculos anteriores, posteriores y laterales proporcionan la fijación a la concha. Los músculos septales anterior y posterior en *Cetoconcha* son mucho más delgados y en forma de varilla en

comparación con *Cardiomya*. Los músculos septales laterales se concentran en el lado posterior del cuerpo, fijándose a la concha en un solo punto. Posterior a los músculos septales, el septo se vuelve más membranoso. En este punto, es visible un saco bilobulado hinchado y hueco, aparentemente asociado con la inversión del sifón inhalante (Morton, 1981).

El pie es grande, tiene forma de hacha y posee un surco bisal poco profundo. Se encuentra unido a la concha a través de un par de músculos retractores anteriores y uno posterior que se bifurca cerca del sitio de unión.

La boca dirigida ventralmente tiene forma de embudo y está rodeada por dos pares de palpos labiales desarrollados, donde los anteriores son de mayor tamaño que los posteriores (Figura 58A–B, D). El tubo digestivo es similar al de los Cuspidariidae estudiados, excepto que el saco del estilete y el intestino no están separados sino que son continuos, el último abre dentro del primero. El estómago está cubierto anterodorsalmente por los divertículos digestivos, posterodorsalmente por los ovarios y posteroventralmente por los testículos (Figura 58A–B), ya que en este género las especies son hermafroditas. Los músculos viscerales también están presentes y se pueden ver en Figura 58A, B y F en nuestro ejemplar escaneado (MACN-In 44329) y en la Figura 58G en el de Machado *et al.* (2019) (ZUEC 7002). Estos músculos son visibles a simple vista, y en lugar de formar un grupo de escasas fibras musculares, forman una estructura en forma de varilla.

Solo se pudieron observar los ganglios viscerales (Figura 58E–F) y cerebropleural (Figura 57C). Al igual que en los especímenes de *Cuspidaria* y *Cardiomya*, no se logró ubicar el ganglio pedal

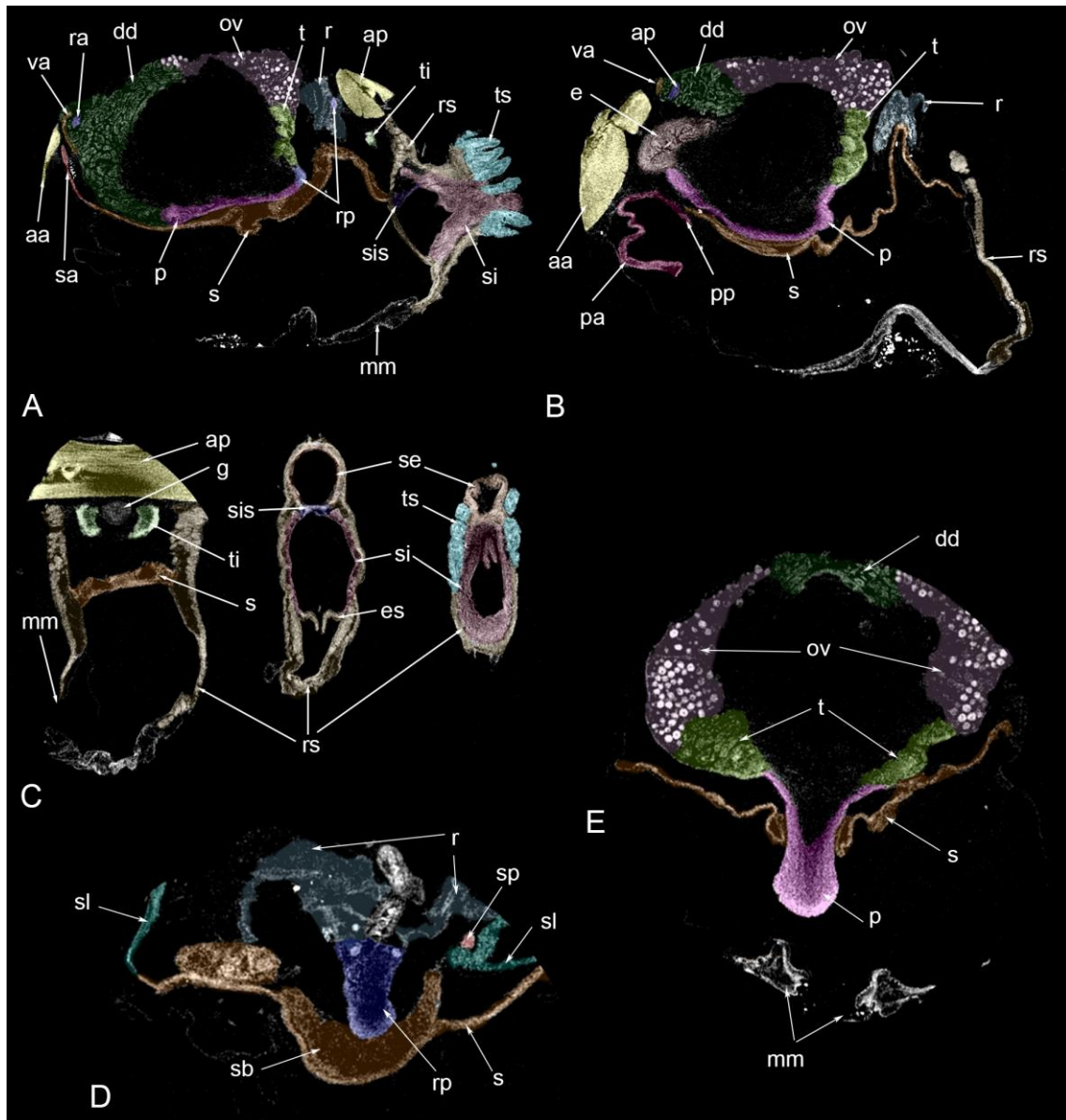


Figura 57 (A-E) Slides generados por el programa DataViewer a partir de un ejemplar de *Cetoconcha spinulosa*. (A-B) corte sagital mostrando diversas estructuras internas; (C) serie de cortes transversales en distintas alturas del aparato sifonal (C), saco bilobulado (D) y pie (E). aa: músculo aductor anterior; ap: músculo aductor posterior; dd: divertículos digestivos; e: esófago; est: estómago; g: ganglio; mm: margen del manto; ov: ovarios; p: pie; pa: palpo labial anterior; pp: palpo labial posterior; ps: poro septal; r: riñón; ra: músculo retractor pedal anterior; rp: músculo retractor pedal posterior; rs: retractor sifonal; s: septo; sa: músculo retractor septal anterior; sb: saco bilobulado; se: sifón exhalante; sec: saco del estilete cristalino; si: sifón inhalante; sis: septo intersifonal; sl: músculo lateral septal; sp: músculo retractor septal posterior; t: testículos; ti: tentáculos internos; ts: tentáculos sifonales; va: músculo visceral anterior.

E

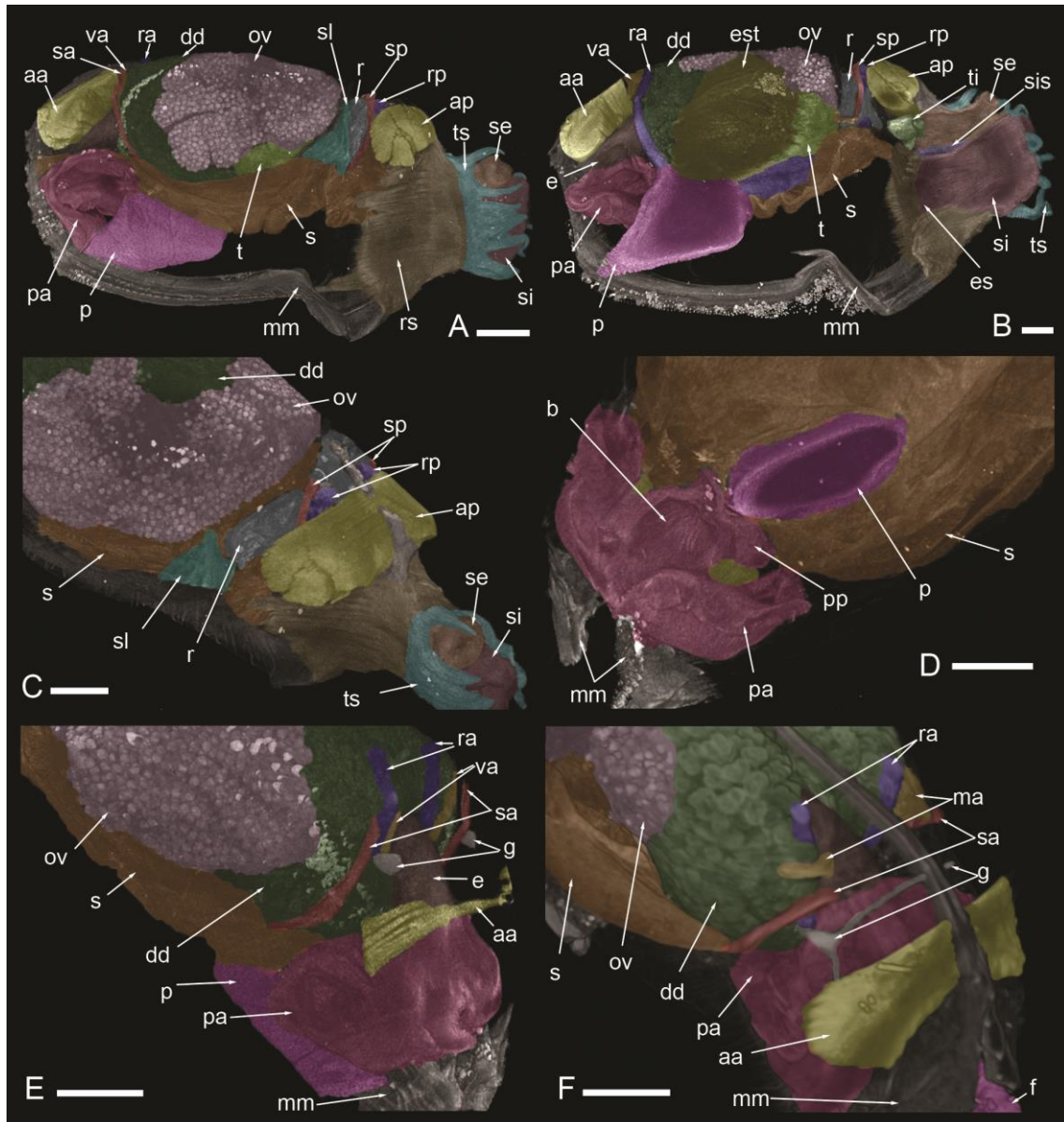


Figura 58 Anatomía de *Cetoconcha spinulosa* mediante MicroCT. MACN-In 44329: A–B Vista lateral de un ejemplar entero (A) y con un corte virtual en plano sagital (B); (C) vista posterolateral; (D) vista ventral del septo y la boca; (E) vista anterolateral. ZUEC 7002: (F) vista anterolateral. aa: músculo aductor anterior; ap: músculo aductor posterior; b: boca; dd: divertículos digestivos; e: esófago; es: esfínter; est: estómago; g: ganglio; mm: margen del manto; ov: ovarios; p: pie; pa: palpo labial anterior; pp: palpo labial posterior; ps: poro septal; r: riñón; ra: músculo retractor pedal anterior; rp: músculo retractor pedal posterior; rs: retractor sifonal; s: septo; sa: músculo retractor septal anterior; sb: saco biloculado; se: sifón exhalante; sec: saco del estilete cristalino; si: sifón inhalante; sis: septo intersifonal; sl: músculo lateral septal; sp: músculo retractor septal posterior; t: testículos; ti: tentáculos internos; ts: tentáculos sifonales; va: músculo visceral anterior. Escala: A–F = 1 mm.

Capítulo 5 - Septibranchia: Verticordioidea Stolickza, 1870

Introducción

Los Verticordioidea se caracterizan por una concha ovalada a cuadrada o trapezoidal y un septo no muscular que consiste en un ctenidio hipertrofiado, orientado horizontalmente y unido a la pared del cuerpo por membranas. Los sifones de esta superfamilia son mucho más cortos que los de Poromyoidea y gran parte de los Cuspidarioidea por lo que están adaptados a un modo de vida infaunal superficial.

Verticordioidea incluye 118 especies conocidas en todo el mundo (WoRMS, 2024) y distribuidas entre cuatro familias: Verticordiidae Stoliczka, 1870 (55 especies y 9 géneros), Lyonsiellidae Dall, 1895 (50 especies y 4 géneros), Euciroidae Dall, 1895 (12 especies y 1 género), Bentholyonsiidae Morton & Machado, 2019 (1 especie y 1 género) (Morton & Machado, 2019; Morton & Passos, 2022). Inicialmente todos los géneros se encontraban incluidos dentro de Verticordiidae, no obstante, Bernard (1974; 1979) y Morton (1987), entre otros, propusieron separar aquellos de concha más delgada, recuperando así a la familia Lyonsiellidae. Esta separación fue apoyada por numerosos autores (Poutiers & Bernard, 1995; Harper *et al.*, 2006; Bieler *et al.*, 2010; Carter *et al.*, 2011), los cuales también revalidaron a la familia Euciroidae. Morton (2003) estudiando a *Bentholyonsia teramachii* descubre su similitud con los septibranquios y ubica al género dentro de Lyonsiellidae, no obstante, recientemente ha sido separado, formando su propia familia (Morton & Machado, 2019).

Si bien esta superfamilia suele estar poco representada en estudios moleculares, el reciente estudio de Machado & Passos (2022) ha revelado la posible polifilia de la superfamilia. En el mencionado estudio, el árbol filogenético obtenido, a partir de datos morfológicos únicamente, ubica a Bentholyonsiidae como grupo hermano de todos los septibranquios, mientras que el resto de las familias formaron un grupo parafilético el cual necesita incluir a Poromyoidea para ser monofilético. Estos resultados soportan las clasificaciones antiguas donde se incluía a las especies de Verticordioidea dentro de Poromyoidea, o en algunos casos llamado Poromyacea (Ridewood, 1903; Thiele, 1935; Newell, 1965; Allen & Morgan, 1981; Morton, 1981).

Para el Atlántico sudoccidental, al sur de 36°S solo se conocen representantes de las familias Verticordiidae y Lyonsiellidae (Tabla 10), las cuales se diferencian principalmente en la charnela, grosor de la concha y desarrollo de la lúnula.

Tabla 10 Registros de Verticordioidea en la región del Atlántico Sudoccidental al sur de 36°S ordenados cronológicamente

Nombre citado	Nombre válido	Localidad	Fuente
<i>Lyonsiella fragilis</i> Allen & Turner, 1974	<i>Lyonsiella fragilis</i> Allen & Turner, 1974	Exp. <i>Atlantis II</i> , estación 236 (36°32'36", 53°23', 1000 m), 237 (36°49'S, 53°15'24", 1670 m) y 239 (36°27'S, 53°32'18"O, 500 m)	Allen & Turner, 1974
<i>Lyonsiella perplexa</i> Allen & Turner, 1974	<i>Lyonsiella perplexa</i> Allen & Turner, 1974	36°12'42", 52°42'42", 2045 m. Exp. <i>Atlantis II</i> , estación 264	Allen & Turner, 1974
<i>Verticordia quadrata</i> E. A. Smith, 1885	<i>Verticordia quadrata</i> E. A. Smith, 1885	36°05'12"S, 52°17'54"O, 2,480 m. Exp. <i>Atlantis II</i> , estación 262	Allen & Turner, 1974
<i>Policordia gemma</i> (Verrill, 1880)	<i>Policordia gemma</i> (Verrill, 1880)	Exp. <i>Atlantis II</i> , estación 256 (3,916 m, 37°40'54"S, 52°19'18"O) y 259 (3,317 m, 37°13'18"S, 52°45'O)	Allen & Turner, 1974
<i>Lyonsiella angelika</i> Linse, 2002	<i>Policordia angelika</i> (Linse, 2002)	Pasaje de Drake	Linse, 2002
<i>Lyonsiella abyssicola</i> G. O. Sars, 1872	<i>Lyonsiella abyssicola</i> G. O. Sars, 1872	37°15.1'S, 52°45'O, 3,343 m. Exp. <i>Atlantis II</i> , estación 246	Allen, 2008
<i>Allogramma formosa</i> (Jeffreys, 1876)	<i>Allogramma formosa</i> (Jeffreys, 1876)	Cañón submarino Mar del Plata, Argentina.	Machado <i>et al.</i> , 2019

Resultados

Verticordioidea Stolickza, 1870

Concha ovalada a cuadrada o trapezoidal, inflada, inequilateral, subequivalva. Superficie lisa u ornamentada con esculturas radiales (costillas o estrías) y usualmente con gránulos o espinas. Periostraco delgado y marrón a amarillo. Umbones generalmente prominentes, prosogiros y curvados hacia adentro. Lúnula de desarrollo variable, escudete poco notorio. Ligamento interno opistodético, débil, soportado por litodesma en un resilífero hundido. Ligamento secundario en margen dorsal originado por la fusión de periostraco. Charnela sinuosa, desde delgada y sin diente hasta engrosada y con 1 o 2 dientes cardinales y, a veces, incluso laterales. Interior nacarado. Microestructura: capa externa prismática, media nacarada lenticular e interna nacarada. Lóbulos del manto fusionados con gran apertura pedal y glándulas arenofílicas radiales en los márgenes. Apertura inhalante grande con sifón cónico. Sifones inhalante y exhalante cortos y rodeados por anillos de tentáculos sensoriales. Pie digitiforme o lateralmente comprimido, a veces débilmente bisado en adultos. Línea paleal poco notoria y seno paleal ausente. Ctenidio eulamelibranquio hipertrofiado con ambas demibranquias presentes y orientado horizontalmente y unido a la pared del cuerpo por membranas laterales formando un septo; demibranchia externa solo compuesta por la lamela descendente muy reducida. Palpos labiales usualmente pequeños o ausentes. Labios formando un embudo oral. Estomago muy muscular, de tipo II. Dos ductos llevan a las glándulas digestivas. Saco del estilete unido al Intestino medio. Hermafroditas simultáneos.

Verticordiidae Stolickza, 1871

Descripción: Concha pequeña a tamaño medio, oval a trapezoidal; superficie generalmente con escultura radial y gránulos o espinas; margen anterodorsal muy curvado, lúnula bien marcada; eje dorsoventral inclinado anteriormente; charnela usualmente con diente cardinal en valva derecha, ocasionalmente con diente posterior lateral; ctenidios reducidos; palpos labiales reducidos.

Verticordia J. de C. Sowerby, 1844

Especie tipo: *Hippagus? cardiiformis* Sowerby, 1844. Designación por monotipia.

Descripción: Concha inflada, sólida, cordiforme; superficie con gránulos o espinas, con costillas o estrías radiales; umbos extendidos por encima de lúnula profunda; valva derecha con diente cardinal fuerte en forma de gancho, encastra por debajo del margen charnelar de valva izquierda, algunas especies con diente lateral posterior en; lithodesma grande y amplio.

Verticordia quadrata E. A. Smith, 1885

(Figura 59A)

Verticordia quadrata E. A. Smith, 1885: 169, figs. 8–8b; Allen & Turner, 1974: 472–478; figs. 65–70; Knudsen, 1982: 129; Salas, 1996: 81, figs 147-148; Allen, 2008: 80; Oliveira & Absalão, 2010b: 812, figs 6-9.

Material tipo: [*Verticordia quadrata*] holotipo: NHMUK 1887.2.9.2743, una valva izquierda.

Localidad tipo: HMS *Challenger*, estación 35, Frente a Palma, Canarias, 1.125 brazas (2.057 m).

Descripción: Concha de tamaño mediano (hasta 8 mm L y 7 mm Al), gruesa, subcuadrada; superficie con gránulos distribuidos entre estrías radiales poco notorias; umbo desplazado anteriormente (1/3 del extremo anterior), prosogiro; lúnula fuertemente marcada; margen anterodorsal inclinado diagonalmente; margen anterior arqueado, estrecho (~ 1/3 de alto que posterior), extendido misma distancia que el umbo; margen posterodorsal con pendiente suave; margen posterior y ventral truncados, perpendiculares entre sí; margen posterior conectando mediante esquinas redondeadas a márgenes posterodorsal y ventral; margen posterodorsal, posterior y ventral de similar longitud; valva derecha con diente cardinal fuerte; valva izquierda edentada.

Distribución geográfica: Atlántico Noroccidental: frente a Nueva Jersey, Virginia y Carolina del Sur (EEUU) y Barbados (Allen & Turner, 1974), Mar del Caribe (Knudsen, 1982), frente a Barbados (Allen & Turner, 1974). Atlántico Nororiental: Frente a Guinea-Bissau (Allen

& Turner, 1974), Islas Canarias (E. A. Smith, 1885), Oeste de France y noroeste de Irlanda (Allen, 2008). Atlántico Sudoccidental: Brasil: Cuenca de Campos , Rio de Janeiro (Oliveira & Absalão, 2010b) y frente a Río Grande del norte (Allen & Turner, 1974); frente al Río de la Plata (Allen & Turner, 1974). Atlántico Sudoriental: Frente a Angola (Allen, 2008).

Distribución batimétrica: 478 m (Allen, 2008) a 4.980 m (Allen & Turner, 1974)

Observaciones: *Verticordia quadrata* tiene una forma subcuadrada muy peculiar, con la mayoría de sus lados casi equidistantes, a diferencia de otras especies del género.

Si bien Allen & Turner (1974) registraron esta especie para la región de estudio (*Atlantis II*, estación 262), no pudo localizarse ningún lote. Se lograron estudiar lotes de otras regiones (MCZ 348044 y 348043) pero contenían ejemplares de *L. abyssicola* (Figura 59B) y *P. gemma* (Figura 59C). Dado estos sucesos, se pone en duda el registro de la especie en estas aguas, sobretodo al tener en cuenta que Allen (2008) no repite el registro de *V. quadrata* cuando enumera las especies identificadas para la estación 262.

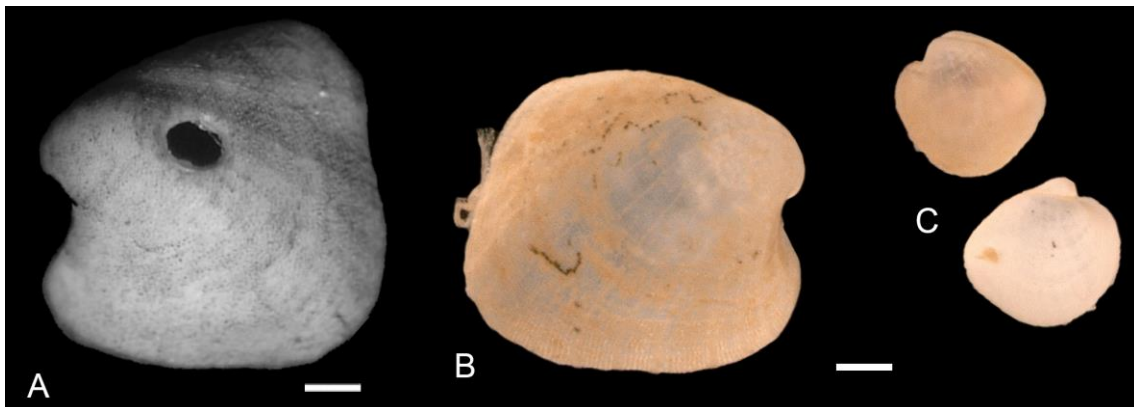


Figura 59 (A) *Verticordia quadrata*: NHMUK 1887.2.9.2743, valva izquierda. (B-C) MCZ 348044 ejemplares de *Lyonsiella abyssicola* (B) y *Policordia gemma* (C). Escala A-C = 1 mm.

Lyosiellidae Dall, 1985

Descripción: Concha pequeña a mediana, delgada, oval a subcuadrada; superficie con estrías radiales, a veces gránulos; eje dorsoventral inclinado anteriormente; margen anterodorsal poco sinuoso, lúnula poco notoria; charnela edentada; ctenidio reducido o ausente; palpos labiales pequeños; músculos taenoides para retracción del sifón inhalante.

Lyonsiella Friele, 1879

Especie tipo: *Lyonsiella abyssicola* M. Sars, 1869, *nomen nudum*. *Pecchiolia abyssicola* G.O. Sars, 1872. Designado por Soot-Ryen (1966).

Descripción: concha oval a subcuadrada, frágil, inflada; inequivalva, valva derecha ligeramente más grande que la izquierda; inequilateral, eje anteroposterior inclinado en relación al dorsoventral; escultura cubierta por líneas radiales, estrías o espinas minúsculas cubiertas de sedimento, restos de periostraco marrón; ligamento interno dentro de un surco longitudinal en el margen posterodorsal y asociado con un bien desarrollado y elongado lithodesma; puede haber ligeros indicios de ligamento externo entre valvas; ctenidios moderadamente reducidos con numerosas lamelas; sifón exhalante algo prominente, inhalante eversible con un anillo interno de tentáculos arbóreos en el borde de la abertura cubierta por pequeñas papilas.

Observaciones: M. Sars (1869) utiliza el nombre *Lyonsiella abyssicola* para unos ejemplares recolectados en agua profundas cercanas a las Islas Lofoten (Noruega), estableciendo así un nombre nuevo de especie y género, no obstante, no aporta ninguna descripción para ninguno, por lo que en el proceso incumple con lo requerido en el artículo 12 del ICZN volviéndose así este nombre un *nomen nudum* en ambas instancias. Muchos autores (Poutiers & Bernard, 1995; Valentisch-Scott, 2012; Oliveira & Absalão, 2010a; entre otros) asignan a G. O. Sars como autor de este género al describir él de manera válida a la especie *Lyonsiella abyssicola*, sin embargo, este autor la coloca dentro del género *Pecchiolia*. Consecuentemente, de acuerdo con Soot-Ryen (1966), Friele (1879) sería el autor original al ser el primero en asignar la *Pecchiolia abyssicola* al género *Lyonsiella*, ya que sería el primer autor en tratarlo como disponible.

Lyonsiella abyssicola (G. O. Sars, 1872)

(Figura 60A-F)

Lyonsiella abyssicola M. Sars, 1869: 257. *nomen nudum*

Pecchiolia abyssicola G.O. Sars, 1872: 25, lám. 3, Fig. 21-43; Jeffreys, 1876: 494; Jeffreys 1882: 931. Verrill 1882: 565; 1884: 278; Pelseneer 1888a; 1888b.

Lyonsiella abyssicola (G.O. Sars 1872) – Friele, 1879: 268; Verrill, 1880: 396; ; Dautzenberg & Fischer, 1897: 228; Dautzenberg, 1927: 349; Clarke, 1962: 68; Soot-Ryen, 1966: 25, lám. 3, Fig. 31; Abbott, 1974: 564; Allen & Turner, 1974: 409-432, Figs. 1-25; Poutiers & Bernard, 1995: 155; Salas, 1996: 80-81, Fig. 151; Allen 2008: 80; Oliveira & Absalão, 2010a: 307-309, figs. 1a-e; Janssen & Krylova 2014: 73; Scarabino *et al.*, 2016: material suplementario, 7.

Material tipo: [*Pecchiolia abyssicola*] lectotipo: NHMO D31115, dos valvas; paralectotipo: D31116, una valva derecha.

Localidad tipo: Lofoten, 120 a 300 brazas (220 a 550 m); Hardangerfjord, 500 brazas (914 m)

Descripción: Concha de tamaño pequeño (hasta 6,8 mm L y 5,5 mm Al), frágil, algo translúcida, forma oval-trapezoidal, inequilateral; inequivalva, valva izquierda más rectangular, valva derecha ligeramente más grande con márgenes dorsal y ventral que sobresalen más allá de valva izquierda; superficie cubierta por hasta aproximadamente 20 líneas radiales espaciadas por grupos de 6-8 gránulos hexagonales generalmente cubiertos por partículas adheridas, periostraco delgado; umbo prosogiro, desplazado anteriormente; lúnula débil; margen anterodorsal inclinado diagonalmente; margen anterior redondeado, estrecho (~1/2 alto que posterior), ligeramente extendido más allá del umbo; margen posterodorsal algo recto, casi paralelo al margen ventral; margen posterior truncado, conectado con posterodorsal y ventral mediante esquinas redondeadas formando ángulos rectos; charnela edentada con litodesma alargado; interior iridiscente con líneas radiales correspondientes a ornamentación externa; impresiones de músculos aductores ligeramente marcadas, anteriores más notorias; línea paleal notable. Sensu G. O. Sars (1872): Sifón inhalante con 12 tentáculos internos arborescentes en borde de la abertura; sifón inhalante y exhalante rodeados por 16 tentáculos externos pequeños; presencia de biso.

Material examinado: MCZ 348034 (39°43'36"N, 70°37'24"W, 2000 m) un individuo; MCZ 353542 (39°48'42"N, 70°40'48"W, 1102 m) dos valvas; MCZ 353545 (39°48'42"N, 70°40'48"W, 1102 m) seis valvas; USNM 35726 (35°12'10"N, 74°57'15"W, 944 m) una valva; USNM 38139 (40°16'50"N, 67°5'15"W, 2359 m) una valva; USNM 48556 (40°02'18"N, 70°23'06"W, 351 m) dos valvas; USNM 48557 (39°48'30"N, 70°54'O, 462 m) una valva; USNM 48558 (39°46'N, 71°10'O, 878 m) dos conchas; USNM 48560 (39°53'N, 70°58'30"W, 668 m) tres conchas; USNM 48562 (39°42'N, 71°31'48"W, 613 m) una concha; USNM 63245 (Groenlandia) tres valvas.

Distribución geográfica: Atlántico Noroccidental: frente a Massachusetts y Newport (Verrill, 1880); frente a Groenlandia y Bermudas (Allen & Turner, 1974); frente a la Isla Terranova, Canadá (Soot-Ryen, 1966). Atlántico Sudoccidental: Brasil: frente a Penambuco (Allen & Turner, 1974) y Río de Janeiro (Absalão & Oliveira, 2010a); frente al Río de la Plata (Allen, 2008). Atlántico Nororiental: Noruega (G. O. Sars, 1872); Canal de Inglaterra y costa de Portugal (Jeffreys, 1876); frente Azores, bahía de Vizaya e Irlanda (Allen & Turner, 1974); Islas Canarias (Allen, 2008).

Distribución batimétrica: 38 a 3.909 m (Allen & Turner, 1974).

Observaciones: El nombre *Lyonsiella abyssicola* M. Sars, 1869, como se mencionó anteriormente, al carecer de descripción es consecuentemente un *nomen nudum*. Por lo tanto, la posterior “redescripción” de esta especie por G. O. Sars (1872), pasó a ser la descripción original de la especie, aunque en esta instancia bajo el género *Pecchiolia*.

Allen & Turner (1974) y Absalão & Oliveira (2010) destacaron que entre los ejemplares recolectados puede observarse un patrón de variación de contorno con el crecimiento, en el cual los ejemplares más jóvenes sub-cuadrangulares, mientras que los más grandes mucho más alargados y de forma trapezoidal. En la variedad de ejemplares analizados para este trabajo se notó esta variación de contorno (Figura 60).

El único registro de esta especie en la región de estudio se dio a partir de material recolectado en la Exp. *Atlantis II* (estación 246) e identificado por Allen (2008). Sin embargo, el material está ausente dentro del tubo del lote correspondiente (MCZ 348027) y no se ha recolectado desde entonces en la región, por lo que su registro no puede verificarse o refutarse aún.

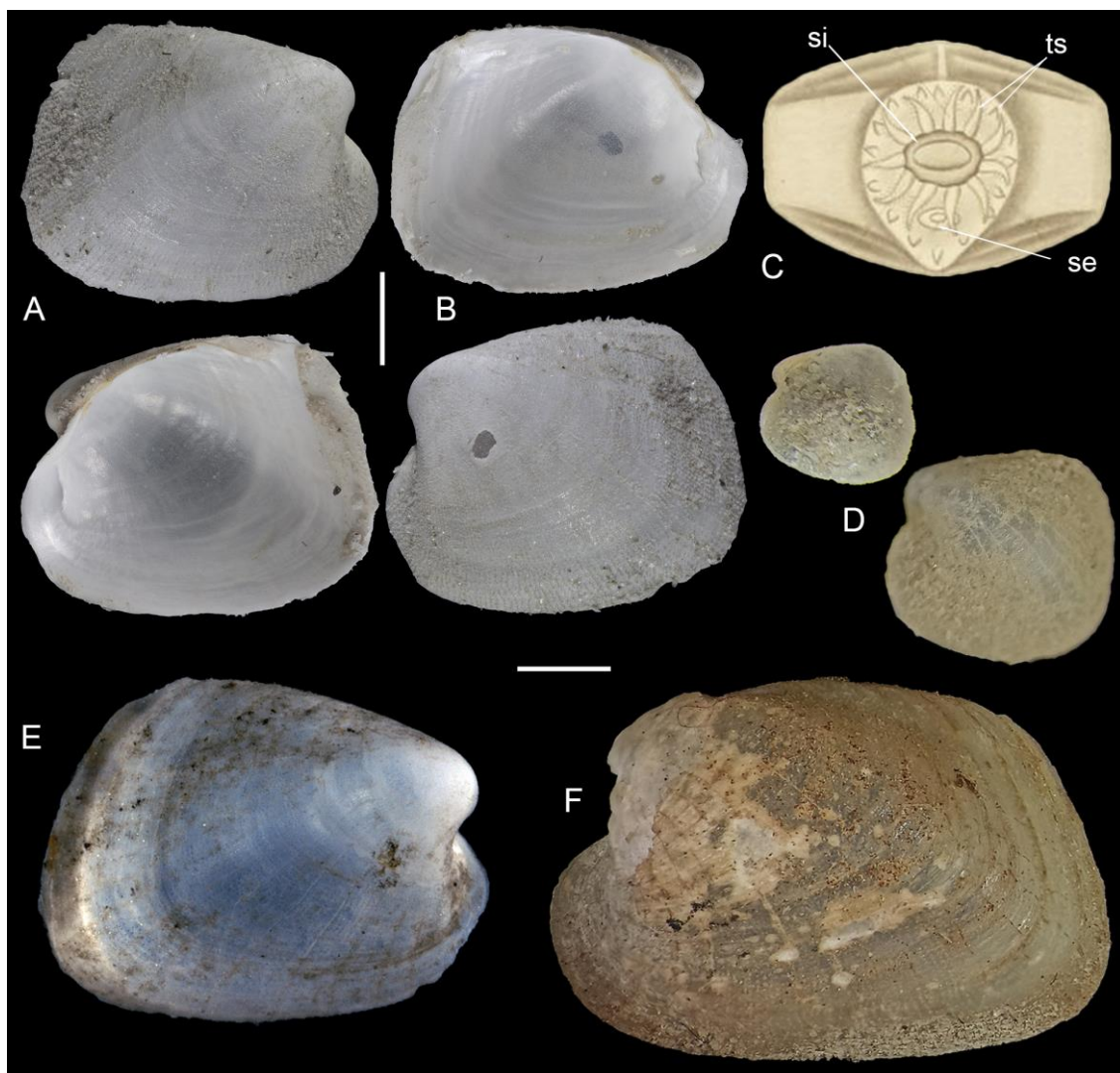


Figura 60 (A-F) *Lyonsiella abyssicola*. (A-B) *Pecchiolia abyssicola* Lectotype: NHMO D 31115, ambos lados de valva derecha (A) e izquierda (B); (C) Ilustración de la zona sifonal tomada de Sars (1872); (D) USNM 48560, dos juveniles; (E) MCZ 353542, lado externo de valva derecha; (F) USNM 63245, lado externo de valva izquierda. se: sifón exhalante; si: sifón inhalante; ts: tentáculos sifonales. Escala: A-F = 1 mm

Lyonsiella perplexa Allen & Turner, 1974

Lyonsiella perplexa Allen & Turner, 1974: 437-440, figs. 33-34; Poutiers & Bernard, 1995: 146; Scarabino, 2003: 239; Janssen & Krylova, 2014: 73; Scarabino *et al.*, 2015.

Material tipo: [*Lyonsiella perplexa*] holotipo: MCZ 272671, no estudiado.

Localidad tipo: Exp. Chain, estación 76: 39°38'18"N, 67°57'48"O, 2.862 m.

Descripción: Ver Allen & Turner (1974).

Distribución geográfica: Atlántico Noroccidental: frente a Massachusetts y Surinam (Allen & Turner, 1974). Atlántico Nororiental: frente a Irlanda (Allen, 2008). Atlántico Sudoccidental: frente al Río de la Plata (Allen & Turner, 1974).

Distribución batimétrica: 475 m a 4.632 (Allen, 2008)

Observaciones: *Lyonsiella perplexa* fue citada por Allen & Turner (1974) en la región de estudio (estación 264 de la Exp. *Atlantis II*). Sin embargo, dentro de la colección estudiada por los autores y depositada en MCZ no se encontraron lotes que contengan especímenes argentinos. Así como pasó con el registro de *V. quadrata*, Allen (2008) omitió a *L. perplexa* en su lista de especies registradas para la cuenca Argentina.

Lyonsiella cf. fragilis Allen & Turner, 1974

(Figura 61B–C)

Material examinado: MCZ 353551 (36°27'S, 53°31'O, 497–518 m) dos individuos; MCZ 353553 (36°35'35"S, 53°22'59"O, 993 – 1.011 m) un individuo.

Distribución geográfica: frente al Río de la Plata como *Lyonsiella fragilis* (Allen & Turner, 1974; Allen, 2008).

Distribución batimétrica: 497 a 1.470 m (Allen & Turner, 1974).

Descripción: Concha pequeña (~1,5 mm L, 1,1 mm Al), alargada; superficie cubierta por 9-10 líneas radiales marcadas por coloración; margen posterodorsal recto; margen posterior truncado; margen anterodorsal inclinado; margen anterior prolongado y redondeado; margen ventral ampliamente redondeado, casi horizontal.

Observaciones: Allen & Turner (1974) identificaron especímenes de *Lyonsiella* recolectados en el talud continental uruguayo como *Lyonsiella fragilis* durante la Exp. *Atlantis II*. Dos lotes, MCZ 353551 (estación 236) y MCZ 353553 (estación 237), se encuentran en el MCZ, pero solo el primero tiene individuos bien conservados. Los autores mencionaron también un registro de la estación 239, pero el lote no se encontró en la colección. Al igual que

con *V. quadrata* y *L. perplexa*, los registros de *L. fragilis* no fueron mencionados por Allen (2008), quien omitió a *L. perplexa* en su lista de especies registradas para la cuenca Argentina.

El material estudiado presentó un margen posterior truncado en lugar de redondeado, como se describió originalmente para *L. fragilis* (Allen & Turner, 1974). En consecuencia, la curvatura entre el margen posterodorsal y el posterior forma un ángulo recto en lugar de uno obtuso. Además, el margen anterior es redondeado en lugar de recto, y el borde festoneado no se observó en los especímenes estudiados. Por último, el espécimen más grande registrado por los autores mide 8,9 mm de longitud, mientras que los especímenes uruguayos miden alrededor de 1,5 mm de longitud. El holotipo de *L. fragilis* está fragmentado en varias piezas y el paratipo consiste en una lámina de microscopio, lo que dificulta una comparación directa con estos especímenes uruguayos. Aunque estas diferencias podrían interpretarse como ontogenéticas, una identificación concluyente será posible cuando haya más especímenes disponibles. Como consecuencia de estas diferencias morfológicas y la omisión de los registros en Allen (2008) hemos decidido identificar los especímenes de estos dos lotes como *Lyonsiella* cf. *fragilis* hasta que se realice una comparación más exhaustiva. Como los ejemplares del registro faltante no pudieron ser localizados, se respetará su identificación original como *Lyonsiella fragilis* hasta poder ser inspeccionados.

Lyonsiella cf. *fragilis*, al igual que *L. abyssicola*, tiene un contorno alargado. Sin embargo, este último tiene más líneas radiales, una proyección anterior ampliamente redondeada en lugar de aguda y un margen anterodorsal más verticalmente inclinado.



Figura 61 *Lyonsiella fragilis* (A) Ilustración original de Allen & Turner (1974). *Lyonsiella* cf. *fragilis*. (B–C) MCZ 353551: vista externa de ambos especímenes. Escala A–C = 1 mm.

Lyonsiella sp. nov.

(Figura 62A–G)

Descripción: Concha de tamaño mediano (hasta 14 mm L, 11 mm Al, 4,6 mm An), frágil, algo translúcida, forma oval-trapezoidal, inequilateral; inequivalva, valva izquierda más rectangular, valva derecha ligeramente más grande con márgenes dorsal y ventral que sobresalen más allá de valva izquierda; superficie con hasta 50 líneas radiales espaciadas por filas radiales de 4-8 espinas piramidales, generalmente cubiertas por partículas adheridas; umbo prosogiro, desplazado anteriormente; lúnula débil; margen anterodorsal inclinado diagonalmente; margen anterior redondeado, estrecho (~1/2 alto que posterior), ligeramente extendido más allá del umbo; margen posterodorsal algo recto, casi paralelo al margen ventral; margen posterior truncado, conectado con posterodorsal y ventral mediante esquinas redondeadas formando ángulos rectos; charnela edentada con litodesma alargado; interior iridiscente con líneas radiales correspondientes a estriaciones externas; impresiones de músculos aductores ligeramente marcados, anteriores más notorias; línea paleal notable; demibranchia externa con 50 filamentos branquiales e interna con 60; sifón inhalante con 12 tentáculos internos arborescentes en borde de abertura, 10 tentáculos externos pequeños alrededor, dos tentáculos externos pequeños dorsales; sifón exhalante rodeado por 13 tentáculos externos pequeños (7 más grandes intercalados con 6 más pequeños); presencia de biso.

Material examinado: MACN-In 44328 (37°49'40''S, 54°07'56''O, 1.395 m), un individuo; MACN-In 44327 (38°01'26''S, 53° 51'01''O, 2.212 m), un individuo; MACN-In 44326 (54°36'14''S, 62°50'55''O, 647 m) dos valvas.

Distribución geográfica: Cañón submarino Mar del Plata y Banco Burdwood (Pacheco *et al.*, en revisión).

Distribución batimétrica: 647 a 2.212 m (Pacheco *et al.*, en revisión).

Observaciones: *Lyonsiella abyssicola* es una especie comparable; sin embargo, tiene 16 tentáculos que rodean ambos sifones, mientras que *Lyonsiella* sp. nov. tiene 25 (Figura 62G). El número de tentáculos es el mismo tanto en el ejemplar más pequeño (7 mm L) como en el más grande (14 mm L), por lo que puede descartarse la posibilidad de que este número de tentáculos varía con el tamaño del ejemplar. Además, la nueva especie alcanza un tamaño mayor y presenta más líneas radiales que *L. abyssicola* (hasta 14 mm y 50 líneas vs 5 mm y 20 líneas) (Figura 62A–B). Por último, mediante SEM, puede observarse que la superficie de *Lyonsiella* sp. nov. cuenta con espinas piramidales y filosas (Figura 62E) mientras que *L.*

abyssicola, *Lyonsiella frieli* Allen & Turner, 1974 y *Allogramma formosa* cuentan con espinas más delgadas y con un extremo estrellado (Oliveira & Absalão, 2010a)

Allen & Turner (1974) informaron de 14 tentáculos sifonales internos y 13 externos en sus especímenes de *L. abyssicola* (3 rodeando el sifón exhalante y 10 rodeando el inhalante). También observaron la presencia de una proyección en la valva derecha anterior al litodesma, que está ausente en *Lyonsiella* sp. nov. y *L. abyssicola*.

Otras especies comparables de *Lyonsiella* incluyen *L. subquadrata* (Jeffreys, 1882), distinguible por un margen anterior más ancho, prolongado y ovalado; *L. perplexa*, con un margen anterior angular y un menor número de tentáculos (~15); y *L. fragilis*, con un margen anterodorsal mucho más horizontal, un margen anterior más prolongado y menos líneas radiales (8-18).

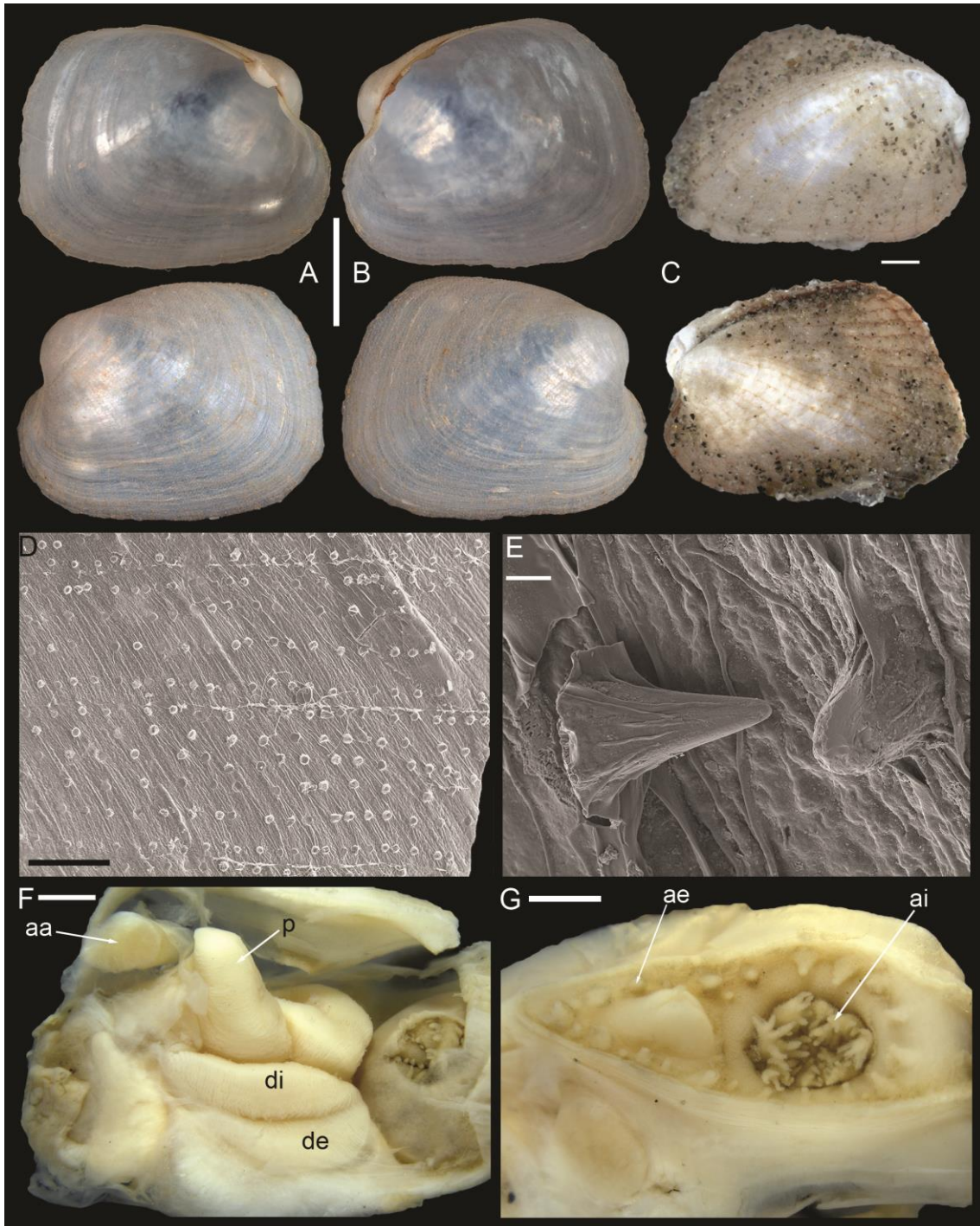


Figura 62 (A-G) *Lyonsiella* sp. nov. (A-B) MACN-IN 44326: valvas izquierda (A) y derecha (B). C MACN-In 44328, ambos lados del individuos; (D-E) Ornamentación del caparazón a través de MEB: vista general de la superficie (D) y acercamiento a las espinas piramidales (E). (F-G) MACN-In 44327, partes blandas: Vista ventral del septo (F), vista frontal de los sifones (G). aa: músculo aductor anterior; ae: anillo tentacular externo; ai: anillo tentacular interno; de: demibranchia externa; di: demibranchia interna; p: pie. Escala A-B = 5 mm; C, F-G = 1 mm; D = 200 μ m; E = 10 μ m.

Allogramma Dall, 1903

Especie tipo: *Lyonsia formosa* Jeffreys, 1876. Designación original.

Descripción: Valvas con pliegues verticales y radiales, con una hiancia sifonal; superficie cubierta de gránulos y espinas en el lado posterodorsal; sifones cortos con numerosos tentáculos rodeándolos; pie linguiforme.

Allogramma formosa (Jeffreys, 1882)

(Figura 63A-B)

Lyonsia formosa Jeffreys, 1882: 930, lám. 70, fig. 1; E. A. Smith, 1885: 72, lám. 6, figs. 3-3b; Dautzenberg, 1898: 89; Locard, 1898: 218; Clarke, 1962: 68.

Allogramma formosa – Dall, 1903: 1514.

Lyonsiella formosa – Allen & Turner, 1974: 447-455, figs. 43-49; Morton, 1984: 284, figs. 1-11; Morton, 2003: 363; Olabarría, 2005: tab. 1.

Spinolyonsiella fromosa – Scarlato & Starobogatov, 1983

Lyonsiella cf. formosa – Oliveira & Absalão 2010a

Allogramma formosum (in error pro *formosa*) – Huber, 2010: 796.

Allogramma formosa – Machado *et al.*, 2019: 53, figs. 6-7.

Material tipo: [*Lyonsia formosa*] sintipos: NHMUK 1885.11.5.1210, una concha; USNM 172139 y USNM 172141 no fueron estudiados

Localidad tipo: [*Lyonsia formosa*] Exp. *Porcupine* estación 23; Exp *Challenger* Islas Canarias, 620 brazas (1.134 m) y Golfo de México 349 brazas (638 m); Exp. *Travailleur* Bahía de Vizcaya, 552-600 brazas (1.010-1.098 m).

Descripción: Concha mediana (hasta 20 mm L y 13 mm Al), subrectangular, alargada, frágil, delgada, semitransparente, inequilateral, equivalva; superficie con espinas pequeñas; 6-

8 pliegues radiales en porción posterodorsal, pliegue más anterior y desarrollado va desde umbo a esquina posteroventral, resto baja gradualmente en desarrollo hasta borde posterodorsal; sutil pliegue radial, casi vertical, desde umbo a margen ventral; hileras radiales de gránulos; arrugas en zona anterior; márgenes anterodorsal y posterodorsal descendiendo con pendiente suave; margen posterior truncado; margen anterior redondeado; margen ventral redondeado formando amplia curva, casi horizontal; margen posteroventral con sinuosidad muy sutil.

Material examinado: ZUEC 7003 (37°49'39''S, 54°7'56''O, 1.395 m) un individuo.

Distribución geográfica: Atlántico Noroccidental: Golfo de México (Jeffreys, 1882); frente a Massachusetts, Estados Unidos (Allen, 2008). Atlántico nororiental: Frente a Islas Canarias (Jeffreys, 1882); Bahía de Vizcaya y Azores (Allen & Turner, 1974); frente a Marruecos, y Ginea-Bisáu (Allen, 2008). Atlántico sudoccidental: Brasil: frente a Río Grande del Norte (Allen, 2008) y Cuenca de Campos, Río de Janeiro (Absalão & Oliveira, 2010a); Cañón submarino Mar del Plata (Machado *et al.*, 2019).

Distribución batimétrica: 366 a 3.783 m (Allen & Turner, 1974)

Observaciones: Dall (1903) estableció a *Allogramma* para incluir únicamente esta especie de la familia Lyonsiidae. Allen & Turner (1974), mediante caracteres anatómicos descubrieron su más cercana relación a los Lyonsellidae, en particular el género *Lyonsiella*, al cual fue trasladada. En base a esta información, Scarlato & Starobogatov (1983) crearon la familia Spinolyonsiellidae y el género *Spinolyonsiella* designando a *L. formosa* como especie tipo, por lo que este género pasó a ser un sinónimo objetivo junior de *Allogramma*. Poutiers & Bernard (1995) dudan de la identidad de los especímenes estudiados por Allen & Turner (1974), consecuentemente dudando el cambio nomenclatural establecido por dichos autores. No obstante, la descripción de estos ejemplares parece coincidir con aquella provista por Morton (1984) y Machado *et al.* (2019).

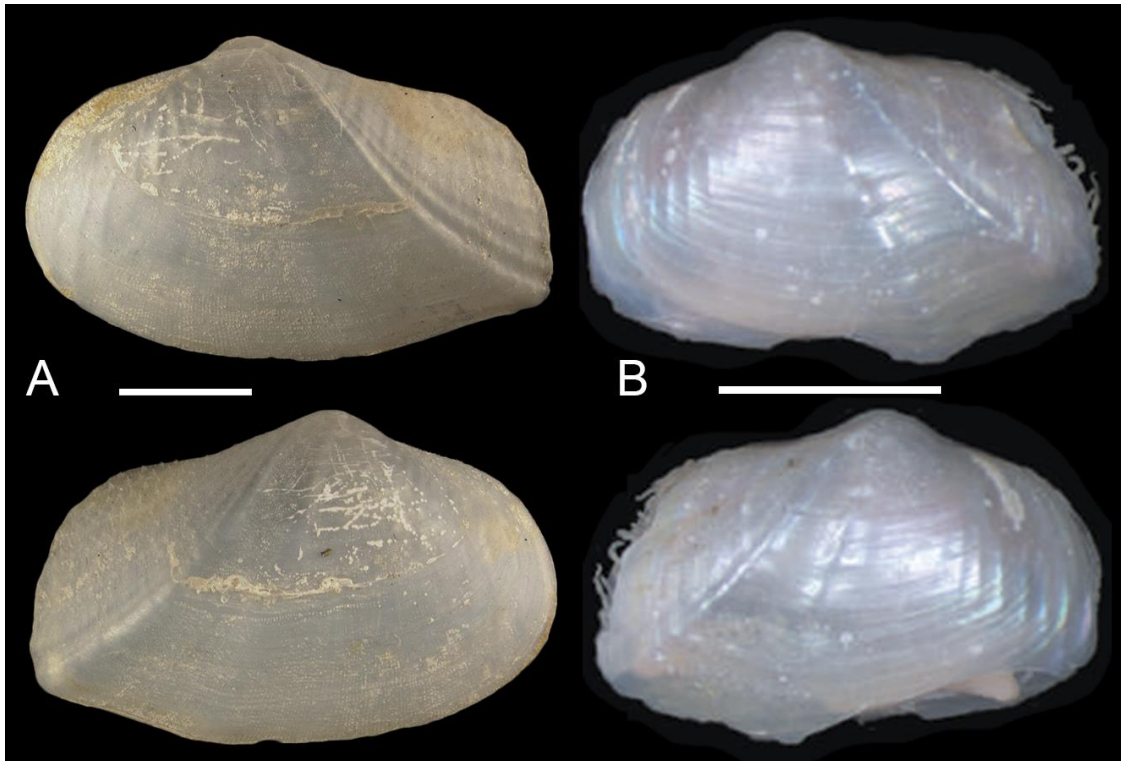


Figura 63 (A-B) *Allogramma formosa*. (A) *Lyonsia formosa* NHMUK 1885.11.5.1210, sintipo: ambos lados de un ejemplar; (B) ZUEC 7003: ejemplar recolectado en el Talud Continental Argentino estudiado en Machado *et al.* (2019). Escala: A-B = 5 mm.

Policordia Dall, Bartsch & Rehder, 1938

Especie tipo: *Policordia diomedea* Dall, Bartsch & Rehder, 1938. Designación original.

Descripción: Concha suborbicular frágil, inflada, inequilateral; inequivalva, valva derecha ligeramente más grande que la izquierda; contorno en forma de D; lúnula marcada; superficie únicamente ornamentada con estrías radiales, desprovista de gránulos o espinas; umbones prosogiros; margen posterodorsal y posterior conectados formando curva muy prolongada; charnela edentada; ctenidios variablemente reducidos o ausentes.

Policordia gemma (Verrill, 1880)

(Figura 64A-E)

Lyonsiella gemma Verrill, 1880: 396 – E. A. Smith, 1885: 166; Clarke 1962: 69.

Pecchiolia insculpta - Jeffreys, 1882: 932, lám. 70, fig. 4.

Pecchiolia gemma - Verrill 1882: 565; 1884: 258, lám. 30, figs. 7-8; E. A. Smith, 1889: 423.

Lyonsiella insculpta – Dall, 1886: 288.

Policordia insculpta – Abbott, 1974: 564, fig. 6180.

Policordia gemma - Soot-Ryen, 1966: 22, 23, fig. 13, lám 1, figs. 8-10, lám. 2, figs. 24-25; Allen & Turner, 1974: 494-499, figs. 84-89; Pouiters & Bernard, 1995: 160; Allen, 2008: 118-119; Oliveira & Absalão, 2010a: 313-315, figs. 3a-k; Janssen & Krylova, 2014: 74.

Polycordia gemma (in error pro *Policordia*) - Salas, 1996: 73, figs. 109-110.

Material tipo: [*Lyonsiella gemma*] holotipo: USNM 48552, dos valvas; [*Pecchiolia insculpta*] holotipo por monotipia: USNM 63236, una valva.

Localidad tipo: [*Lyonsiella gemma*] Fish Hawk R/V, estación 892, 487 brazas (891 m). [*Pecchiolia insculpta*] Exp. *Travailleur*, Bahía de Vizcaya, 552-645 brazas (1.009-1.180 m); frente a Palermo, Italia, 162 brazas (296 m).

Descripción: Concha pequeña (hasta 7 mm L y 6 mm Al), blanca, semitransparente, inflada; superficie ornamentada por hasta 35 estrías radiales cubiertas de partículas adheridas cerca de los bordes; periostraco delgado, pálido; umbos grandes, prominentes, prosogiros, desplazados anteriormente; margen posterodorsal con pendiente fuerte; margen anterodorsal con pendiente suave; margen anterior forma amplia curva, casi horizontal, junto con márgenes anterodorsal y anteroventral; margen ventral arqueado; margen posterior alto, se extiende mediante curva de variable desarrollo (desde redondeada y corta hasta arqueada y prolongada); margen charnelar con sinuosidad marcada.

Material examinado: MCZ 353536 (37°13'18''S, 52°45'O, 3.305 a 3.317 m) dos individuos; MCZ 353540 (37°40'54''S, 52°19'18''O, 3899 a 3917 m) un individuo; USNM 35182 (no georreferenciado) dos valvas; USNM 38097 (41°09'40''N, 66°02'20''O, 2.295 m) una valva; USNM 48553 (no georreferenciado) tres conchas.

Distribución geográfica: Atlántico noroccidental: frente a Massachusetts, Estados Unidos (Verrill, 1880); frente a Isla Terranova (Soot-Ryen, 1966). Atlántico nororiental: Bahía de

Vizcaya como *Pecchiolia insculpta* (Jeffreys, 1881); frente a Islas Canarias y Azores (Allen & Turner, 1974); frente a Irlanda (Allen, 2008). Atlántico sudoccidental: Brasil: frente a Río Grande del Norte (Allen & Turner, 1974) y Cuenca de Campos, Río de Janeiro (Absalão & Oliveira, 2010a); frente al Río de la Plata (Allen & Turner, 1974). Atlántico Sudoriental: frente a Namibia (Allen & Turner, 1974). Mar Mediterráneo: Palermo como *Pecchiolia insculpta* (Jeffreys, 1881).

Distribución batimétrica: 73 m (Poutiers & Bernard, 1995) a 3.917 m (Allen & Turner, 1974)

Observaciones: Al comparar el material tipo de *P. gemma* (USNM 48552, holotipo, Figura 64A-B) y *P. insculpta* (USNM 63236, holotipo, Figura 64C), puede notarse que la diferencia principal entre ambos consiste en el contorno, la primera es suborbicular mientras que la segunda es más globular o cordiforme. Esto se debe a las diferencias notorias de la curva que se forma entre el margen posterodorsal y posterior. En el tipo de *P. gemma*, la curva es muy arqueada y prolongada, mientras que en el de *P. insculpta* es corta y redondeada. Soot-Ryen (1966) y E. A. Smith (1889), resaltaron estas mismas diferencias, pero, al inspeccionar un gran número de especímenes con diversos contornos intermedios, dudaron sobre la posibilidad de que ambos sean extremos de una única especie de contorno variable. Allen & Turner (1974) contaron con un mayor número de ejemplares y no solo observaron este mismo patrón de variabilidad, sino que no fueron capaces de encontrar diferencias anatómicas que contradijeran esta idea, confirmando así la sinonimia de ambas especies. Oliveira & Absalão (2010b) incluso resaltaron la gran similitud morfológica entre el gran número de especies de *Policordia*, enfatizando que muchas de ellas probablemente resulten variaciones de la misma especie, lo cual puede verse en el caso de *P. gemma* y *P. insculpta*.

Allen & Turner (1974) realizaron dos registros de *P. gemma* en la región de estudio (*Atlantis II* estaciones 256 y 259). Dos lotes conteniendo ejemplares de *P. gemma* de estas estaciones fueron localizados en la MCZ: MCZ 353536 (Figura 64D) y MCZ 353540 (Figura 64E). Es importante resaltar que Allen & Turner (1974) mencionaron en su trabajo un mayor número de especímenes registrado al visto en los lotes. El destino de los especímenes faltantes se desconoce.

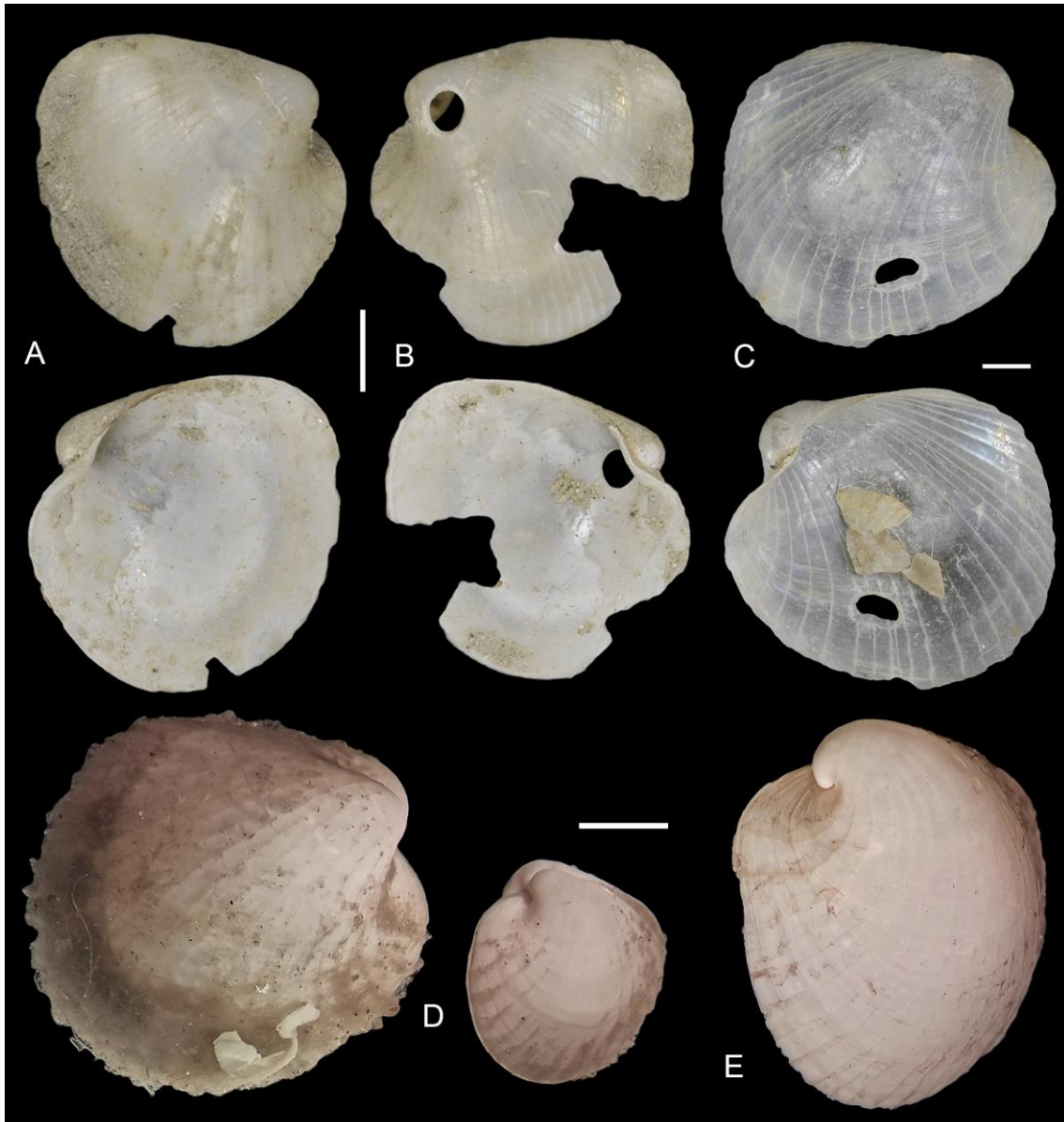


Figura 64 (A-E) *Policordia gemma*. (A-B) *Lyonsiella gemma* USNM 48552, holotipo: valva derecha (A) e izquierda (B); (C) *Verticordia insculpta* USNM 63236, holotipo: ambos lados de valva derecha; (D) MCZ 353536: dos individuos; (E) MCZ 353540: una valva derecha.. Escala: A-E = 1 mm.

Policordia angelika (Linse, 2002)

(Figura 65A-B)

Lyonsiella angelika Linse, 2002: 129-130, lám. 21, figs. 9.1.2 34-35.

Policordia angelika – Engl, 2012: 64, lám. 13, figs. 5a-b

Material tipo: [*Lyonsiella angelika*] holotipo: ZMH 2849, un individuo.

Localidad tipo: 61°16'36''S, 57°01'42''O (Islas Shetland del Sur), 1.444 m.

Descripción: Concha pequeña (5,5 mm L y 5 mm Al), blanca, semitransparente, inflada; superficie con hasta 35 estrías radiales cubiertas de partículas adheridas cerca de los bordes; periostraco delgado, pálido; umbos grandes, prominentes, prosogiros, desplazados anteriormente; margen anterior forma amplia curva, casi horizontal, junto con márgenes anterodorsal y anteroventral; margen ventral arqueado; margen posterior alto, se extiende mediante curva arqueada y corta.

Distribución geográfica y batimétrica: Se conoce únicamente para su localidad tipo.

Observaciones: Es importante resaltar el gran parecido que tiene con *P. gemma*. No se pudo inspeccionar el material tipo en persona por lo que solo se cuenta con la información externa provista en la fotografía original provista por Linse (2002) (Figura 65). Se necesita una comparación más completa para así evaluar si se trata de la misma especie o no.

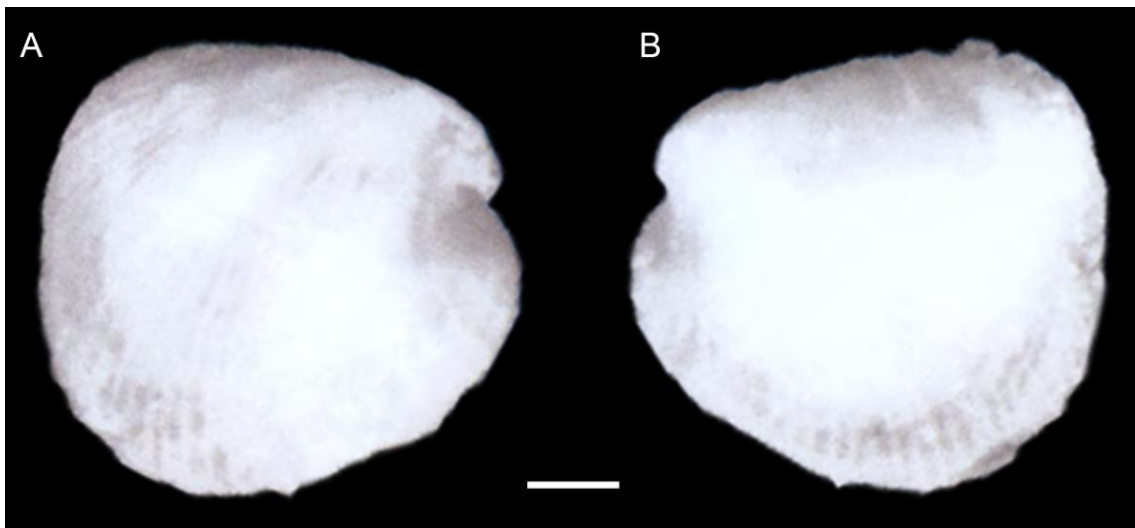


Figura 65 *Policordia angelika*. ZMH 2849, holotipo: valva derecha (A) e izquierda (B). Escala: 1 mm.

Capítulo 6 – Análisis biogeográfico

En este estudio se incluyeron aquellas especies con registros verificados y georreferenciados (Figura 66 y Figura 67). Consecuentemente se excluyeron del análisis a *Cuspidaria* sp., especies con registros dudosos (*Cuspidaria parva*, *C. smirnovi*, *C. multicostata*, *Myonera alleni*, *M. paucistriata*, *Rhinoclama notabilis*, *Tropidomya abbreviata*, *Cetoconcha sarsii*, *C. bulla*, *Verticordia quadrata*, *Lyonsiella abyssicola*, *L. perplexa* y *L. fragilis*) y *Cardiomya cleryana* debido a que es el único representante de Septibranchia que habita en aguas someras (profundidades superiores a 200 m). En la Tabla 11 se presenta la matriz de presencia y ausencia empleada para el análisis jerárquico de conglomerados.

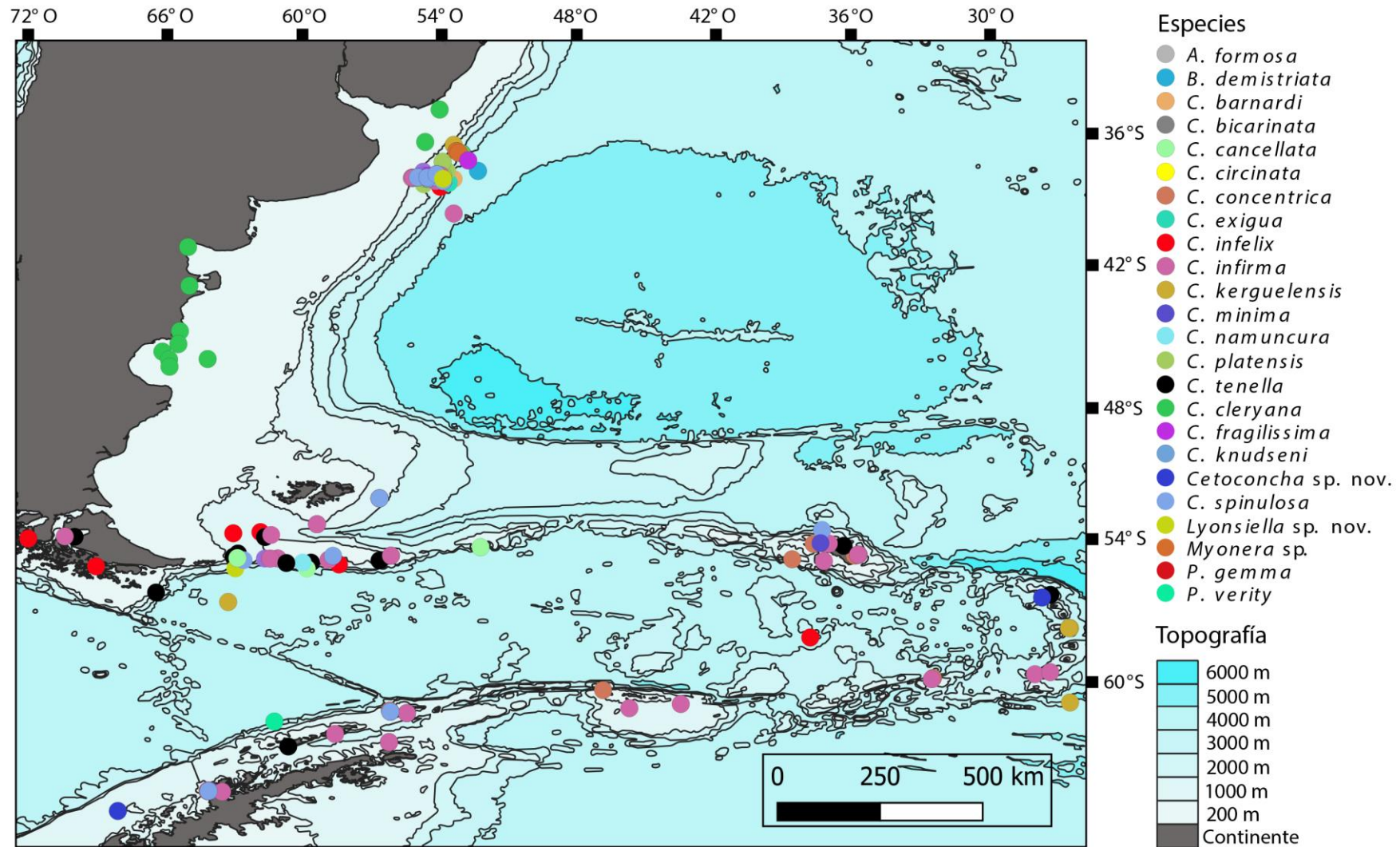


Figura 66 Registros de septibranquios en la región de estudio.

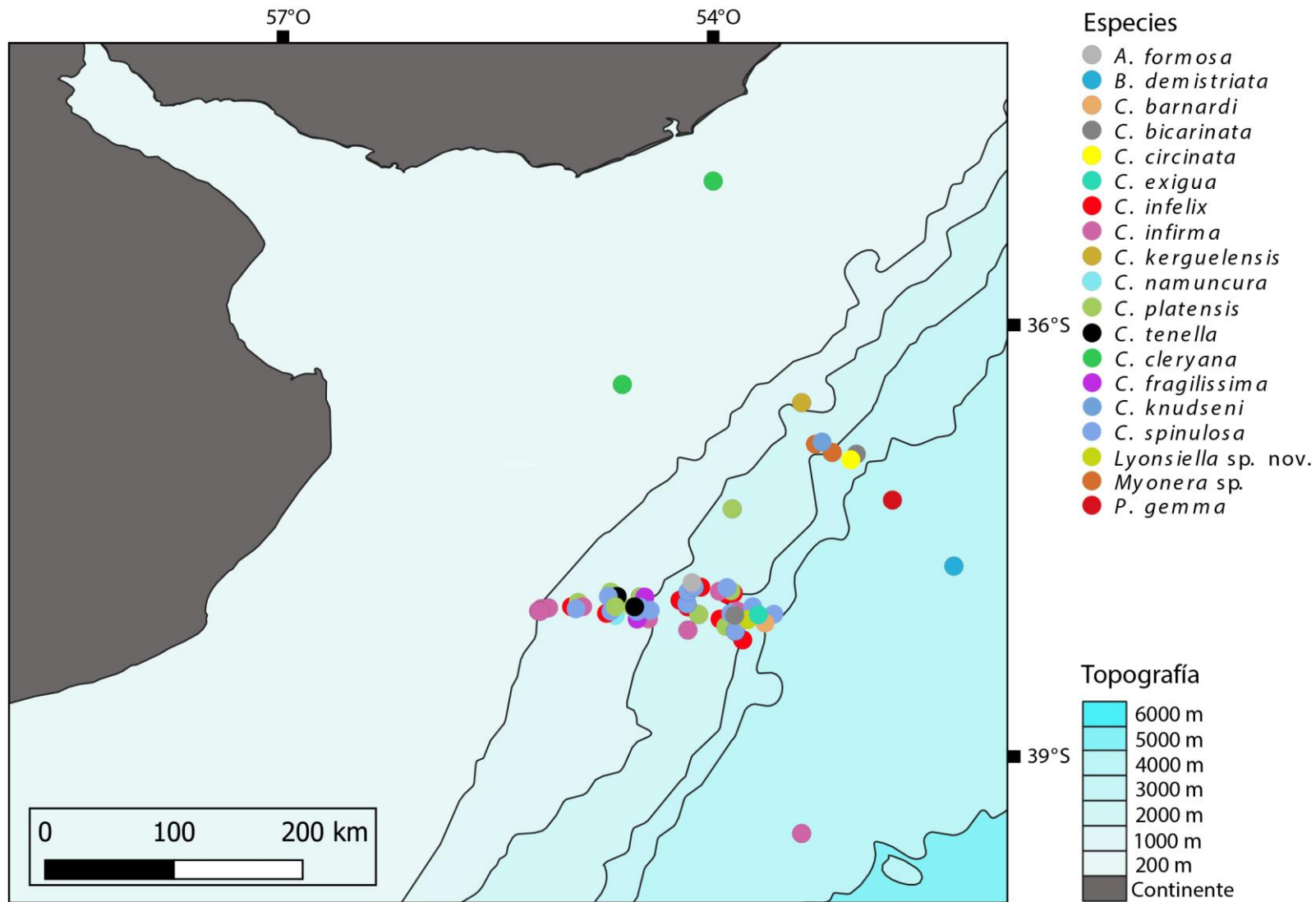


Figura 67 Registros de septibranquios en el norte del Mar Argentino y sus alrededores.

Tabla 11 Matriz de presencia y ausencia a partir de los registros de 23 especies de Septibranquios en el Mar Argentino.

Especie	BB1	BB2	MAL	TIE	IAS 1	IAS 2	IAS 3	ANT	TN 1	TN 2	TN 3	TN 4
<i>B. demistriata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>C. barnardi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. bicarinata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. cancellata</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. circinata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. concentrica</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>C. exigua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. fragilissima</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>C. infelix</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>C. infirma</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0
<i>C. kerguelensis</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
<i>C. knudseni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>C. minima</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>C. namuncura</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>C. platensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>C. tenella</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0
<i>Cetoconcha</i> sp.	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>C. spinulosa</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0
<i>Lyonsiella</i> sp. nov.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Myonera</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>P. gemma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. verity</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>A. formosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0

El análisis de agrupamientos de especies (Figura 68A) separó 6 grupos: (1) *Policordia gemma* y *Bathyneuera demistriata*; (2) *Cuspidaria bicarinata*, *Cuspidaria exigua*, *Cuspidaria circinata* y *Cuspidaria barnardi*; (3) *Cardiomya knudseni*, *Allogramma formosa*, *Lyonsiella* sp. nov. y *Myonera* sp.; (4) *Cuspidaria tenella*, *Cuspidaria infelix*, *Cuspidaria infirma*, *Cuspidaria namuncura*, *Cuspidaria platensis*, *Cuspidaria cancellata*, *Cardiomya fragilissima*, *Cetoconcha spinulosa*; (5) *C. minima*, *C. concentrica* y *Cetoconcha* sp. nov.; (6) *Cuspidaria kerguelensis* y *Protocuspidaria verity*. La ordenación NMDS (Figura 68B) mostró resultados similares a los del dendrograma, con un valor de estrés significativo de 0,01.

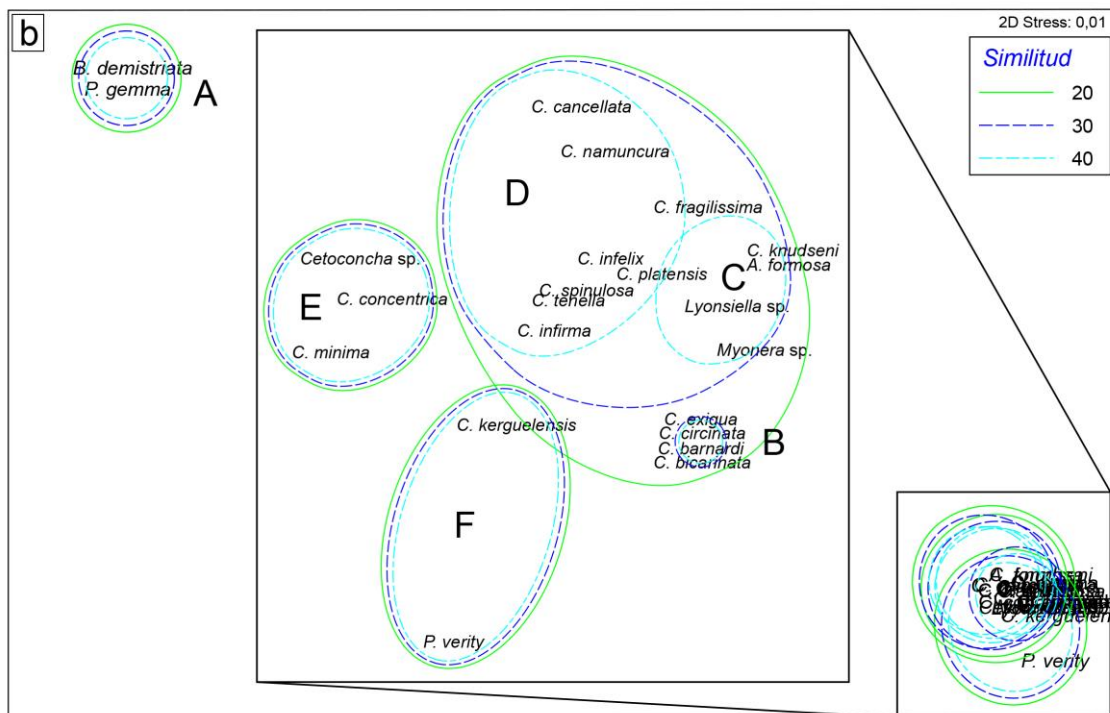
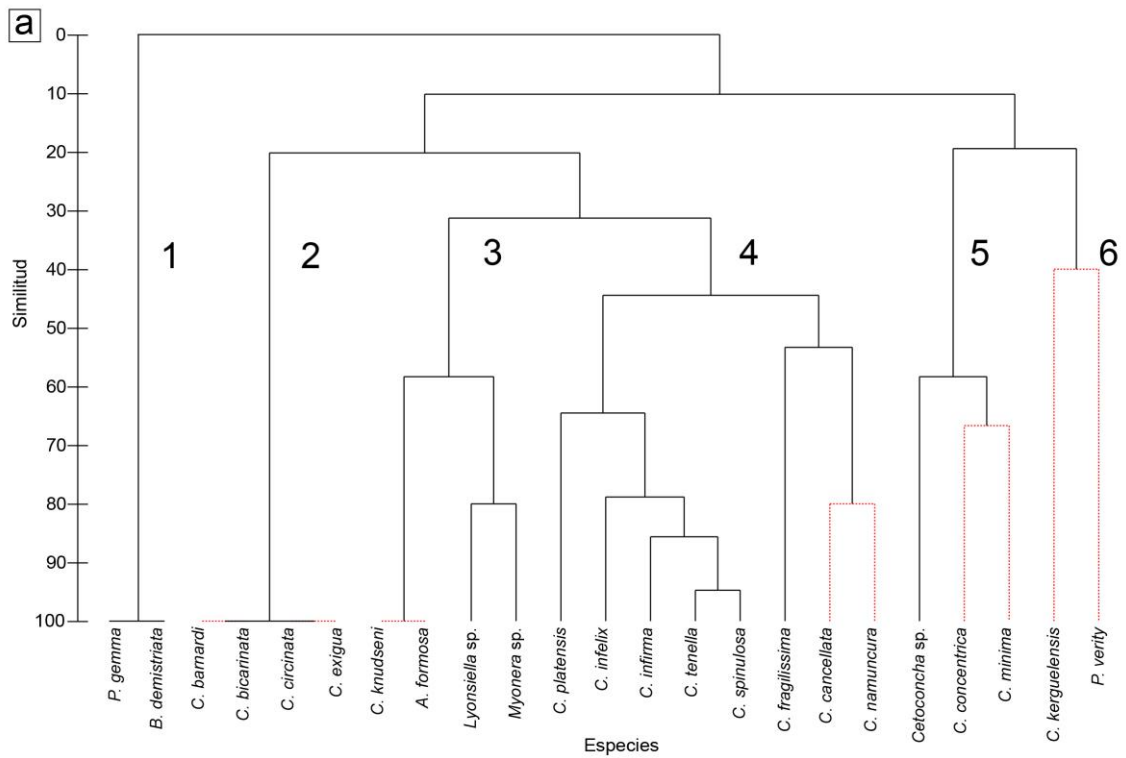


Figura 68 (A) Agrupamiento jerárquico aglomerativo de 23 especies de Septibranchia basado en una matriz de presencia/ausencia del área estudiada. (B) Escalado multidimensional no métrico de especies, valor de estrés = 0,01. Muestras estandarizadas por Resemblanza Total: S8 Sorensen.

El análisis de agrupamientos de secciones según las corrientes marinas basado en una matriz de presencia/ausencia (Figura 69A) dividió las secciones en cuatro grupos principales: (A) que incluye TN 4, (B) que contiene IAS 3, (C) con IAS 1, IAS 2 y ANT y (D) con las restantes,

los últimos dos con un nivel de similitud de hasta 40. Al mismo tiempo, d se divide en dos grupos con una similitud de hasta 50: el primero (D1) incluyendo BB2, TIE, MAL y TN 1, y el segundo (D2) TN 2 y TN 3. Los grupos de la NMDS (Figura 69B) se asemejaban a los identificados por el agrupamiento con un valor de estrés significativo de 0,01.

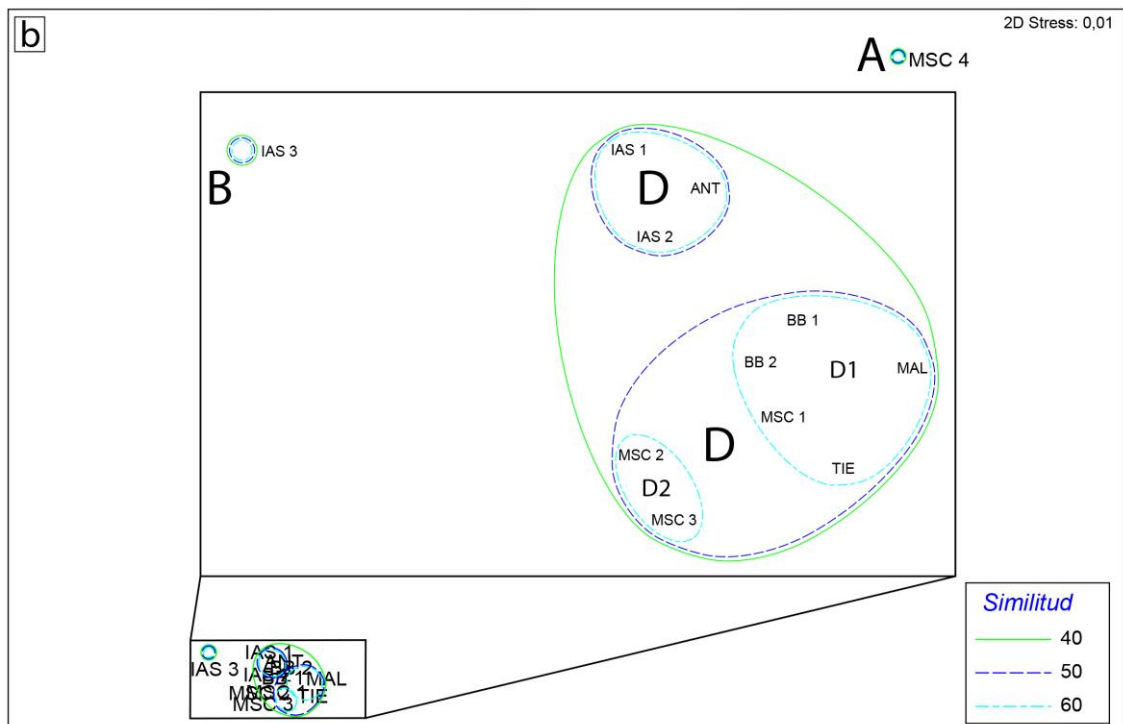
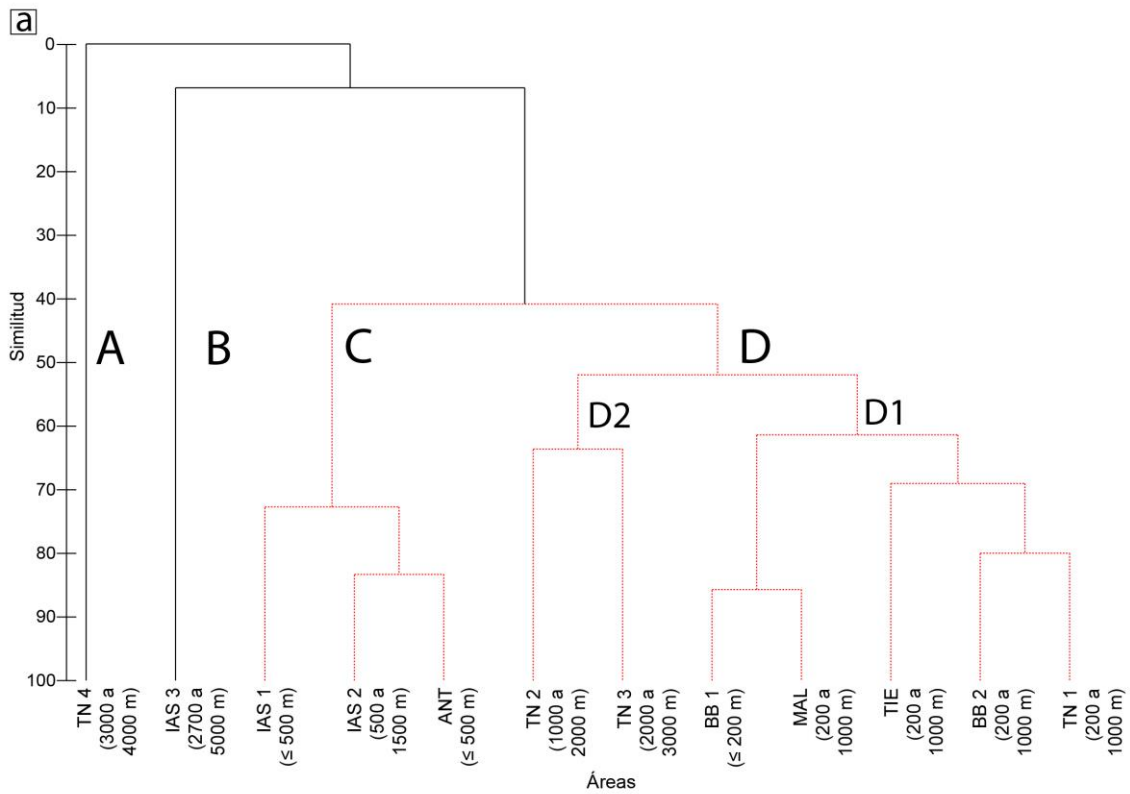


Figura 69 (A) Agrupamiento jerárquico aglomerativo de secciones basado en una matriz de presencia/ausencia del área estudiada. (B) Escalado multidimensional no métrico de secciones, valor de estrés = 0,01. Muestras estandarizadas por Resemblanza Total: S8 Sorensen.

Capítulo 7 - Análisis molecular

Análisis de calidad de las secuencias obtenidas

Los cromatogramas permitieron observar bajos valores de Qv score de la mayoría de las secuencias obtenidas a excepción de los tres fragmentos de 18S de uno de los especímenes de *Cuspidaria infelix*. Por otro lado, la comparación con otras secuencias mediante el algoritmo BLASTn permitió ver que los fragmentos 1F-5R y 3F-18Sbi daban altos niveles de similitud con las secuencias de *Cuspidaria* registradas en Genbank, mientras que el fragmento 5F-9R se encontraba contaminado con secuencias de ADN del hongo *Alternaria* (Tabla 12) Resultado de la búsqueda BLASTn de los tres fragmentos secuenciados del marcador 18S para la especie *Cuspidaria infelix*.

Tabla 12 Resultados obtenidos a partir del Algoritmo BLASTn de cada uno de los fragmentos de 18S secuenciados de *Cuspidaria infelix*.

Secuencia	Porcentaje de Cobertura	Porcentaje de Identidad	Especie	N° de acceso
1F-5R	100%	99.26%	<i>Cuspidaria cuspidata</i>	AY192685
	100%	99.26%	<i>Cuspidaria latesulcata</i>	KX713282
	100%	98.31%	<i>Bathyneaea demistriata</i>	KC429362
	100%	97.68%	<i>Cuspidaria tenella</i>	AY192708
3F-18Sbi	96%	99.67%	<i>Cuspidaria latesulcata</i>	KX713282
	96%	99.02%	<i>Bathyneaea demistriata</i>	KC429362
	100%	98.52%	<i>Cuspidaria tenella</i>	AY192708
	100%	97.58%	<i>Myonera sp.</i>	MF157481
5F-9R	100%	100%	<i>Alternaria brassicae</i>	CP145294
	100%	100%	<i>Alternaria alternata</i>	CP123359
	100%	100%	<i>Alternaria sp. Salicorn ZJN9</i>	KR093176
	100%	100%	<i>Alternaria alternata</i>	LC749799

Análisis bioinformático

Se obtuvieron dos árboles de topología similar mediante los métodos estadísticos de Máxima Verosimilitud (Figura 70) e Inferencia Bayesiana (Figura 71). La topología de ambos árboles obtenidos muestra consistencia en los taxones que componen los grupos principales así como las relaciones entre ellos. Hay sutiles cambios en las relaciones dentro de los grupos.

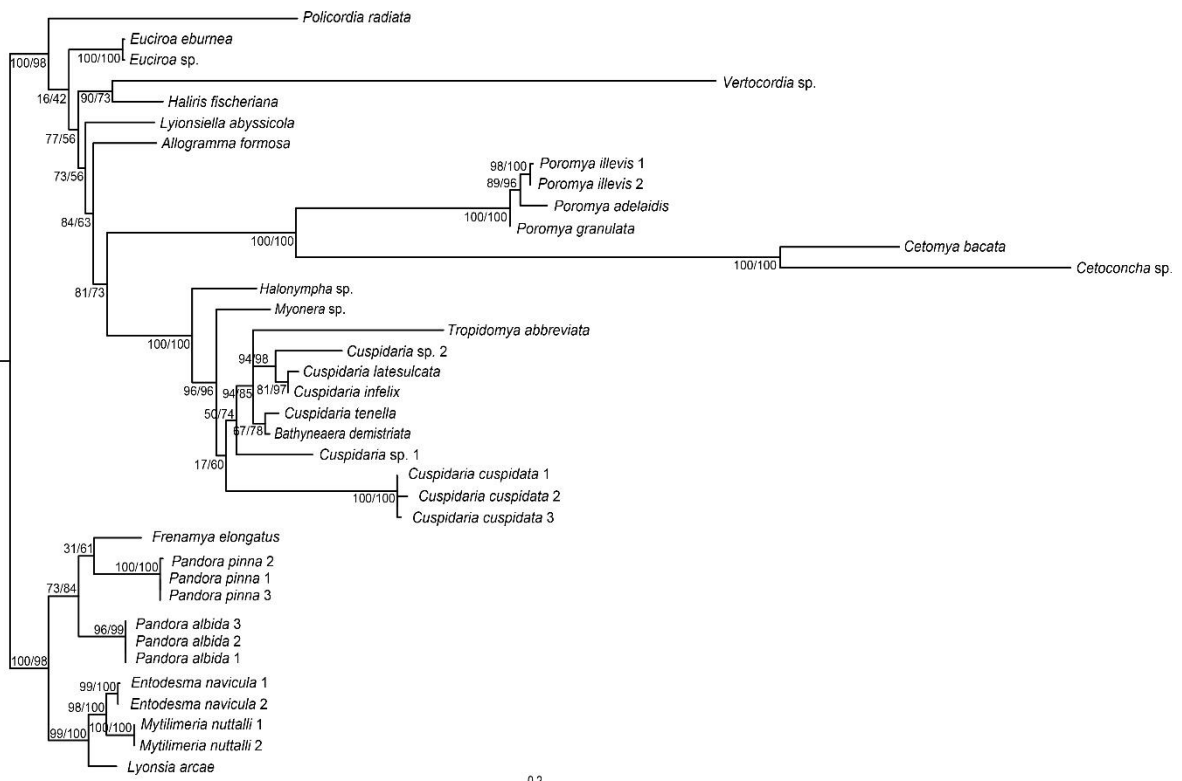


Figura 70 Árbol de Máxima Verosimilitud representando las relaciones entre las especies de Septibranchia en base al gen 18S (Verosimilitud = -15068.195 y Longitud = 3.093). En cada nodo se representan su soporte empleando los valores de SH-arl y UFB.

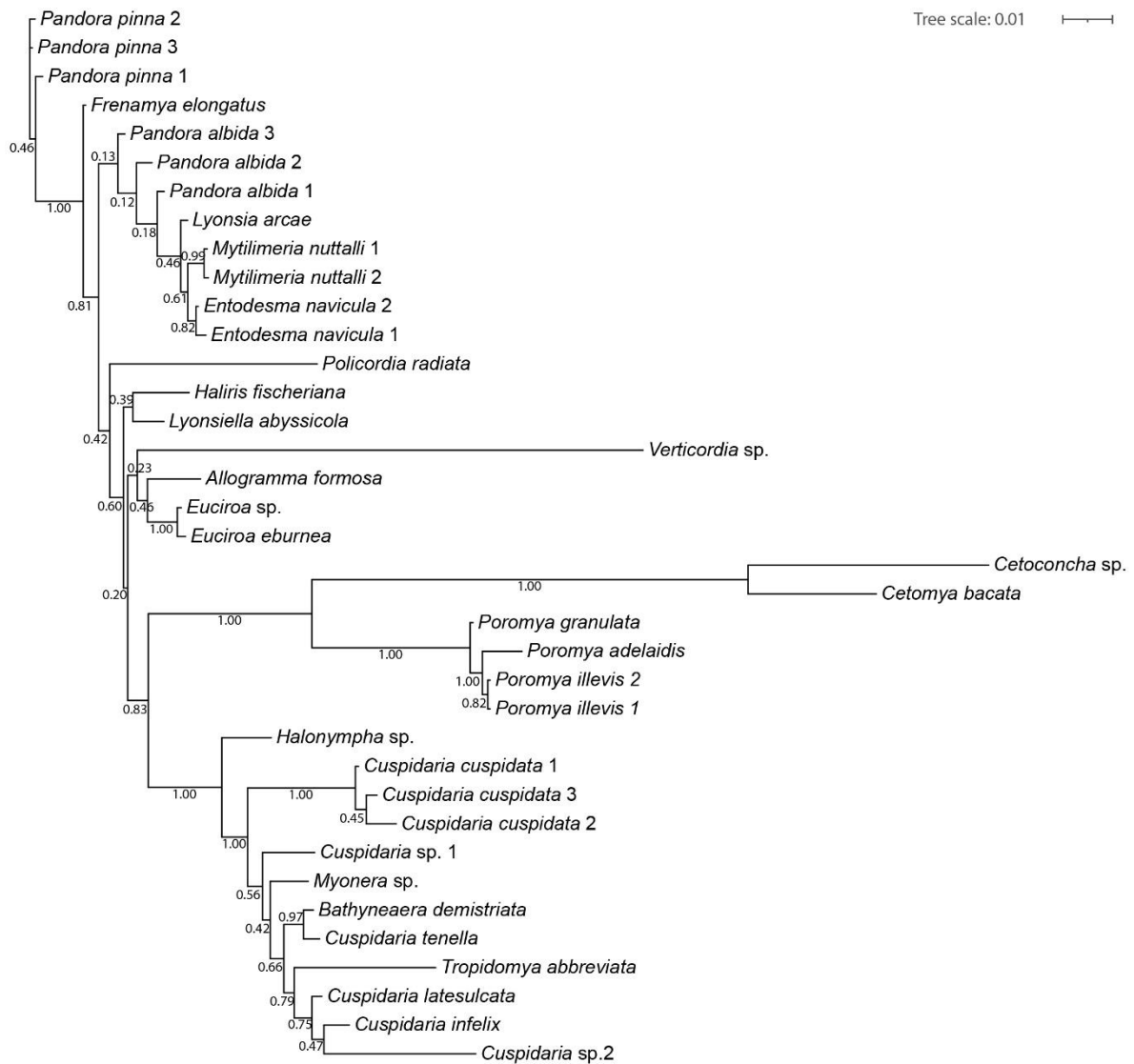


Figura 71 Árbol de Inferencia Bayesiana representando las relaciones entre las especies de Septibranchia en base al gen 18S

Teniendo en cuenta el que los valores de soportes óptimos para SH-arl , UFB y Probabilidad a posterior son aquellos mayores a 80, 95 y 0,95 respectivamente, las superfamilias Cuspidarioidea y Poromyoidea resultaron ser clados con un buen soporte, mientras que Septibranchia solo obtuvo un buen soporte mediante el método de Máxima Verosimilitud. En el caso de Verticordioidea, los resultados indican que se trata de un grupo polifilético

La secuencia de *Cuspidaria infelix* se agrupo junto con el resto de las secuencias de Cuspidarioidea y las distancias genéticas (Tabla 13) calculadas mostraron un bajo valor entre esta especie y *Cuspidaria tenella*, otra especie subantártica/antártica.

Tabla 13 Tabla de distancias genéticas de *Cuspidaria infelix* respecto al resto de las secuencias de Genbank incluidas en el análisis bioinformático.

	<i>Cuspidaria infelix</i>
<i>Cuspidaria infelix</i>	0
<i>Cuspidaria latesulcata</i>	0,4651
<i>Bathyneera demistriata</i>	1,0046
<i>Cuspidaria tenella</i>	1,9593
<i>Cuspidaria sp.2</i>	2,1293
<i>Myonera sp.</i>	3,6378
<i>Halonympha sp.</i>	4,0091
<i>Cuspidaria sp.1</i>	4,2200
<i>Pandora pinna 1</i>	5,2632
<i>Tropidomya abbreviata</i>	5,4545
<i>Euciroa sp.</i>	5,9305
<i>Euciroa eburnea</i>	6,1410
<i>Cuspidaria cuspidata 1</i>	6,6667
<i>Cuspidaria cuspidata 2</i>	6,9149
<i>Allogramma formosa</i>	7,3518
<i>Lyonsiella abyssicola</i>	7,4436
<i>Haliris fischeriana</i>	8,5412
<i>Pandora pinna 2</i>	8,7023
<i>Lyonsia arcae</i>	10,2564
<i>Mytilimeria nuttalli 3</i>	10,4532
<i>Mytilimeria nuttalli 2</i>	10,4685
<i>Entodesma navicula 2</i>	10,6149
<i>Entodesma navicula 1</i>	10,7613
<i>Frenomya elongatus 1</i>	10,9104
<i>Pandora pinna 3</i>	12,3044
<i>Policordia radiata</i>	12,3466
<i>Poromya granulata 1</i>	13,9517
<i>Poromya illevis 1</i>	14,1998
<i>Poromya illevis 2</i>	14,1998
<i>Poromya adelaidis</i>	14,3501
<i>Vertocordia sp.</i>	19,2537
<i>Cetomya bacata</i>	20,2974
<i>Cetoconcha sp.</i>	24,8509
<i>Pandora albida 2</i>	25,0000
<i>Pandora albida 3</i>	31,8182
<i>Pandora albida 1</i>	33,3333
<i>Cuspidaria cuspidata 3</i>	?

Capítulo 8 - Protobranchia: Nuculidae y Nuculanidae

Resultados

Nuculanidae H. Adams & A. Adams, 1854

Descripción: Concha elongada, inequilateral, extremo posterior usualmente rostrado; superficie lisa o con costillas o estrías, periostraco delgado; margen charnelar fuerte, dos series de dientes en chevron separadas por resilífero; ligamento anfidético.

Propeleda Iredale, 1924

Especie tipo: *Leda ensicula* Angas, 1877. Designación original.

Descripción: Concha muy elongada, delgada, comprimida, frágil, semitransparente, inequilateral, extremo posterior rostrado; superficie en mucho con estrías concéntricas y dos crestas rostrales que parten del umbo hasta el extremo del rostro; rostro largo, curvado, truncado resilífero sobre margen charnelar y oblicuo, dirigido posteroventralmente; charnela con una o ambas ramas de dientes elongados.

Propeleda longicaudata (Thiele, 1912)

(Figura 73A-I)

Leda longicaudata Thiele, 1912: 229, lam. 17, fig. 22; Powell, 1960: 170; Nicol, 1966: 13, lam. 2 figs. 2,4.

Poroleda longicaudata – Hedley, 1916: 18.

Propeleda longicaudata – Iredale, 1924: 186; Powell, 1951: 77; Carcelles 1953: 210; Dell, 1964: 146; Dell, 1990: 15, figs. 51-52; Hain, 1990: 80, lam. 11, figs. 4a-b; Arnaud *et al.*, 1986: tab. 1; Voss, 1988: 44; Linse, 1997: 46; Villaroel & Stuardo, 1998: 142, figs. 33-36, 74-76, 113-114; Zelaya, 2005: tab. 1; Aldea & Troncoso, 2008: 86, fig. 71; Guller & Zelaya, 2015: 75, figs. 17-32; Valentich-Scott *et al.*, 2020: 62.

Propeleda carpenteri Allen & Sanders 1996 (non Clarke, 1961): 125, fig. 40-41.

Nuculana (Nuculana) longicaudata – Coan & Valentich-Scotch *et al.*, 2012: 67.

Material tipo: [*Leda longicaudata*] sintipos: ZMB 63104, dos valvas derechas.

Localidad tipo: Estación Gauss, Antártica [66°02'09"S, 89°38'05"O, 385 m, según Engl (2012)].

Descripción: Concha grande (hasta 26,8 mm L y 10,3 mm Al), baja, elongada, crecimiento en mayor medida en longitud que en altura; superficie con estrías concéntricas, en adultos con menor intensidad hacia borde ventral, espacio entre estrías igual a su ancho, inconspicuas en margen posterodorsal; dos crestas rostrales partiendo del umbo, cresta rostral dorsal alejada del margen posterodorsal, termina en esquina dorsal, cresta ventral termina a mitad de altura del extremo posterior; estrías rotan bruscamente en rostro formando crestas transversales ligeramente onduladas entre las crestas rostrales; periostraco delgado, amarillo a marrón claro, delgado, dehiscente, suelto en bordes de algunas valvas; rostro elongado, cónico, extremo truncado; umbo pequeño, prominente, desplazado anteriormente (en límite entre primer y segundo tercio), opistogiro; margen posterodorsal recto inicialmente, fuertemente curvado al inicio del rostro; margen anterodorsal descendiendo con pendiente fuerte; margen anterior agudo a arqueado; margen ventral redondeado; margen posteroventral llano; charnela con hileras de dientes que llegan hasta el extremo de las impresiones de sus respectivos músculos aductores, anterior de 18 a 20 dientes, posterior de 29 a 33, dientes próximos al umbo laminares, una de sus ramas más elongadas que la otra; interior porcelanáceo con surco sobre rostro que se corresponde con cresta rostral ventral; impresiones musculares marcadas, ovaladas, anteriores casi vertical, posterior horizontal, línea y seno paleal poco notorias, seno paleal con igual tamaño que músculo aductor posterior.

Material examinado: NHMUK 1995057 (no georreferenciado) 10 valvas; MCZ 354547 (36°32'36"S, 53°23'O, 1.000 m) dos individuos; MCZ 354546 (36°53'24"S, 53°10'12"O, 2.195 a 2.323 m) un individuo; MCZ 354545 (36°53'24"S, 53°10'12"O, 2.195 a 2.323 m, 240) tres individuos; USNM 870340 (51°56'31"S, 56°38'31"O, 855 a 866 m) una valva; USNM 870377 (54°39'29"S, 38°34'30"O, 220 a 320 m) una valva; USNM 886286 (61°19'1"S, 56°9'29"O, 220 a 240 m) dos valvas; USNM 886291 (62°6'0"S, 55°59'31"O, 1.180 m) un individuo y una valva; USNM 897814 (64°47'20"S, 64°7'2"O, 105 m) dos valvas; USNM 870958 (77°13'59"S, 169°12'0"E, 930 m) dos valvas.

Material examinado aún sin depositar correspondientes a las estaciones de la Campaña

Talud Continental: estación 12 (37°57'54"S, 54°31'55"O, 1.144 m) ocho individuos y 2 valvas; estación 19 (37°56'41"S, 54°10'60"O, 1.508 m) 11 individuos y 7 valvas; estación 63 (37°57'50"S, 54°16'18"O, 1.310 m) 11 individuos y 3 valvas; estación 39 (37°58'3"S, 54°31'43"O, 1.144 m) 3 individuos y 1 valva; estación 37 (37°59'51"S, 54°24'12"O, 1.275 m) 10 individuos y 3 valvas; estación 38 (37°59'18"S, 54°25'12"O, 1.099 m) 2 conchas; estación 30 (38°2'37"S, 53°54'45"O, 1770 m) 4 valvas y 2 conchas; estación 14 (38°1'0"S, 54°30'20"O, 1.006 m) un individuo y una valva; estación 27 (38°7'37"S, 54°10'36"O, 1.301 m) 3 conchas; estación 43 (37°53'50"S, 54°30'27"O, 998 m) un individuo y 8 valvas; estación 26 (37°52'18"S, 53°57'26"O, 1.738 m) 2 valvas; estación 64 (37°49'40"S, 54°7'57"O, 1.395 m) 45 individuos y 22 valvas; estación 59 (37°49'41"S, 54°5'14"O, 1.398 m) 3 valvas; estación 60 (37°51'42"S, 54°4'35"O, 1.584 m) dos valvas; estación 61 (37°55'13"S, 54°7'1"O, 2.161 m) una concha.

Distribución geográfica: frente al Río de la Plata como *P. carpenteri* (Rhind & Allen, 1992). Cañón submarino Mar del Plata (Campaña Talud Continental); Sudoeste de Chile (Villaroel & Stuardo, 1998); Cabo de Hornos y Canal de Beagle (Linse, 1997); Islas Georgia, Orcadas y Sandwich del sur, Archipiélago de Palmer y Mar de Ross (Dell, 1964); Mar de Bellingshausen (Powell, 1951); Mar de Weddell (Hain, 1990); Isla Antípodas (Dell, 1990); Mar de Davis (Thiele, 1912); Tierra Adelia y Barrera de hielo Shackleton (Hedley, 1916).

Distribución batimétrica: 60 m (Arnaud *et al.*, 1986) a 2.323 m (MCZ 354545/6).

Observaciones: Esta especie hasta el momento conocida únicamente para aguas antárticas y subantárticas ya había sido estudiada con anterioridad por Allen & Sanders (1996) a partir de material proveniente de las estaciones 237, 239 y 240 de *Atlantis II*. Sin embargo, los autores identificaron estos ejemplares como *Propeleda carpenteri* (Dall, 1881). La descripción original de *P. carpenteri* menciona una superficie prácticamente lisa con una tenue cresta rostral yendo del umbo al extremo dorsal del rostro. Los sintipos depositado en MCZ (MCZ 7936/7/8 Figura 72B) cumplen con estos caracteres y muestran también un margen anterior corto. Diversos autores opinan que Allen & Sanders (1996) habrían identificado erróneamente estos ejemplares. Huber (2010) opina lo mismo resaltando diferencias en biogeografía, profundidad, tamaño y extremo anterior. Scarabino *et al.* (2016) opina que probablemente los ejemplares pertenezcan a *P. longicaudata*, como hemos verificado en cierta medida, comparando tanto las ilustraciones como el material depositado en MCZ y

NHMUK. Por último, Simone *et al.*, 2015 realiza una redescipción de *P. carpenteri* donde resalta diferencias anatómicas con el material de Allen & Sanders (1996).

Allen & Sanders (1996) aportan una ilustración de otro sintipo de *P. carpenteri* depositado en la colección de USNM (USNM 63151) (Allen & Sanders, 1996: fig. 39), y otras dos de sus ejemplares identificados como *P. carpenteri*, una de un adulto y otra de dos juveniles (Allen & Sanders, 1996: fig. 40-41) de ejemplares que se corresponden a *P. longicaudata*. Estas ilustraciones permiten notar las mismas diferencias expresadas anteriormente, e incluso los autores resaltan que los especímenes recolectados tienen el extremo anterior más extenso que el sintipo de *P. carpentieri*. También mencionan diferencias en la ornamentación pero lo justifican diciendo que el tipo estaba algo desgastado y por eso no deben notarse el margen anterior. Los autores también mencionan un lote de *P. carpenteri* (NHMUK 1995057, Figura 73B), el cual luego de su inspección reveló que contiene ejemplares de *P. longicaudata*. Solo pudieron encontrarse en la colección MCZ tres lotes conteniendo ejemplares de *P. longicaudata* MCZ 354545 (estación 240) y MCZ 354546 (estación 256), y MCZ 354547 (estación 240, Figura 73E). Éste último se encontraba catalogado como *P. louiseae*. Estos lotes del MCZ contienen muestras de las estaciones 240, 256 y 237 respectivamente. Ningún lote conteniendo material de la estación 239 pudo ser localizado. Ya que la totalidad de las muestras estudiadas por Allen & Sanders (1996) no pudo ser revisada, el registro de *C. carpenteri* no puede ser refutado por completo, sin embargo, teniendo en cuenta las diferencias entre el material ilustrado, los lotes revisados y el sintipo de *P. carpenteri*, esto es muy probable que sea así.

A su vez, *P. longicaudata* cuenta con cierta similitud con otras especies de *Propeleda* conocidas para las áreas circundante, tales como *Propeleda rhytida* Dall, 1908 y *Propeleda hickmanae* Valentich-Scotch *et al.*, 2020.

Propeleda rhytida es una especie con un rostro muy largo y curvado, un extremo anterior corto y subcuadrangular y un margen ventral agudo (Figura 72A). Guller & Zelaya (2015) resaltan esta diferencia en el margen anterior, sin embargo asignaron a los especímenes de *P. longicaudata* fotografiado por Villaroel & Stuardo (1998: 113-114) como *P. rhytida* a pesar de que tienen un extremo anterior prolongado y un margen ventral ampliamente curvado como en *P. longicaudata*. Guller & Zelaya (2015) también describen ejemplares similares con *P. longicaudata*, sin embargo, consideraron que el rostro era demasiado largo y poco curvado refiriéndose a ellos como *Propeleda cf. longicaudata*. Estas diferencias fueron observadas a lo largo de los ejemplares recolectados y revisados de colecciones por lo que son aquí considerados variación intraespecífica.

Entre las especies mencionadas, aquella con mayor parecido a *P. longicaudata* es *P. hickmanae*. Sus autores la diferencian de *P. longicaudata* por tener ornamentación concéntrica más fuerte y espaciada, un rostro más largo y una costilla radial interna más marcada. Comparándolo con nuestros ejemplares, pareciera que la mayoría de esos caracteres no son lo suficientemente distintos como para delimitar eficientemente ambas especies, no obstante, las crestas transversales del rostro si parecen ser mucho más marcadas, al menos en el holotipo (LACM 3650, Figura 72C). Por otro lado, el margen anterior parece ser menos extendido y alto. Por último, *P. hickmanae* parece tener una relación distinta en el número de dientes posteriores respecto de los anteriores para el mismo tamaño. El holotipo, con 13 mm, tiene 24 dientes anteriores y 40 posteriores, pero los ejemplares de *P. longicaudata* estudiados tienen alrededor de 20 anteriores y 30 posteriores.

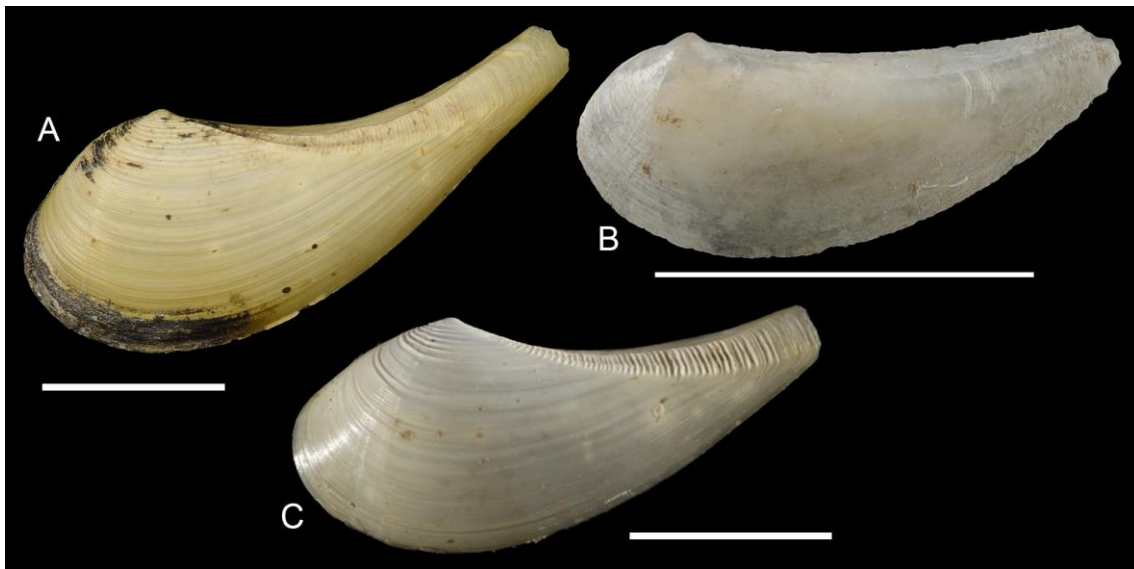


Figura 72 (A-C). Material tipo similar a *Propeleda longicaudata*. (A) *Leda rhytida* USNM 96918, sintipo. (B) *Leda carpenteri* MCZ 7938, sintipo. (C) *Propeleda hickmanae* LACM 3650, holotipo. Escala: A-C = 5 mm.

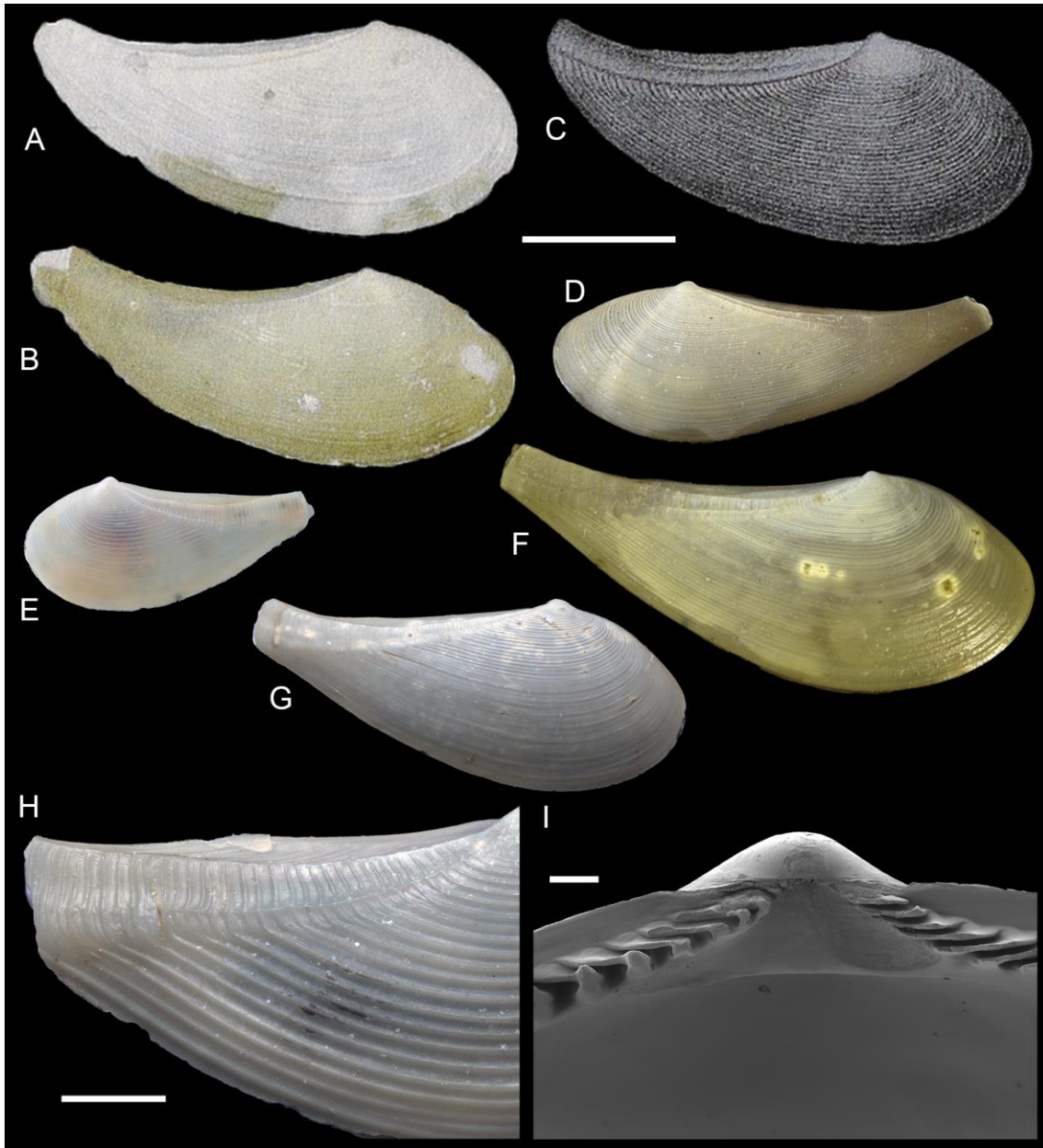


Figura 73 (A-I). *Propeleda longicaudata*. (A-B) ZMB 63104, sintipos: dos valvas derechas; (C) Ilustración de *P. longicaudata* extraída de Thiele (1912); (D) USNM 886286; (E) MCZ 354547; (F) USNM 886291; (G-H); NHMUK 1995057: vista externa de una valva (G) y ornamentación concentrica de otra (H); (I) Charnela y umbo de un ejemplar recolectado en el talud continental mediante SEM. Escala: A-G = 5 mm; H = 1 mm; I = 200 μ m.

Propeleda louiseae (A. H. Clarke, 1961)

(Figura 74A-C)

Nuculana (Thestyleda) louiseae A. H. Clarke, 1961: 375, lám. 1, fig. 7.

Propeleda louiseae – Allen & Sanders, 1996: 127, fig. 43; Allen, 2008: 69; Scarabino *et al.*, 2015: material suplementario, 2.

Thestyleda louiseae – Scarabino, 2003: 229

Material tipo: [*Nuculana (Thestyleda) louiseae*] Holotipo: MCZ 224958, dos valvas.

Localidad tipo: [*Nuculana (Thestyleda) louiseae*] R/V VEMA estación 12, Argentina, alrededor de 1.000 millas al este-sudeste de la provincia de Buenos Aires, 2.805 brazas (5.130 m).

Descripción: Concha mediana (hasta 20 mm L, 8 mm Al); superficie con estrías concéntricas, espacio entre estrías igual a su ancho, inconspicuas en margen posterodorsal; dos crestas rostrales elevadas partiendo del umbo, cresta rostral dorsal alejada del margen posterodorsal, termina en esquina dorsal, cresta ventral termina a mitad de altura del extremo posterior; estrías rotan bruscamente en rostro formando crestas transversales fuertemente onduladas en forma de M entre las crestas rostrales, estrías dorsales a crestas rostrales inconspicuas; periostraco delgado, amarillo a marrón claro, delgado; rostro elongado, cónico, extremo ondulado; umbo pequeño, poco prominente, desplazado anteriormente (en límite entre primer y segundo tercio), opistogiro; margen posterodorsal recto; margen anterodorsal descendiendo con pendiente suave; margen anterior arqueado; margen ventral agudo; el margen anteroventral curvado; margen posteroventral llano con ligera sinuosidad; charnela con hileras de dientes que llegan hasta el extremo de las impresiones de sus respectivos músculos aductores, anterior de 12 dientes, posterior de 20, dientes próximos al umbo laminares, una de sus ramas más elongadas que la otra; interior porcelanáceo con surco sobre el rostro que se corresponde con cresta rostral ventral; impresiones musculares marcadas, ovaladas, anteriores casi verticales, posteriores horizontales; línea y seno paleal poco notorias; seno paleal con igual tamaño que músculo aductor posterior.

Material examinado: MCZ 354553 (37°40'54"S, 52°19'18"O, 3.910 m) un individuo; MCZ 361250 (37°40'54"S, 52°19'18"O, 3.910 m) dos individuos.

Distribución geográfica: este-sudeste de la provincia de Buenos Aires (Clarke, 1961) y frente al Río de la Plata (Allen & Sanders, 1996; Allen, 2008).

Distribución batimétrica: 3.343 m (Allen & Sanders, 1996) a 5.130 m (Clarke, 1961).

Observaciones: Clarke (1961) compara a *P. louiseae* con *P. longicaudata* resaltando que la segunda se diferencia por un rostro menos extendido, diferente ornamentación y un margen ventral redondeado. Los ejemplares estudiados de *P. longicaudata* y *P. louiseae* comprueban las diferencias en ornamentación (estrías concéntricas más cercanas y marcadas y crestas transversales más onduladas en *P. louiseae*) y margen ventral (arqueado en *P. louiseae*) pero el rostro es claramente más largo en esta última. También el rostro de *P. louiseae* es recto y sinuoso en su extremo, contra el rostro curvado y truncado en su extremo de *P. longicaudata*. Por último, esta especie se ha encontrado principalmente a profundidades mayores (>3.000 m).

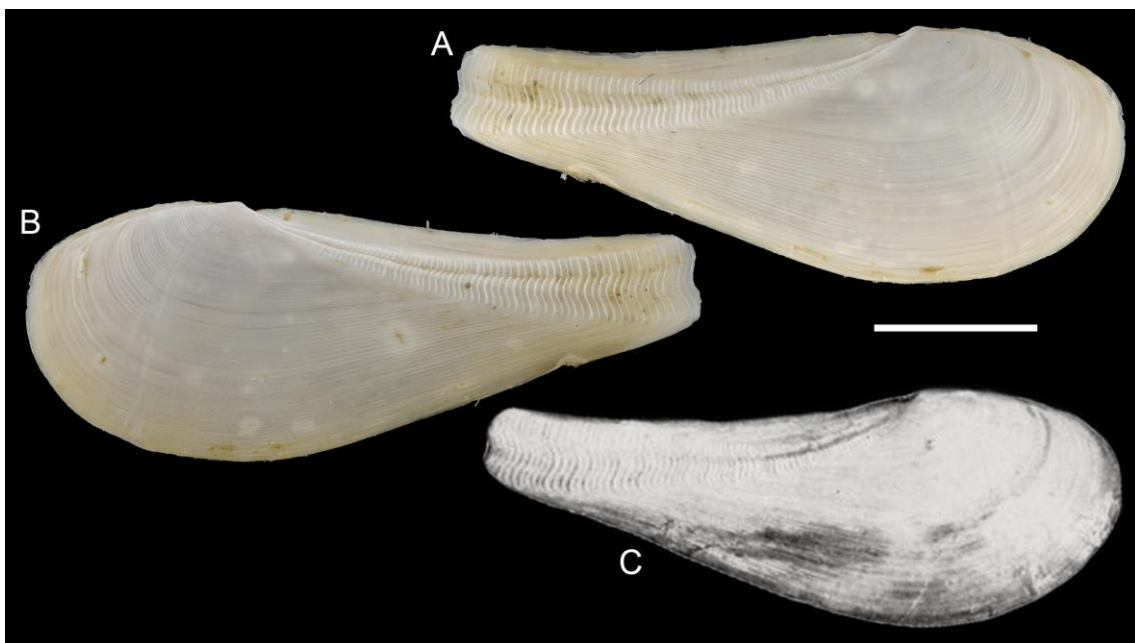


Figura 74 *Propeleda louiseae*. (A-B) MCZ 354553: vista derecha (A) e izquierda (B) de un espécimen; (C) Ilustración original extraída de Clarke (1961). Escala A-C = 5 mm.

Nuculidae J. E. Gray, 1824

Descripción: Concha subtriangular u ovalada, inequilateral, extremo posterior corto, a veces truncado, anterior largo, redondeado; superficie lisa o con estrías concéntricas y/o radiales; umbo opistogiro; margen ventral liso o crenulado; margen charnelar fuerte con dos hileras de dientes en chevron interrumpidos por un resilífero; interior nacarado.

Nucula Lamark, 1799

Especie tipo: *Arca nucleus* Linné, 1758. Designado por monotipia.

Descripción: Concha ovalada o subtriangular, sólida; superficie con estrías concéntricas y radiales; estrías radiales finas, poco notorias en el medio de la concha, formando un borde crenulado en el margen ventral.

Nucula cf. *atacellana* Shenck, 1939

(Figura 75A-B, D-G)

Deminucula atacellana - Rhind & Allen, 1992: 65, figs. 2-6, 7a

Descripción: Concha pequeña (hasta 4,5 mm L y 4,3 mm Al); superficie con estrías radiales fuertes, muy cercanas entre sí; umbo grande, prominente, desplazado posteriormente (límite entre primer y segundo tercio posterior), opistogiro; prodisoconcha lisa; margen posterodorsal y anterodorsal descendiendo con una pendiente fuerte; margen posterior agudo, anterior redondeado; margen ventral redondeado y crenulado; charnela con 8 dientes anteriores y 6 posteriores.

Material examinado: MCZ 347873 (37°15'7"S, 52°45'O, 3.343 m) cuatro individuos; MCZ 354572 (37°36'48"S, 52°23'36"O, 3.815 a 3.822 m) cuatro individuos.

Material examinado aún sin depositar correspondiente a las estaciones de la Campaña Talud Continental: estación 45 (38° 1'55"S, 53° 39'16"O, 2.934 m) un individuo; estación 46 (38°5'19"S, 53°39'59"O, 3.282 m) 10 individuos.

Distribución: geográfica: frente al Río de la Plata (MCZ 347872 y MCZ 347873); Cañón submarino de Mar del Plata (Campaña Talud Continental).

Distribución batimétrica: 2.934 m (estación 45 Talud Continental) a 3.822 m (MCZ 354572).

Observaciones: Son muy similares a *Nucula atacellana* Schenck, 1939 en contorno, tamaño y charnela, incluso ambas fueron registradas a grandes profundidades, sin embargo, mientras que *N. atacellana* cuenta con una apariencia cancelada tanto con estrías concéntricas como radiales marcadas, en *Nucula cf. atacellana* las únicas estructuras ornamentales que se aprecian son estrías radiales (Figura 75A-B, D).

Rhind & Allen (1992) registraron a *Nucula atacellana* en numerosas estaciones del Atlántico, no obstante, al menos dos de esos lotes (MCZ 347872 y MCZ 347873) se corresponden a *Nucula cf. atacellana*.

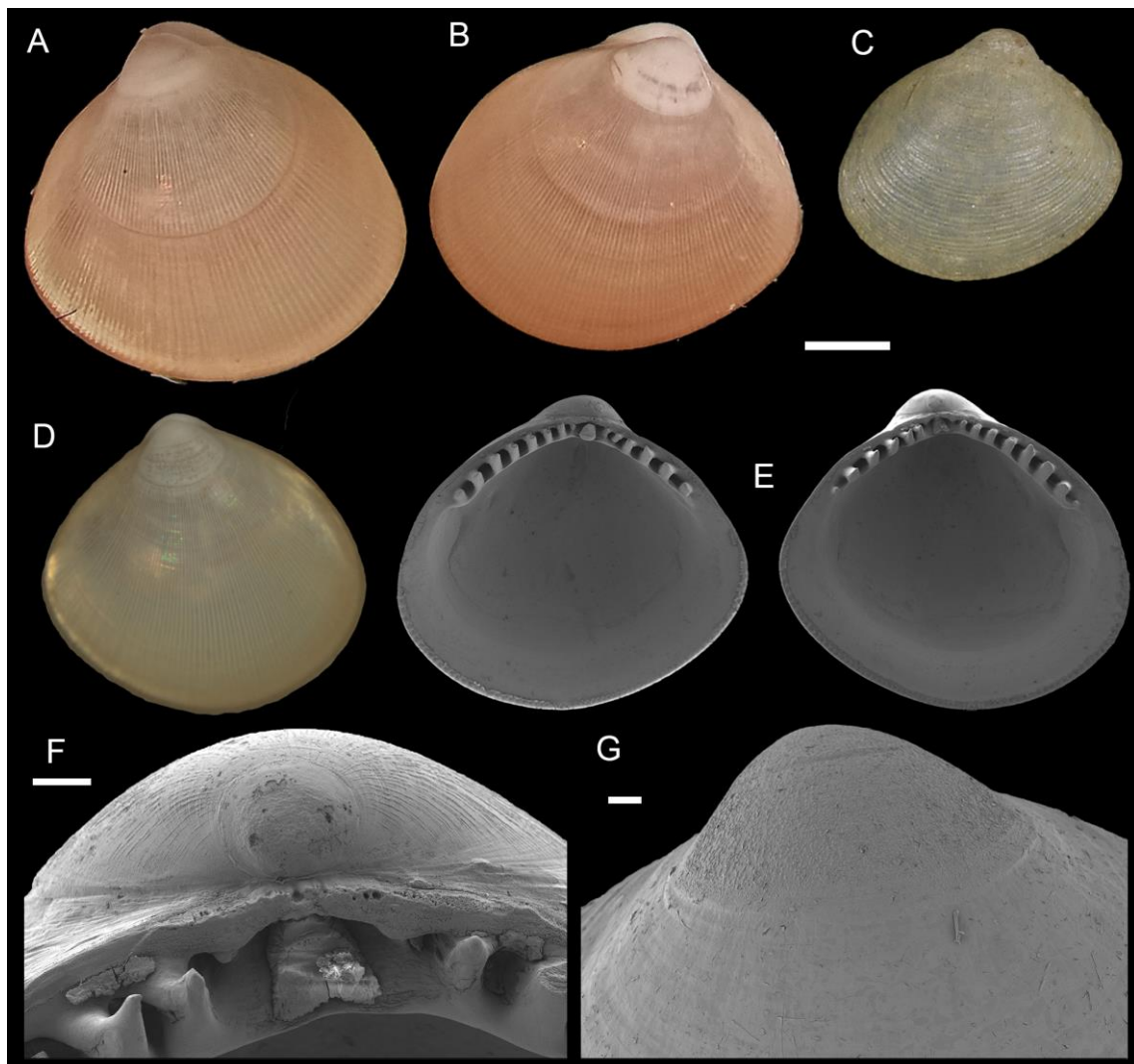


Figura 75 (A-B, D-G) *Nucula cf. atacellana* (A-B) MCZ 354572 vista externa de dos ejemplares; (D) vista externa de un ejemplar recolectado en el Talud Argentino; (E-G) Imágenes de SEM de ejemplares recolectados en el Talud

Argentino: vista interna de ambas valvas (E), margen charnelar y umbo (F) y prodisoconcha (G). (C) *Nucula atacellana* USNM 197154, lectotipo: vista externa de valva izquierda. Escala: A-E = 1 mm; 100 μ m.

Ennucula Iredale, 1931

Especie tipo *Nucula obliqua* Lamark, 1819. Designación original.

Descripción: Concha ovalada y elongada, superficie lisa, margen ventral liso, condróforo elongado sobresaliendo sobre la cavidad paleal e inclinado anteroventralmente. Los dientes anteriores se superponen a la zona del condróforo. Presencia de papilas en el margen del manto.

Ennucula sp.

(Figura 76A)

Descripción: Concha grande (hasta 19,9 mm L, 15,3 mm Al y 4,6 mm An), elíptica, comprimida; superficie lisa con líneas de crecimiento; periostraco marrón oscuro; umbo grande, prominente, desplazado posteriormente, opistogiro, usualmente cubierto por sedimento fino; margen posterodorsal descendiendo con pendiente fuerte con sutil sinuosidad; margen posterior arqueado; margen ventral ampliamente curvado, liso; margen anterior arqueado; margen anterodorsal descendiendo con suave pendiente; margen charnelar con 17-18 dientes anteriores y 8-9 posteriores.

Material examinado: MCZ 361102 (36°18'0"S, 53°23'54"O, 256 a 293 m) dos individuos; MCZ 361246 (36°18'S, 53°23'54"O, 256 a 293 m) un individuo.

Material examinado aún sin depositar correspondiente a las estaciones de la Campaña Talud Continental: estación 12 (37° 57'55" S, 54° 31'55" , 1.144 m) cuatro valvas; estación 25 (37°51'41"S, 54°10'33"O, 1.950 m) 35 individuos, dos conchas y 5 valvas; estación 26 (37°52'18"S, 53°57'26"O, 1.738 m) 28 valvas, 38 conchas y 57 individuos; estación 53 (37°52'37"S, 53°54'15"O, 1.763 m) 143 individuos, 22 valvas; estación 60 (37°51'42"S, 54°4'35"O, 1.584 m) un individuo; estación 61 (37°55'13"S, 54°7'1"O, 2.161 m) un individuo;

estación 39 (37°58'3"S, 54°31'43"O, 1.144 m) dos valvas y una concha; estación 30 (38°2'37"S, 53°54'45"O, 1.770 m) 3 valvas rotas; estación 17 (38°1'8"S, 54°6'7"O, 1.498 m) un individuo.

Distribución geográfica: frente al Río de la Plata (MCZ 361102 y MCZ 361246) y Cañón Submarino Mar del Plata.

Distribución batimétrica: 256 m (MCZ 361102 y MCZ 361246) a 2161 m (Estación 61, *Talud Continental*)

Observaciones: A diferencia de *Ennucula puelcha* d'Orbigny, 1846, *Ennucula grayi* d'Orbigny, 1846 y *Ennucula uruguayensis* E. A. Smith, 1880, donde el margen posterior es muy corto y fuertemente agudo, el extremo posterior de *Ennucula* sp. se encuentra mucho más extendido y es arqueado.

Esta especie presenta similitudes con las tres especies de *Ennucula* previamente conocidas para las aguas profundas del Mar Argentino y sus alrededores: *Ennucula perforata* (Rhind & Allen, 1992), *Ennucula eltanini* Dell, 1990 y *Ennucula georgiana* Dell, 1964.

La ilustración original de *Ennucula perforata* (Figura 76D) muestra un gran parecido con *Ennucula* sp. A su vez, la especie fue descrita a partir de material recolectado en el Talud Continental Uruguayo y, si bien los ejemplares recolectados por Rhind & Allen (1992) son pequeños (hasta 4,7 mm), los autores enfatizaron que ninguno de sus ejemplares eran maduros, por lo que se desconoce su adulto. No obstante, la inspección de estos ejemplares de *E. perforata* (incluidos los sintipos, Figura 76D-E) mostró un contorno más alto y trapezoidal, parecido a aquel de *E. grayi*, especie con la cual Scarabino *et. Al.* (2015) recomendó comparar.

Por otro lado, *Ennucula eltanini* (USNM 860080, Figura 76B) y *Ennucula georgiana* (NHMUK 1962872, Figura 76C), al igual que *Ennucula* sp., son especies caracterizadas por un extremo posterior arqueado. La diferencia principal con *Ennucula* sp. yace en que *E. eltanini* tiene un menor tamaño (4 mm) y un margen posterodorsal sin sinuosidad, y *E. georgiana* tiene un contorno más trapezoidal.

Ennucula perforata, *E. georgiana* y *E. eltanini* son especies conocidas únicamente partir de sus registros originales (Talud Continental Uruguayo, Islas Georgia del Sur y Frente a Tierra del Fuego respectivamente) por lo que se ignora su variabilidad intraespecífica o crecimiento. Dada la conocida plasticidad fenotípica de los protobranquios y similitud de contornos de estas especies, estos ejemplares requieren un estudio más profundo acompañados de una revisión

del género *Ennucula*, incluyendo caracteres anatómicos, donde se evalúe en mayor profundidad la relación de *Ennucula* sp., *E. georgiana*, *E. eltanini* y *E. perforata*.

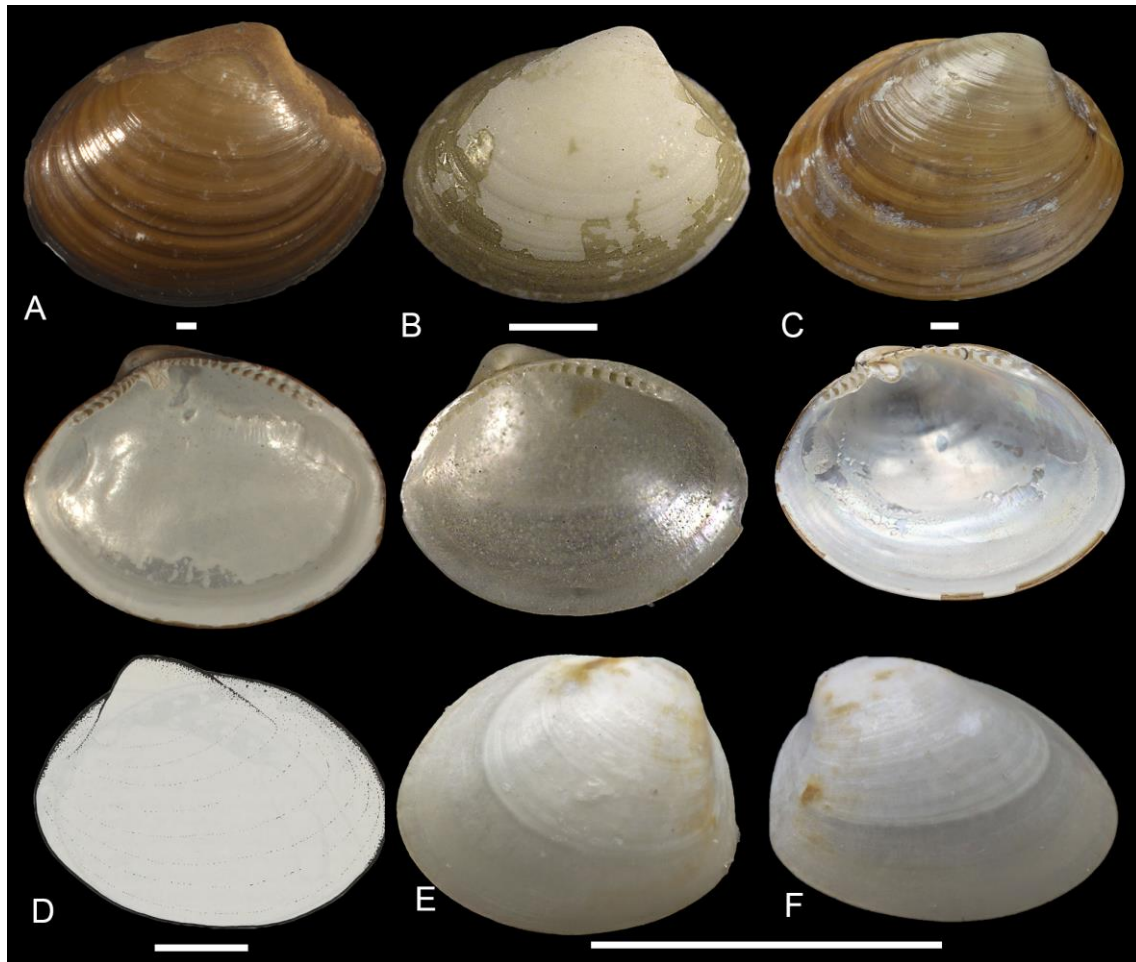


Figura 76 *Ennucula* sp. (A) vista externa e interna de un ejemplar de *Ennucula* sp. (B) *Ennucula eltanini* USNM 860080, sintipo; (C) *Ennucula georgiana* NHMUK 1962872, holotipo; (D-F) *Nuculoma perforata*: ilustración original (D) y dos sintipos (NMHUK 1990008) (E-F). Escala: A-F = 1 mm

Capítulo 9 – Discusión

Este estudio abarca todos los especímenes septibranchios y protobranchios recolectados por los barcos del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina en el mar profundo argentino así como la mayor parte de los lotes con material recolectado en aguas argentinas de colecciones malacológicas locales e internacionales. Estos estudios representan otro paso en el proceso de llenar el vacío de información sobre la biodiversidad en el mar profundo del Atlántico suroeste, especialmente dentro de estos grupos poco conocidos.

Sistemática

Septibranchia

Este trabajo revisa la taxonomía alfa de las superfamilias Cuspidarioidea, Poromyoidea y Verticordioidea en el suroeste del Atlántico sur. Luego de estudiar 286 lotes conteniendo 347 individuos, 17 conchas y 383 valvas, se conocen para la región de estudio 42 especies (29 de Cuspidarioidea⁶, 4 de Poromyoidea y 9 de Verticordioidea). De las 32 especies previamente registradas para la zona se confirman 17 especies: dos Verticordioidea (*Policordia gemma* y *Allogramma formosa*), un Poromyoidea (*Cetoconcha spinulosa*) y 14 Cuspidarioidea (*Cuspidaria kerguelensis*, *C. circinata*, *C. platensis*, *C. infelix*, *C. concentrica*, *C. barnardi*, *C. minima*, *C. tenella*, *Cardiomya cleryana*, *C. knudseni*, *Cardiomya fragilissima*, *Bathyneuera demistriata*, *Protocuspidaria verity* y la inconcluyente *Cuspidaria* sp.). Por otro lado, se cuestiona la presencia (i. e. las especies no fueron identificadas en el material propio recolectado y el material de colección estaba muy dañado como para imposibilitar la identificación, no fue localizado, o los pocos ejemplares que fueron localizados pertenecían a otras especies) de 14 especies: cinco Verticordioidea (*Lyonsiella abyssicola*, *L. fragilis*, *L. perplexa*, *Policordia angelika* y *Verticordia quadrata*), dos Poromyoidea (*Cetoconcha sarsii* y *C. bulla*) y siete Cuspidarioidea (*Cuspidaria parva*, *C. smirnovi*, *C. multicosata*, *Rhinoclama notabilis*, *Myonera paucistriata*, *M. alleni* y *Tropidomya abbreviata*). A su vez se sumaron diez especies para la región de estudio: dos registros nuevos de especies ya conocidas (*C. exigua* y *C. bicarinata*), cinco especies nuevas (*C. namuncura*, *C. infirma*, *C. cancellata*, *Cetoconcha* sp. nov. y *Lyonsiella* sp. nov.) y tres inconcluyentes (*Myonera* sp., *Lyonsiella* cf. *fragilis* y *Protocuspidaria* cf. *atlantica*).

⁶ Las 28 especies de Cuspidarioidea descritas en el trabajo así como *Cardiomya costellata*

Consecuentemente, en las aguas profundas del Mar Argentino y sus alrededores se encuentra un 8,5% de las especies conocidas de septibranchios (9,6 % Cuspidarioidea, 5,5 % Poromyoidea y 6,8 % Verticordioidea) dando así una baja representación de estos grupos en comparación con otras zonas más exploradas como la región del Atlántico frente a Estados Unidos. En esta región se conocen alrededor de 88 (17,8%) especies atlánticas (Verrill & Bush, 1898; Abbott, 1974; Allen & Morgan, 1981; Allen, 2008; entre otros). Se puede encontrar un nivel de representación similar al argentino en otras aguas como las de Brasil con alrededor de 47 (9,5%) especies (Allen & Turner, 1974; Allen & Morgan, 1981; Allen, 2008; Passos & Magalhães, 2011; Oliveira & Absalão, 2009; 2010a; b; Absalão & Oliveira, 2011; Morton *et al.*, 2015; 2016; Passos *et al.*, 2024). Estos bajos valores de representación en aguas argentinas y brasileras podrían deberse a la escases de muestreos en el Atlántico sudoccidental, por lo que futuros estudios podrían aportar un mayor nivel de representación. Por otro lado, muchas de las especies conocidas mundialmente cuentan con poco estudio y necesitan revisiones más profundas por lo que es posible que el número de especies este sobrestimado en algunas áreas.

En comparación con las aguas brasileras es importante resaltar la gran disparidad en representación de los géneros y familias. La región de estudio está muy influenciada por las aguas subantárticas y antárticas, por lo que tal vez esta ausencia de muchos géneros y familias se deba a que no es un ambiente propicio para mucho de estos taxones. Esto se evidencia cuando se observan las especies y géneros registrados a mayor latitud, siendo mayor el número en los alrededores de la Zona de Confluencia, donde se registraron tanto especies del Atlántico Norte como de aguas subantárticas y antárticas. En las aguas del sur únicamente se registran 6 de los 11 géneros de Septibranchios (*Cuspidaria*, *Cardiomya*, *Protocuspidaria*, *Cetoconcha*, *Lyonsiella* y *Policordia*) para latitudes más al norte en argentina.

Un carácter conculógico a tener en cuenta en futuros estudios es la presencia de microfosas en la interdisoconcha. Estas microfosas fueron observadas por primera vez en especies de *Myonera* y *Octoporia* Scarlato & Starobogatov, 1983 (Absalão & Oliveira, 2009), pero también se encontraron en *Cuspidaria circinata* y *C. wapixana* (Absalão & Oliveira, 2011), *Cuspidaria infirma* (Figura 29C), y *Cardiomya cleryana* (Machado *et al.*, 2016). Incluso se observaron en especies de la familia Spheniopsidae: *Spheniopsis brasiliensis* (Morton *et al.*, 2016) y *Grippina coronata* (Morton *et al.*, 2015). Por otro lado, en especies como *Cuspidaria platensis*, *C. cancellata*, *C. namuncura* y *C. infelix* no se observaron. Este carácter ha sido

observado pocas veces y requiere del uso de MEB, no obstante, provee información extra que podría facilitar la separación entre dos especies morfológicamente similares.

Se notaron dos patrones de distribución de poros septales distintos: uno con una distribución equidistante de pares (Figura 15G, Figura 17I, entre otros) donde tres pares de poros se encuentran a los lados de la abertura pedal, y otro con poros separados en dos grupos distantes, donde dos pares están los lados de la abertura pedal y dos en la parte posterior a este (Figura 28H, Figura 34F, entre otros). Esta diferencia en la distribución de poros septales no había sido considerada casi por ningún autor hasta Pacheco *et al.* (2022), a excepción de Pelseener (1888b), quien comparó el septo de *Cardiomya curta* y *Cardiomya fragilissima* con *Cuspidaria rostrata* y *Cuspidaria platensis*. Las especies de *Cardiomya* mostraron un patrón dividido en dos grupos y las de *Cuspidaria* un patrón equidistante. En la bibliografía, si bien los autores no hicieron mención de esto, pudo notarse que el patrón no equidistante también está presente en las ilustraciones de *Cuspidaria obesa* (Allen & Morgan, 1981: fig. 3), *Cuspidaria krylovae* Allen, 2011 (Allen, 2011: fig. 8), *Cardiomya costellata* (Morton, 2015: fig. 13), *Myonera paucistriata* (Allen & Morgan, 1981: fig. 38), y el *Cardiomya cleryana* fotografiado por Machado *et al.* (2016).

La delimitación de especies, debido al poco conocimiento previo, representó un desafío real. Las partes blandas en las muestras ayudaron sustancialmente en esta tarea, permitiendo un análisis más allá de las características conquiológicas habituales, como ornamentación, charnela y contorno. Se encontraron cuatro grandes caracteres anatómicos importantes en Cuspidarioidea: distribución de poros septales, musculatura septal lateral, tentáculos sifonales y palpos labiales. Cada carácter mostró estados distintos, no obstante, no se observaron múltiples combinaciones de ellos, sino que la gran mayoría de las especies se ajustó a uno de dos patrones corporales particulares:

- Patrón A: músculo septal lateral con fibras paralelas, cuatro pares de poros septales separados en dos grupos, tentáculos sifonales claviformes y palpos labiales tipo I. Este patrón fue observado en *Cuspidaria infirma*, *Cuspidaria exigua*, *Cuspidaria cancellata*, *Cuspidaria kerguelensis*, *Cardiomya cleryana* y *Cardiomya fragilissima*. Por otro lado, según la bibliografía *Cuspidaria obesa* y *Myonera paucistriata* cumplen con estos caracteres. *Cuspidaria parva*, *C. concentrica*, *C. minima*, *Cardiomya knudseni*, *Cardiomya perrostrata*, *Cardiomya curta*, *Cardiomya costellata* y *Myonera alleni* presentan todos los caracteres de este patrón a

excepción de la distribución separada de los poros septales, la cual no fue observada en los estudios previos.

- Patrón B: músculo septal lateral con fibras congregándose en dos puntos de inserción, cuatro pares de poros septales equidistantes, tentáculos sifonales con bordes dentados y palpos labiales tipo II. Presente en *Cuspidaria platensis*, *Cuspidaria namuncura*, *Cuspidaria barnardi*, *Cuspidaria bicarinata* y *Cuspidaria infelix*. Por otro lado, según la bibliografía *Rhinoclama notabilis* presenta caracteres de este patrón pero se desconoce la distribución de los poros septales.

Algunas especies han quedado fuera de esta distribución de patrones y muestran características de ambos grupos. *Cuspidaria tenella* tiene cuatro pares de poros septales equidistantes, palpos labiales tipo II y tentáculos sifonales festoneados típicos del patrón B, pero con músculos septal laterales con fibras paralelos. *Cuspidaria circinata*, además de su rara cantidad de pares de poros septales (ocho), posee músculo septal lateral con fibras paralelas y tentáculos sifonales claviformes, pero también tiene palpos labiales tipo 2 (Allen & Morgan, 1981. Según Yonge (1928), en *Cuspidaria rostrata* la musculatura septal lateral se congrega en dos puntos de inserción y los palpos labiales son tipo 2, pero tentáculos sifonales son claviformes. *Bathyneaea demistriata* parece adecuarse al patrón A, pero según la ilustración de Allen & Morgan (1981: fig. 34) de *Myonera demistriata*, la distribución de poros septales parece ser equidistante. En el caso de *Tropidomyia abbreviata*, sigue el patrón A, excepto por la presencia de 5 poros septales (Allen & Morgan, 1981).

Las especies de *Cardiomya*, así como también *Bathyneaea* y *Myonera* según la bibliografía, de no ser por el músculo septal lateral extra, serían anatómicamente idénticas a las especies de *Cuspidaria* del patrón A. Se observa que estas especies de *Cuspidaria* muestran una mayor semejanza anatómica con especies de otros géneros que con sus congéneres del patrón B. Esto requiere un análisis más detallado, pero se podría estar en presencia de un género nuevo que incluye especies hoy dentro de *Cuspidaria*.

En relación a las diferencias internas, en este trabajo de tesis se proveyeron en todos los casos límites claros que diferencian las especies estudiadas de otras. La historia taxonómica de este grupo ha tenido poco desarrollo y aún persisten numerosas dudas sobre la sinonimia de algunas especies como es el caso mencionado de *Cuspidaria barnardi* y *C. formosa*. No obstante, la historia taxonómica que hay entre *C. kerguelensis*, *C. minima* y *C. concentrica* es bastante compleja e interesante de resaltar. Estas tres especies antárticas/subantárticas se

caracterizan por tener conchas pequeñas (aproximadamente 3-4 mm de largo) con ornamentación concéntrica marcada, rostros cortos con dos crestas rostrales, y charnelas provistas de un fuerte diente posterior lateral derecho correspondido por una pequeña protuberancia a la misma altura en la valva izquierda. Es por tal similitud que Egorova (1993) decidió crear el género *Subcuspidaria*, incluyendo a las tres especies (*C. concentrica* como sinónimo de *C. kerguelensis*). En la actualidad este género no es aceptado pero la gran similitud de las especies, así también como la superposición de sus distribuciones, las hacen un interesante objeto de estudio para futuros análisis moleculares. Estos resultados probablemente resuelvan la duda acerca de las relaciones entre estas especies, ya sean los tres sinónimos de la misma especie o especies independientes pero cercanas entre sí. Incluso en caso de probarse la segunda opción, podría comprobarse si efectivamente pertenecen dentro de *Cuspidaria*, o, como predijo Egorova (1993), pertenecen a un género aparte.

Protobranchia

El estudio de 44 lotes conteniendo 318 individuos, 34 conchas y 95 valvas llevó al registro de 7 especies de aguas profundas pertenecientes a las familias Nuculidae y Nuculanidae: *Nucula cf. atacellana*, *Ennucula eltanini*, *E. perforata*, *E. georgiana*, *Ennucula sp.*, *Propeleda longicaudata* y *P. louiseae*. Aún queda mucho por desarrollar en este tema:

- Descripción anatómica de las especies.
- Revisión del resto de las especies del género *Ennucula* conocidas para la región de estudio.
- Estudiar el resto de las familias conocidas para aguas profundas argentinas.

MicroCT

Se proporcionaron las primeras imágenes de MicroCT para *Cuspidaria platensis*, *Cuspidaria infelix*, *Cuspidaria infirma*, *Cardiomya cleryana* y *C. fragilissima*. La primera fue estudiada previamente morfológica y anatómicamente en detalle por Machado *et al.* (2016) mediante técnicas más tradicionales. Estamos de acuerdo con las observaciones del autor. Ambas especies tienen un plan corporal típico de *Cardiomya* ya visto en otros estudios (Allen & Morgan, 1981; Morton, 2015; Machado *et al.*, 2016) sin ninguna distinción anatómica notable entre ellas. Además, el músculo septal lateral, la distribución de los poros septales, los

tentáculos sifonales y los palpos labiales son idénticos a los encontrados en especies de *Cuspidaria* con el patrón corporal "A" según Pacheco *et al.* (2022).

Los "músculos viscerales" que anclan la masa visceral a la concha en *Cuspidaria platensis*, *C. infelix*, *C. infirma*, *Cardiomya cleryana*, *C. fragilissima*, *Cetoconcha spinulosa* y *Cetoconcha* sp. nov. también se observaron en las exploraciones de MicroCT de *Cuspidaria glacialis* (G O. Sars, 1978), *Poromya rostrata* Rehder, 1943, *C. spinulosa* y *C. aff. smithii* (Machado *et al.*, 2019). Estos músculos parecen distribuirse solo en los Poromyoidea y Cuspidarioidea. No se observaron en *Lyonsiella* sp. nov. Además, *Cuspidaria* y *Cardiomya* tienen estos músculos en contacto con los músculos retractores pedal anterior. Un patrón similar fue observado por Machado *et al.* (2016), quienes notaron que los haces musculares unidos a las gónadas se fusionaban con el músculo retractor posterior antes de la bifurcación. Estos haces también se observaron en nuestros especímenes. En consecuencia, la masa visceral parece tener haces musculares asociados con los músculos retractores pedal, probablemente para proporcionar una mejor fijación en las áreas menos ancladas, en contraposición al lado ventral, que se fusiona con la pared dorsal del pie.

La MicroCT se ha convertido en una técnica popular en los últimos años (Ziegler *et al.*, 2018; Ziegler, 2019; Martínez-Sanjuán *et al.*, 2022) debido a su capacidad para proporcionar información anatómica en profundidad sin destruir especímenes.

Esta ventaja aborda el dilema al que se enfrentan muchos investigadores de aguas profundas, ya que ya no necesitan dañar muestras que a menudo son difíciles de obtener y vienen en cantidades limitadas. En este trabajo, explotamos otra ventaja: estudiar especímenes previamente inspeccionados por otros colegas. El acceso a ejemplares digitales nos permitió observar músculos viscerales en otras especies no recolectadas por nosotros y comparar nuestro material de *C. spinulosa* con el de Machado *et al.* (2019) sin solicitar material adicional, ya que los especímenes escaneados permanecen en el mismo estado de conservación en el que los autores los estudiaron.

Sin embargo, esta técnica tiene algunas desventajas. No permite la distinción de órganos con densidades similares, principalmente debido a la falta de especificidad de los agentes de contraste (Ziegler, 2019), lo que podría ser un desafío para alguien no familiarizado con la anatomía de los especímenes escaneados. Además, la velocidad de penetración del ácido fosfotúngstico (PTA) es considerablemente lenta (Ziegler *et al.*, 2018), requiriendo una gran cantidad de tiempo para la preparación adecuada de la muestra. No se ha registrado que el

PTA cause sobreimpresión (Ziegler, 2019), por lo que no hay un peligro aparente de sobreexponer la muestra a él. Además, la función del dimetilsulfóxido (DMSO) era aumentar la permeabilidad celular al agente de contraste (Machado *et al.*, 2019). Aunque ha habido dudas sobre el daño al ADN después de exponer las muestras a los rayos X, varios estudios no han encontrado evidencia de ello (Faulwetter *et al.*, 2013; 2014; Hall *et al.*, 2015). Sin embargo, decidimos con precaución preservar el único tejido blando de *Lyonsiella* sp. nov., excluyéndolo del escaneo de micro-CT.

Mientras que algunos estudios han adoptado un enfoque exploratorio para la microCT, probando su idoneidad para diferentes taxones superiores (Ziegler *et al.*, 2018; Ziegler, 2019), otros se han centrado únicamente en la descripción de especímenes (Fernández *et al.*, 2014; Machado *et al.*, 2019; Martínez-Sanjuán *et al.*, 2022). Nuestro estudio adopta un enfoque integrador, llevando a cabo la redescipción de siete especies utilizando tanto microCT como herramientas tradicionales como el estereomicroscopio y el microscopio electrónico de barrido (SEM).

Morfometría

Históricamente, los caracteres conquiológicos han desempeñado un papel predominante en la distinción de especies en todos los grupos de moluscos, y los septibranchios no son una excepción.

Las especies de septibranchios estudiadas, en particular aquellas del género *Cuspidaria*, del cual más representantes se analizó, mostraron una considerable variación intraespecífica de la charnela y el contorno, generalmente considerados como caracteres importantes a la hora de delimitar especies. Como destaca Egorova (1998), aunque las diferencias en forma, ornamentación y charnela son las principales características utilizadas para la determinación de las especies, no siempre son útiles. Además, a pesar de su condición inequivalva, las diferencias de contorno entre las valvas izquierda y derecha no han sido consideradas para las descripciones de las especies de *Cuspidaria* en el pasado, (Zelaya & Ituarte, 2006). Por tal motivo se recurrió a dos análisis morfométricos (uno para valvas izquierdas y otro para derechas), de manera de poder analizar la variabilidad, mediante una metodología objetiva, del contorno como carácter delimitante.

A partir de los resultados del análisis de elíptico Fourier, la forma de la concha de cada una de las cuatro especies analizadas en los dos PCA puede diferenciarse eficientemente, coincidiendo en el proceso con la separación realizada previamente mediante características conquiológicas. Si bien en los gráficos se ve una gran superposición de las especies, todas son separadas estadísticamente.

Al estudiar la variación de los contornos puede notarse los caracteres que mayormente influyen en el contorno de las especies estudiadas: la forma general de la valva (CP 1) y la curvatura rostral (CP 2).

Biogeografía

De las 42 especies de septibranquios registradas, siete especies están restringidas a Mar de Scotia y Antártica en el territorio marítimo argentino (*Cuspidaria minima*, *C. multicosmata*, *C. smirnovi*, *Cuspidaria* sp., *Protocuspidaria* cf. *atlantica*, *Cetoconcha* sp. nov. y *Policordia angelika*). Del resto de las especies, seis son especies endémicas del Mar Argentino (*Cuspidaria platensis*, *C. namuncura*, *C. cancellata*, *Cetoconcha sarsii*, *Lyonsiella* cf. *fragilis* y *Lyonsiella* sp. nov.), 22 se distribuyen también en el Atlántico Norte (*Cuspidaria exigua*, *C. circinata*, *C. bicarinata*, *C. parva*, *C. barnardi*, *Cardiomya cleryana*, *C. knudseni*, *C. costellata*, *Myonera paucistriata*, *M. alleni*, *Myonera* sp., *Tropidomya abbreviata*, *Rhinoclama notabilis*, *Bathynearea demistriata*, *Protocuspidaria verity*, *Cetoconcha bulla*, *Verticordia quadrata*, *Lyonsiella abyssicola*, *L. perplexa*, *L. fragilis*, *Allogramma formosa*, *Policordia gemma*) y siete en la Antártica (*Cuspidaria kerguelensis*, *C. tenella*, *C. concentrica*, *C. infelix*, *C. infirma*, *Cardiomya fragilissima* y *Cetoconcha spinulosa*). De estas últimas, 2 (*Cuspidaria infelix* y *C. infirma*) fueron incluso registradas en aguas chilenas. En el caso de las especies de protobranquios, seis (*Nucula* cf. *atacellana*, *Ennucula perforata*, *E. eltanini*, *E. georgiana*, *Ennucula* sp. y *Propeleda louiseae*) son endémicas para el Mar Argentino mientras que una (*Propeleda longicaudata*) se distribuye hasta la Antártida. Estos resultados soporta la hipótesis de una influencia de especies de regiones cuyas masas de agua llegan al Mar Argentino.

Según el material analizado aquí, de las especies previamente registradas en la región *Cuspidaria tenella*, *C. kerguelensis*, *C. infelix*, *Cardiomya fragilissima*, *Cetoconcha spinulosa* y *Propeleda longicaudata*, todas especies subantárticas/antárticas, extendieron su distribución geográfica hacia el norte hasta el talud continental frente a Mar del Plata, mientras que *C. platensis* y *Protocuspidaria verity* ampliaron su distribución hacia el sur hasta el Área Marina Protegida Namuncurá/Banco Burdwood.

La mayoría de las especies de *Cuspidaria* muestran amplios rangos de profundidad, como se observa en otros bivalvos de aguas profundas (Olabarria, 2005; Aldea et al., 2008). *Cuspidaria platensis*, *Cuspidaria infirma*, *Cuspidaria bicarinata* y *Cuspidaria kerguelensis* han extendido sus rangos batimétricos en comparación con registros anteriores a este trabajo. Además, *Cuspidaria tenella*, *Cuspidaria infirma*, *Cuspidaria kerguelensis*, *Cuspidaria platensis*, *Cuspidaria cancellata*, *Cuspidaria infelix*, *Cuspidaria namuncura* y *Cardiomya fragilissima* estuvieron restringidas a profundidades menores a 2.212 m, mientras que *Cuspidaria barnardi*,

Cuspidaria bicarinata, *Cuspidaria circinata*, *Cuspidaria exigua*, *Policordia gemma* y *Bathyneera demistriata* se encontraron exclusivamente en estaciones más profundas.

Aunque muchos Cuspidariidae se han encontrado a profundidades mayores a 200 m, *C. cleryana* habita principalmente en aguas de plataforma. En general, las distribuciones de moluscos marinos de plataforma en el Atlántico Sudoccidental siguen los límites de las provincias biogeográficas Argentina y Magallánica (Balech & Ehrlich, 2008). Sin embargo, *C. cleryana* ha sido registrada no solo en ambas provincias, sino también en numerosas regiones hasta Florida (EE. UU.). Esta amplia distribución merece un estudio más profundo, que incluya análisis morfométricos y moleculares, para concluir si estamos tratando con una sola especie o especies morfológicamente muy similares.

El análisis jerárquico de conglomerados permitió observar una disposición de especies principalmente dada por ubicación batimétrica al igual que lo mencionado por Teso *et al.* (2019) para especies de gasterópodos y quitones del Mar Argentino. Las especies presentes en las secciones D1 (TN 1, BB 1, BB 2, TIE y MAL) mostraron una distribución continua en la pendiente continental argentina al menos hasta los 1.000 m. Los registros mayores a 1.000 m son escasos en la región sur, por lo que no pudo verificarse por encima de este límite. Esto muestra una diferencia con trabajos previos en los que la disposición de las especies está dada por la ubicación geográfica (Linse *et al.*, 2006; Barroso *et al.*, 2016; Hernández-Ávila *et al.*, 2018). Esto es más claro cuando se tiene en cuenta las distribuciones geográficas de las especies involucradas (Figura 77). No hay una clara separación geográfica pero si puede verse una asociación en base a sus profundidades (Figura 69).

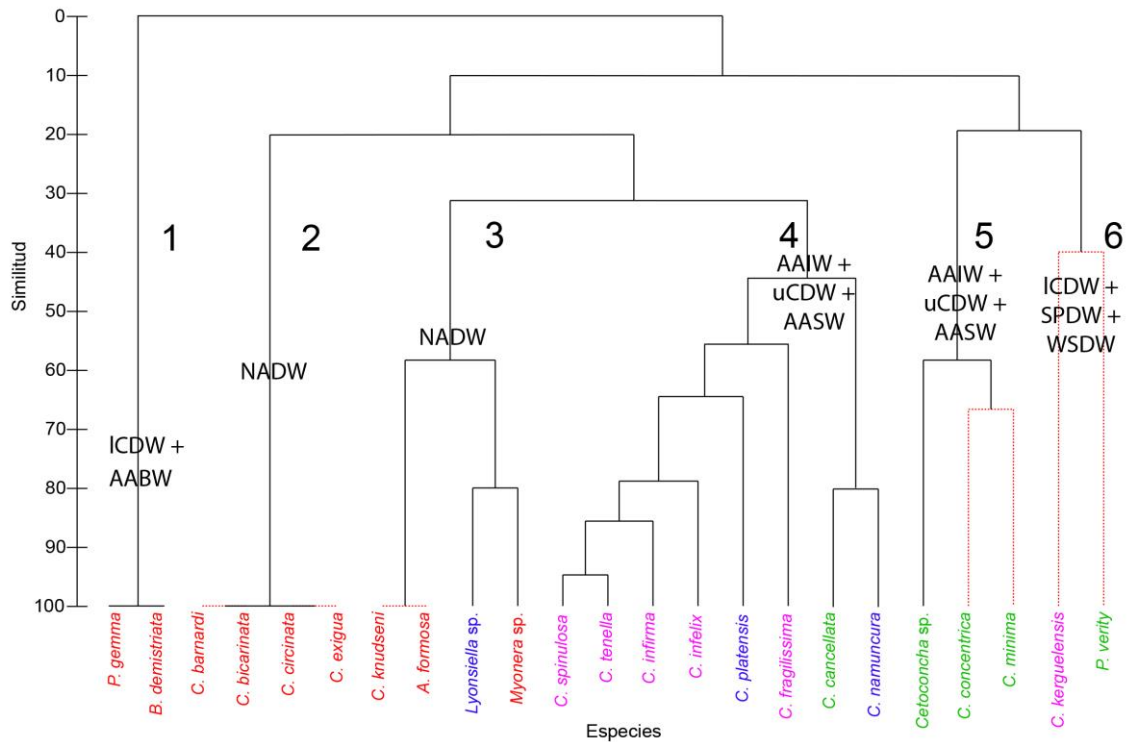


Figura 77 Agrupamiento jerárquico aglomerativo representando en color las distribuciones geográficas de las especies: Talud Norte (rojo); Talud Norte + región subantártica (azul); Talud Norte, región subantártica y antártica (violeta); región subantártica y antártica (verde). También se representan las masas de aguas que influyen las profundidades de los grupos obtenidos mediante el agrupamiento.

La hipótesis planteada en esta tesis resaltaba la influencia de las masas de agua en la distribución batimétrica y geográfica de las especies estudiadas, y estos resultados parecen en un principio apoyar esto. Los grupos 2 y 3 contienen especies que habitan profundidades influenciadas por NADW (Aguas Profundas del Atlántico Norte, 1.500/2.000 a 3.000 m según la latitud). La presencia de esta masa de agua proveniente del Atlántico Norte explica por qué las mayor parte de las especies de estos grupos *Cuspidaria barnardi*, *Cuspidaria bicarinata*, *Cuspidaria exigua*, *Cuspidaria circinata*, *Cardiomya knudseni* y *Allogramma formosa*) fueron también registradas a mayores latitudes. Ejemplos de registros tan distantes no son infrecuentes en el mar profundo. Entre estos se encuentran en aguas argentinas *Theta lyronuclea* (Clarke, 1959), un conoideo del Atlántico Norte recolectado a profundidades también bajo la influencia de la NADW (Sánchez & Pastorino, 2020), y *Scaphander meridionalis* (Siegwald *et al.*, 2020), cuyo rango de distribución fue ampliado de desde el Cañón submarino Mar del Plata hasta el Indo-Pacífico occidental con un respaldo molecular (Siegwald *et al.*, 2022). La influencia batimétrica y geográfica de las masas de agua también podría explicar la distribución inusual de *Cuspidaria barnardi*. El holotipo fue recolectado en el sureste de África, en la región sur de Agulhas, pero en este trabajo fue recolectada en el Atlántico sudoccidental. La región sur de Agulhas está compuesta por masas de agua de los océanos Atlántico Sur e

Índico, incluida NADW (Valentine *et al.*, 1993), la misma masa de agua en la cual se recolectó esta muestra, estableciendo así una conexión entre especímenes de ambos lados. Esta masa de agua fue detectada cruzando el Atlántico en dirección este en los 25° S, hacia el extremo sur de África (van Sebille *et al.*, 2012)

Por otro lado, los grupos 4 y 5 engloban a las especies que habitan en secciones influenciadas principalmente por masas de agua antárticas/subantárticas, principalmente AAIW (Aguas Intermedias Antárticas, entre 500 y 1.000/1.500 m según la latitud), pero también pueden estar presentes AASW (Aguas Superficiales Antárticas, hasta 500 m, únicamente en la región sur) y uCDW (Aguas Profundas Circumpolares Superiores entre 1.000 y 1.700/2000 m según la latitud). Esto también ocurre en el grupo 6 (exclusivo de la región subantártica este) pero con masas de agua de profundidades mayores: ICDW (Aguas profundas circumpolares inferiores, entre 2.000 a 3.500 m en la región de interés), SPDW (Aguas profundas del Pacífico Sur, entre 2.700 a 4.000 m), WSDW (Aguas profundas del Mar de Weddell, mayores a 4.000 m).

Haciendo predicciones basadas en esta hipótesis, uno no esperaría entonces encontrar ninguna de las especies de los grupos 2 y 3 (excepto *Lyonsiella* sp. nov.) en latitudes mucho más al sur ya que NADW, poco después de la confluencia, se aleja del Talud dirigiéndose hacia el este (Hernández-Molina *et al.*, 2009). Por otro lado también podría esperarse que especies de los grupos 4 y 5 sean recolectados en aguas más al norte ya que las masas de agua AAIW se registra hasta los 30° N (Liu & Tanahua, 2021).

No obstante, es importante tener en cuenta que algunas de las especies asociadas a masas de aguas subantárticas/antárticas también fueron registradas en profundidades influenciadas por NADW (*Cuspidaria platensis*, *C. infirma*, *C. tenella* y *Cetoconcha spinulosa*). Esto podría deberse a los procesos geomorfológicos del área de muestreo esas especies. Los registros en cuestión fueron hechos a partir de material proveniente del Cañón submarino Mar del Plata y los cañones submarinos son sistemas complejos y heterogéneos en lo referente a su topografía, hidrografía, sedimentología y bioquímica (Cunha *et al.*, 2011).

El caso del grupo 1 presenta un mayor desafío. Cuenta únicamente con dos registros: *Policordia gemma* a 3310 m y *Bathyneera demistriata* a 3.906 m. Estas profundidades están influenciadas por ICDW (Aguas profundas circumpolares inferiores, entre 3.000-3.500 m en la región de interés) y AABW (Aguas de fondo antárticas, entre 3.500-4.000 m). En este caso, estas especies no parecerían seguir la influencia de las masas de agua ya que ambas son

especies conocidas para latitudes mayores, pero no influenciadas por NADW. No obstante, tal vez haya que reconsiderar la identidad de estos especímenes. El ejemplar de *P. gemma*, como se resaltó en sus observaciones, tiene un gran parecido con *P. angelika*, una especie del Pacífico Sur que habita bajo la influencia de masas de agua subantárticas/antárticas. El ejemplar pobremente preservado de *Myonera alleni* (excluido del análisis) también fue registrado a estas profundidades y tal vez haya que reconsiderar su parecido con la especie *Cuspidaria* sp., conocida para la Antártica. El caso de *Bathyneera demistriata* es más complejo ya que solo fue registrada a profundidades de AABW. Cuando esta masa de agua llega al Ecuador, debido a unos cambios de propiedades, es renombrada como NEABW (Aguas de fondo del Noreste Antártico), la cual sigue el flujo norte recorriendo el Atlántico Norte (Liu-Tanhua, 2019). Esto podría explicar la presencia de esta especie en el norte.

Los resultados obtenidos resaltan la calidad de "encrucijada" del Atlántico suroeste (Piola & Matano, 2001), ya que no solo se observa una confluencia de varias masas de agua del norte y del sur, especialmente en el área frente a Mar del Plata (SAMW, AAIW, uCDW y NADW, entre otras) sino también de fauna del Atlántico norte y las regiones subantárticas/antárticas (Figura 69). Una vez identificadas las especies de protobranquios de la región se espera llevar a cabo un análisis biogeográfico incluyéndolas.

La distribución geográfica revela una conexión faunística entre Sudamérica, las islas circumpolares y la Antártida que involucra a *Cuspidaria tenella*, *Cuspidaria infirma*, *Cuspidaria infelix*, *Cuspidaria kerguelensis*, *Cuspidaria concentrica*, *Cuspidaria minima*, *Cardiomya fragilissima*, *Cetoconcha spinulosa*, *Cetoconcha* sp. nov. y *Propeleda longicaudata*. Aunque se sabe que el Frente Polar Antártico es una barrera biogeográfica fuerte, lo que lleva al origen del alto endemismo de la Antártida, varios estudios biogeográficos han encontrado similitudes entre la fauna antártica y subantártica (Linse, 2002, 2004; Linse *et al.*, 2006; Griffiths *et al.*, 2008; Auscavitch & Waller, 2017, entre otros). Linse (2004) detectó similitudes en la composición de bivalvos de aguas profundas del Arco de Scotia y el Mar de Weddell, con los de la Plataforma antártica y las aguas profundas del océano Atlántico y Pacífico, y lo atribuyó a la existencia de una conexión entre esta área, el Arco de Scotia y la Antártida a lo largo de la pendiente continental. Auscavitch & Waller (2017) enfatizaron la potencialidad de los montes submarinos del Pasaje de Drake como vías de conectividad en aguas profundas a través de mecanismos de dispersión de "camino de piedras". El alto flujo de la Corriente circumpolar disminuye por debajo de los 1.000 m por lo que a estas profundidades la barrera física es menor (Clarke *et al.*, 2005). Además, ha habido casos de transporte a través del Frente

Polar Antártico (Clarke *et al.*, 2005), y las estimaciones del reloj molecular respaldan la existencia de flujo génico entre las áreas subantártica y antártica incluso después de la formación de este frente (Page & Linse, 2002).

Esto podría explicar la aparición constante de las mismas especies de *Cuspidaria* en Sudamérica, el Arco de Scotia y la Antártida. Sin embargo, aunque estas especies cuentan con desarrollo lecitotrófico (la larva no se alimenta del plancton sino de nutrientes presentes en los huevos), cuentan con cierta capacidad de dispersión, ya que la larva dura en la columna de agua desde pocas horas a pocos días (Giese, 1979) y se ha planteado la posibilidad de que las bajas temperaturas puedan extender el desarrollo de la larva (Rex *et al.*, 2005), permitiéndoles expandir enormemente su distribución. No obstante, es muy probable que no haya un flujo génico actual (Moon *et al.*, 2017) y estos especímenes subantárticos y antárticos pertenezcan a especies separadas. Es importante destacar la mayoría de los estudios biogeográficos previamente mencionados, y éste, involucran conjuntos de registros de muestras identificadas principalmente a través de características morfológicas, y algunos autores han detectado la existencia de varios casos de especies crípticas en la zona (Linse *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2007; Allcock *et al.*, 2011).

Molecular

Estudios filogenéticos en los cuales miembros de Anomalodesmata sean el enfoque principal son escasos (Harper *et al.*, 2000, Dreyer *et al.*, 2003; Harper *et al.*, 2006; y Machado & Passos, 2022). En algunos de estos (Dreyer *et al.*, 2003; Harper *et al.*, 2006), sus resultados no son suficientes como para validar o refutar la monofilia de Septibranchia. No obstante, nuestros resultados moleculares, así como aquellos morfológicos de Machado & Passos (2022), logran validar la monofilia del grupo, al menos según el método de Máxima Verosimilitud. Es en las relaciones internas donde se encuentran las diferencias. Según los resultados morfológicos Machado & Passos (2022), Verticordioidea (sin incluir *Bentholyonsia*) y Poromyoidea forman un grupo monofilético. Esto parece seguir la hipótesis de evolución del septo planteada por Allen & Morgan (1981), en la cual el septo muscular se habría originado independientemente en Poromyoidea y Cuspidarioidea. Por otro lado, en este trabajo los resultados muestran que Verticordioidea es un grupo polifilético compuesto de todos los taxones por fuera del grupo Poromyoidea + Cuspidarioidea. Estos resultados moleculares apuntan un origen en común del septo muscular, si bien hay clara diferencia en los septos de Poromyoidea y Cuspidarioidea: en Poromyoidea las fibras musculares son lisas, mientras que

en Cuspidarioidea estriadas. Además, dentro de Cuspidarioidea se encuentran ejemplos de septos muy poco muscularizados en Protocuspidariidae y Halonymphiidae que podrían consistir en estados primitivos del septo. Por último, es importante resaltar que el soporte del clado Poromyoidea + Cuspidarioidea es moderado para UFB y Probabilidad posterior.

Debido a su alto tiempo de coalescencia, los genes nucleares limitan su utilidad en estudios de nivel específico (Bermingham & Moritz, 1998). Por esta razón no se prestará mucha atención a las relaciones entre las especies de cada grupo hasta que puedan ser incluidos genes mitocondriales. Por ejemplo, podemos ver que si bien *Cuspidaria infelix* y *C. tenella* contaron con distancias genéticas bajas, como era de esperarse al ser ambas especies de similar distribución geográfica, *C. infelix* contó con valores de distancia aún menores con la secuencia del ejemplar de *Cuspidaria latesulcata* recolectado en Queensland, Australia y *Bathyneera demistriata*, una especie también conocida para la misma región que *C. infelix* pero perteneciente a otro género. Si bien solo pudo verificarse la identidad de unos pocos ejemplares cuyas secuencias fueron empleadas en el estudio, una de estas fue *Bathyneera demistriata*, por lo que esta baja distancia no se debe a una mala identificación.

Muchas causas son las que pudieron haber influenciado en la correcta secuenciación del resto de los ejemplares cuyo ADN fue extraído, entre estas, la baja calidad del ADN por fallas durante la fijación del material, necesidad de actualizar los protocolos o incluso necesidad de obtener cebadores más específicos del grupo en vez de universales.

A futuro se planea intensificar este análisis incluyendo un mayor número de secuencias, marcadores (al menos uno mitocondrial COI aprovechando la mayor resolución al nivel especies que otorga) y el empleo de caracteres morfológicos. También se espera profundizar la búsqueda de los ejemplares voucher de las secuencias de Genbank y verificar si se encuentran correctamente identificados.

Capítulo 10 - Conclusiones

Sistemáticas

- Se registran en la región de estudio 42 especies de septibranchios: 29 Cuspidarioidea, 4 Poromyoidea y 9 Verticordioidea.
- Se verificaron 17 y se cuestiona el registro de 14 de las 32 especies de septibranchios previamente citadas en la región.
- Diez registros de especies de septibranchios son nuevos para nuestras aguas, dos de especies ya conocidas en otra región, cinco son especies nuevas y los tres restantes son inconcluyentes.
- En el Mar Argentino y sus alrededores se registran una baja representatividad, con 8,5% de las especies de septibranchios descriptas.
- Se registran en la región de estudio 7 especies de protobranchios de aguas profundas argentinas: 5 de Nuculidae y 2 de Nuculanidae.
- Septibranchia, Cuspidarioidea y Poromyoidea son clados monofiléticos, mientras que Verticordioidea es polifilético.
- El análisis molecular mediante el gen 18S soporta las hipótesis de parentesco entre Cuspidarioidea y Poromyoidea
- Se registra un patrón de distribución variable de los poros septales (equidistantes o separados en dos pares anteriores y dos posteriores).
- Se establecen dos patrones corporales (A y B) determinados por los tipos de tentáculos sifonales, distribución de poros septales, organización de fibras musculares del músculo septal lateral y tipos de palpos labiales.
- Los géneros *Myonera*, *Cardiomya* y *Bathyneoera* siguen el patrón A, *Rhinoclama* sigue el B mientras que *Cuspidaria* tiene especies que siguen el patrón A y otras que siguen el B, mostrando así mayor similitud con especies de otros géneros.

Metodológicas

- Se proporcionan las primeras reconstrucciones en 3D para las especies *Cuspidaria platensis*, *Cuspidaria infelix*, *Cuspidaria infirma*, *Cardiomya cleryana* y *Cardiomya fragilissima*.
- La microtomografía computarizada es una herramienta eficiente y poco invasiva para estudiar estos organismos del mar profundo en detalle.
- La disponibilidad de reconstrucciones 3D de otros ejemplares permite comparar en detalle sin necesidad de revisar el material propiamente dicho.
- La morfometría de contorno permite delimitar objetivamente las especies de *Cuspidaria* estudiadas.

Biogeográficas

- De las 42 especies de septibranchios estudiadas, 35 fueron registradas en el Mar Argentino y 7 dentro del territorio Antártico Argentino.
- Se registraron 35 especies de septibranchios en el Mar Argentino, de las cuales 6 son endémicas, 22 se distribuyen también en el Atlántico Norte, y 7 en Antártida, de las cuales dos se extienden hasta el Pacífico sur.
- *Cuspidaria tenella*, *C. kerguelensis*, *C. infelix*, *Cardiomya fragilissima*, *Cetoconcha spinulosa* y *Propeleda longicaudata*, extienden su distribución geográfica hacia el norte hasta el cañón submarino Mar del Plata.
- *Cuspidaria platensis* y *Protocuspidaria verity* amplían su distribución sur hasta el Área Marina Protegida Namuncurá/Banco Burdwood.
- Las distribuciones geográficas y batimétricas de los bivalvos septibranchios siguen la distribución de las masas de aguas profundas.

- Los septibranchios provenientes del Atlántico norte fueron registradas en estaciones bajo la influencia de NADW mientras que las especies que se distribuyen hasta aguas de mayores latitudes se restringieron a masas de aguas de origen subantártica o antártico.
- Los septibranchios de masas de aguas subantárticas y antárticas muestran una distribución continua a lo largo del Talud Continental Argentino al menos hasta los 1.000 m
- La zona con mayor número de especies (y géneros) de septibranchios se da en los alrededores de la Zona de Confluencia de las masas de agua antárticas y del Atlántico Norte.
- La barrera geográfica impuesta por el Frente Polar Antártico no afecta a las especies de bivalvos de aguas profundas.

Bibliografía

- Abbott R.T. 1974. *American Seashells*. New York: Van Nostrand Reinhold Company, 663 pp.
- Absalão R.S., Caetano C.H.S., Fortes F.R. 2006. Filo Mollusca. En: Lavrado HP and Ignacio BL, (eds). *Biodiversidade Bentônica da Região Central da Zona Econômica Exclusiva Brasileira*. Rio de Janeiro: Serie Livros.Documentos REVIZEE/SCORE, 211-260.
- Absalão R.S., Oliveira C.D.d.C. 2011. The Genus *Cuspidaria* (Pelecypoda: Septibranchia: Cuspidariidae) from the deep sea of Campos Basin, Brazil, with descriptions of two new species. *Malacologia*, **54 (2)**: 119-138.
- Absalão R.S., Pimenta A.D. 2005. *Moluscos Marinhos da APA do Arquipélago de Santana, Macaé, RJ - Chave para Identificação das Espécies do Substrato Inconsolidado*. Rio de Janeiro: Editora Ciência Moderna, 84 pp.
- Adams A. 1864. On the species of *Nearea* found in the seas of Japan. *Annals and Magazine of Natural History*, **13 (3)**: 206-209.
- Adams H., Adams A. 1853-1858. *The genera of Recent Mollusca; arranged according to their organization*. London: van Voorst, 661 pp, 138 pls.
- Aldea C., Olabarria C., Troncoso J.S. 2008. Bathymetric zonation and diversity gradient of gastropods and bivalves in West Antarctica from the South Shetland Islands to the Bellingshausen Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **55 (3)**: 350-368.
- Aldea C., Troncoso J.S. 2008. Systematics and distribution of shelled molluscs (Gastropoda, Bivalvia, Scaphopoda) from the South Shetland Islands to the Bellingshausen Sea, West Antarctica. *Iberus*, **26 (2)**: 43-117.
- Aldea C., Troncoso J.S. 2010. *Moluscos del Mar de Bellingshausen (Antártica): observaciones y distribución de los gastrópodos con concha, bivalvos y escafópodos del Oeste de la península Antártica, recolectados en las campañas antárticas españolas BENTART 2003 y 2006*. Vigo, España: Self-published, 249 pp.
- Altschul S.F., Gish W., Miller W., Myers E.W., Lipman D.J. 1990. Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, **215**: 403-410.
- Allcock A.L., Barratt I., Eléaume M., Linse K., Norman M.D., Smith P.J., Steinke D., Stevens D.W., Strugnell J.M. 2011. Cryptic speciation and the circumpolarity debate: A case study on

- endemic Southern Ocean octopuses using the COI barcode of life. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **58 (1)**: 242-249.
- Allen J.A. 2008. Bivalvia of the deep Atlantic. *Malacologia*, **50 (1)**: 57-173.
- Allen J.A. 2011. Descriptions of new deep-water species of the family Cuspidariidae (Mollusca: Bivalvia) and including a bibliography of the known species from the Atlantic. *Journal of Conchology*, **40 (4)**: 428-445.
- Allen J.A., Hannah F.J. 1989. Studies on the deep-sea Protobranchia: The subfamily Ledellinae (Nuculanidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)*, **55**: 123-171.
- Allen J.A., Morgan R.E. 1981. The functional morphology of Atlantic deep-water species of the families Cuspidariidae and Poromyidae (Bivalvia) – an analysis of the evolution of the septibranch condition. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **294**: 413-546.
- Allen J.A., Sanders H.L. 1982. Studies on deep-sea Protobranchia; The subfamily Spinulinae (family Nuculanidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **150**: 1-30.
- Allen J.A., Sanders H.L. 1996a. Studies on the deep-sea Protobranchia (Bivalvia): The family Neilonellidae and the family Nuculanidae. *Bulletin of the Natural History Museum of London (Zoology)*, **62**: 101-132.
- Allen J.A., Sanders H.L. 1996b. The zoogeography, diversity and origin of the deep-sea protobranch bivalves of the Atlantic: The epilogue. *Progress In Oceanography*, **38**: 95-153.
- Allen J.A., Sanders H.L., Hannah F.J. 1995. Studies on the deep-sea Protobranchia (Bivalvia); the subfamily Yoldiellinae. *Bulletin of the Natural History Museum of London (Zoology)*, **61**: 11-90.
- Allen J.A., Turner J.F. 1974. On the Functional Morphology of the Family Verticordiidae (Bivalvia) with Descriptions of New Species from the Abyssal Atlantic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, **268 (894)**: 401-532.
- Arantes R., Castro C., Pires D., Seoane J.C. 2009. Depth and water mass zonation and species associations of cold-water octocoral and stony coral communities in the southwestern Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, **397**: 71-79.

- Arnaud P.M., Jazdzewski K., Presler P., Sicinski J. 1986. Preliminary survey of benthic Invertebrates collected by Polish Antarctic Expeditions in Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands, Antarctica). *Polish Polar Research*, **7 (1-2)**: 7-24.
- Auscavitch S.R., Waller R.G. 2017. Biogeographical patterns among deep sea megabenthic communities across the Drake Passage. *Antarctic Science*, **29 (6)**: 531-543.
- Avila C., Angulo-Preckler C., Martín-Martín R.P., Figuerola B., Griffiths H.J., Waller C.L. 2020. Invasive marine species discovered on non-native kelp rafts in the warmest Antarctic island, *Journal*, **10 (1639)**. doi: 10.1038/s41598-020-58561-y.
- Balech E., Ehrlich M. 2008. Esquema Biogeográfico del Mar Argentino. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, **19**: 45-75.
- Barroso C.X., Lotufo T.M.d.C., Matthews-Cascon H. 2016. Biogeography of Brazilian prosobranch gastropods and their Atlantic relationships. *Journal of Biogeography*, **43 (12)**: 2477-2488.
- Benaim N.P., Absalão R.S. 2011a. Deep sea *Yoldiella* (Pelecypoda: Protobranchia: Yoldiidae) from Campos Basin, Rio de Janeiro, Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **91 (2)**: 513-529.
- Benaim N.P., Absalão R.S. 2011b. Discriminating among similar deep-sea *Yoldiella* (Pelecypoda: Protobranchia) species with a morphometric approach. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **91 (8)**: 1665-1672.
- Benaim N.P., Absalão R.S. 2011c. *Microgloma* Sanders & Allen, 1973 (Nuculanidae) and *Pristigloma* Dall, 1900 (Pristiglomidae) (Pelecypoda) in the Campos Basin of Brazil. *Zookeys*, **152**: 1-20.
- Benaim N.P., Absalão R.S. 2011d. New records of *Tindariopsis* (Pelecypoda, Protobranchia) from Brazil - Campos Basin (off Rio de Janeiro). *Biota Neotropica*, **11**: 423-429.
- Bermingham E., Moritz C. 1998. Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular ecology*, **7 (4)**: 367-369.
- Bernard F.R. 1974. Septibranchs of the Eastern Pacific (Bivalvia Anomalodesmata). *Allan Hancock Monographs in Marine Biology*, **8**: 1-279.
- Bernard F.R. 1979. New species of *Cuspidaria* from the Northeastern Pacific (Bivalvia: Anomalodesmata), with a proposed classification of septibranchs. *Venus*, **38 (1)**: 14-24.

- Bett B.J., Narayanaswamy B.E. 2014. Genera as proxies for species α - and β -diversity: tested across a deep-water Atlantic–Arctic boundary. *Marine Ecology*, **35 (4)**: 436-444.
- Bieler R., Carter J.G., Coan E.V. 2010. Classification of bivalve families. *Malacologia*, **52 (113-133)**.
- Bieler R., Mikkelsen P.M., Collins T.M., Glover E.A., González V.L., Graf D.L., Harper E.M., Healy J., Kawauchi G.Y., Sharma P.P., Staubach S., Strong E.E., Taylor J.D., Tëmkin I., Zardus J.D., Clark S., Guzmán A., McIntyre E., Sharp P., Giribet G. 2014. Investigating the Bivalve Tree of Life – an exemplar-based approach combining molecular and novel morphological characters. *Invertebrate Systematics*, **28 (1)**: 32-115.
- Branch M.L., Arnaud P.M., Cantera J., Gianakouras D. 1991. The benthic Mollusca and Brachiopoda of subantarctic Marion and Prince Edward Islands: 1) Illustrated keys to the species. 2) Records of the 1982-1989 University of Cape Town Surveys. *South African Journal of Antarctic Research*, **21 (1)**: 45-64.
- Brandt A., De Broyer C., De Mesel I., Ellingsen K., Gooday A.J., Hilbig B., Linse K., Thomson M.R.A., Tyler P.A. 2007a. The biodiversity of the deep Southern Ocean benthos. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **362**: 39-66.
- Brandt A., Gooday A.J., Brandao S.N., Brix S., Brøkeland W., Cedhagen T., Choudhury M., Cornelius N., Danis B., De Mesel I., Diaz R.J., Gillan D.C., Ebbe B., Howe J.A., Janussen D., Kaiser S., Linse K., Malyutina M., Pawlowski J., Raupach M., Vanreusel A. 2007b. First insights into the biodiversity and biogeography of the Southern Ocean deep sea. *Nature*, **447**: 307-311.
- Brandt A., Linse K., Schüller M. 2009. Bathymetric distribution patterns of Southern Ocean macrofaunal taxa: Bivalvia, Gastropoda, Isopoda and Polychaeta. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **56 (11)**: 2013-2025.
- Brøkeland W., George K.A.I. 2009. Editorial: Deep-sea taxonomy - a contribution to our knowledge of biodiversity. *Zootaxa*, **2096**: 6-8.
- Bush K.J. 1885. Additions to the shallow-water Mollusca of Cape Hatteras, N.C., dredged by the U.S. Fish Commission Steamer 'Albatross,' in 1883 and 1884. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, **6**: 453-480.
- Carcelles A. 1950. Catálogo de los moluscos marinos de Patagonia. *Anales del Museo Nahuel Huapi*, **2**: 41-100.

- Carcelles A. 1953. Catálogo de la malacofauna antártica argentina. *Anales del Museo Nahuel Huapi*, **3**: 155-250.
- Carcelles A., Williamson S. 1951. Catálogo de los moluscos marinos de la provincia magallánica. *Revista del Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales*, **2 (5)**: 225-383.
- Cárdenas J., Aldea C., Valdovinos C. 2008. Chilean marine Mollusca of northern Patagonia collected during the Cimar-10 Fjords cruise. *Gayana (Concepción)*, **72**: 202-240.
- Carney R. 2005. Zonation of Deep Biota on Continental Margins. *Oceanography and Marine Biology*, **43**: 211-278.
- Carranza A., Scarabino F., Brazeiro A., Ortega L., Martínez S. 2008. Assemblages of megabenthic gastropods from Uruguayan and northern Argentinean shelf: Spatial structure and environmental controls. *Continental Shelf Research*, **28 (6)**: 788-796.
- Carter J.G. 2011. A Synoptical Classification of the Bivalvia (Mollusca). *Paleontological Contributions*, **(4)**: 1-47.
- Carter J.G., Harries P.J., Malchus N., Sartori A.F., Anderson L.C., Bieler R., Bogan A., Coan E., Cope J., Cragg S., Garcia-March J., Hylleberg J., Kelley P., Kleemann K., Kriz J., McRoberts C., Mikkelsen P., Jr P., Zieritz A. 2012. Illustrated glossary of the Bivalvia. *Treatise Online*, **1 (48)**: 1–209.
- Carter L., McCave I.N., Williams M.J.M. 2008. Chapter 4 Circulation and Water Masses of the Southern Ocean: A Review. En: Florindo F and Siebert M, (eds). *Developments in Earth and Environmental Sciences*: Elsevier, 85-114.
- Cartes J.E., Papiol V., Frutos I., Macpherson E., González-Pola C., Punzón A., Valeiras X., Serrano A. 2014. Distribution and biogeographic trends of decapod assemblages from Galicia Bank (NE Atlantic) at depths between 700 and 1800m, with connexions to regional water masses. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **106**: 165-178.
- Carvalho de Lima T., Oliveira C.D.d.C., Absalão R.S. 2020. Small, rare and little known: new records and species of *Cardiomya* (Bivalvia: Cuspidariidae) from Brazil. *European Journal of Taxonomy*, **619**: 1-20.
- Castellanos A.Z. 1970. Catálogo de los moluscos marinos bonaerenses. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires*, **8**: 9-365.

- Castellanos A.Z. 1982. Los moluscos de las campañas del "Shinkai Maru". *Neotropica*, **28 (79)**: 41-46.
- Castillo Oñate S., Ramil F. 2018. A new species of *Cuspidaria* (Mollusca: Bivalvia: Anomalodesmata) from the Mauritanian deep continental margin (North-Eastern Atlantic). *Journal of Conchology*, **43**: 135-140.
- Castresana J. 2000. Selection of Conserved Blocks from Multiple Alignments for Their Use in Phylogenetic Analysis. *Molecular Biology and Evolution*, **17 (4)**: 540-552.
- Clarke A., Barnes D., Hodgson D. 2005. How isolated is Antarctica? *Trends in ecology & evolution*, **20**: 1-3.
- Clarke A., Crame J.A. 1989. The origin of the Southern Ocean marine fauna. *Geological Society, London, Special Publications*, **47 (1)**: 253-268.
- Clarke A.H. 1961. Abyssal Mollusks from the south Atlantic Ocean. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College*, **125 (12)**: 345-387.
- Clarke A.H. 1962. Annotated list and bibliography of the abyssal marine molluscs of the world. *Bulletin (National Museum of Canada)*, **181**: 1-114.
- Clarke A.H. 1974. Molluscs from Baffin Bay and the northern North Atlantic Ocean. *Publications in Biological Oceanography. National Museum of Natural Sciences, National Museums of Canada*, **7**: 1-23.
- Clarke K.R., Warwick R.M. 1994. *Changes in Marine Communities: An Approach to Statistical Analyses and Interpretation*. Plymouth: PRIMER-E Ltd, 176 pp.
- Coan E., Valentich Scott P. 2012. *Bivalve Seashells of Tropical West America. Marine Bivalve Mollusks from Baja California to Northern Perú*. Santa Barbara: Santa Barbara Museum of Natural History, 596 pp.
- Coan E.V., Kabat A.R. 2023. Annex 1: Collations of Books of Malacological Significance. In: Coan EV and R KA, (eds). *2,400 years of malacology: American Malacological Society*; 1-140: <https://ams.wildapricot.org/2400-Years-of-Malacology>.
- Combosch D.J., Collins T.M., Glover E.A., Graf D.L., Harper E.M., Healy J.M., Kawauchi G.Y., Lemer S., McIntyre E., Strong E.E., Taylor J.D., Zardus J.D., Mikkelsen P.M., Giribet G., Bieler R. 2017. A family-level Tree of Life for bivalves based on a Sanger-sequencing approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **107**: 191-208.

- Costa C., Menesatti P., Aguzzi J., D'Andrea S., Antonucci F., Rimatori V., Pallottino F., Mattoccia M. 2008. External shape differences between sympatric populations of commercial clams *Tapes decussatus* and *T. philippinarum*. *Food and Bioprocess Technology*, **3 (1)**: 43-48.
- Crampton J.S. 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia*, **28 (2)**: 179-186
- Cunha M.R., Paterson G.L.J., Amaro T., Blackbird S., de Stigter H.C., Ferreira C., Glover A., Hilário A., Kiriakoulakis K., Neal L., Ravara A., Rodrigues C.F., Tiago Á., Billett D.S.M. 2011. Biodiversity of macrofaunal assemblages from three Portuguese submarine canyons (NE Atlantic). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **58 (23)**: 2433-2447.
- Chase M., Etter R., Rex M., Quattro J. 1998. Bathymetric patterns of genetic variation in a deep-sea protobranch bivalve, *Deminucula atacellana*. *Marine Biology*, **131**: 301-308.
- Dall W.H. 1878. Preliminary report on the Mollusca of the expedition. En: AGASSIZ, A. — Letter No.2 to C.P. Patterson, Superintendent of the United States Coast Survey, on the dredging operations of the United States Coast Survey Steamer "Blake". *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **5 (6)**: 60-62.
- Dall W.H. 1881. Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico and in the Caribbean Sea (1877-78), by the United States Coast Survey Steamer "Blake", Lieutenant-Commander C.D. Sigsbee, U.S.N., and Commander J.R. Bartlett, U.S.N., commanding. XV. Preliminary report on the Mollusca. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College*, **9 (2)**: 33-144.
- Dall W.H. 1886. Report on the Mollusca. Part 1. Brachiopoda and Pelecypoda. Reports on the results of dredging by the US Coast Survey Steamer "Blake". *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College*, **12**: 171-318.
- Dall W.H. 1890. Scientific results of explorations by the U.S. Fish Commission Steamer "Albatross". No. VII. Preliminary report on the collection of Mollusca and Brachiopoda obtained in 1887-88. *Proceedings of the United States National Museum*, **12 (773)**: 219-362.
- Dall W.H. 1890-1903. Contributions to the Tertiary fauna of Florida with especial reference to the Miocene silex-beds of Tampa and the Pliocene beds of the Caloosahatchie River. *Transactions of the Wagner Free Institute of Science*, **3 (1-6)**: 1-1654, pls. 1-60.

- Dall W.H. 1908. Reports on the dredging operations off the west coast of Central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico, and in the Gulf of California, in charge of Alexander Agassiz, carried on by the U.S. Fish Commission steamer "Albatross," during 1891, Lieut.-Commander Z.L. Tanner, U.S.N., commanding. XXXVII. Reports on the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission steamer "Albatross", from October, 1904 to March, 1905, Lieut.-Commander L.M. Garrett, U.S.N., commanding. XIV. The Mollusca and Brachiopoda. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **43 (6)**: 205-407, pls. 1-22.
- Dall W.H., Bartsch P., Rehder H.A. 1938. A manual of the Recent and fossil marine pelecypod mollusks of the Hawaiian Islands. *Bulletin of the Bernice P. Bishop Museum*, **153**: 1-233, pls. 1-58.
- Dautzenberg P. 1889. *Contribution à la Faune Malacologique des Iles Acores*. Monaco: 112 pp.
- Dautzenberg P. 1891. Campagnes scientifiques du yacht l'Hirondelle en 1886. Contribution à la faune malacologique du Golfe de Gascogne. *Mémoires de la Société zoologique de France*, **4**: 601-619.
- Dautzenberg P. 1927. Mollusques provenant des campagnes scientifiques du Prince Albert Ier e Monaco dans l'Océan Atlantique et dans le Golfe de Gascogne. *Résultats des Campagnes Scientifiques Prince Albert I*, **72**: 1-400.
- Dautzenberg P., Fisher H. 1897. Dragages effectués par l'hirondelle et par la Princesse Alice 1888–1896. Gastropodes et Pélécy-podes. *Mémoires de la Société Zoologique de France*, **10**: 139-234, pls. 3-7.
- Dell R.K. 1964. Antarctic and sub-Antarctic Mollusca: Amphineura, Scaphopoda and Bivalvia. *Discovery Reports*, **33**: 93-250.
- Dell R.K. 1990. Mollusca with special reference to the fauna of the Ross Sea. *Bulletin of the Royal Society of New Zealand*, **27**: 1-311.
- Deshayes G.P. 1835. Mollusques. En: Saint-Vincent JBGMBd, (ed.) *Expédition scientifique de Morée. Section des sciences physiques. Tome III (1.re Partie). Zoologie*. Paris: F.G. Levrault, 81-203, pls. 18-28.
- Dreyer H., Steiner G., Harper E.M. 2003. Molecular phylogeny of Anomalodesmata (Mollusca: Bivalvia) inferred from 18S rRNA sequences. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **139**: 229-246.

- Egorova E.N. 1982. Molluscs from the Davis Sea (the Eastern Antairctic region). *Biological results of the Soviet Antarctic expeditions, 7. Explorations of the Seas, Leningrad*, **26 (34)**: 1-144.
- Egorova E.N. 1985. Bivalve molluscs in Antarctica. *La Conchiglia - The Shell. Year XVI, 188-189*: 18-23.
- Egorova E.N. 1993. Antarctic *Cuspidaria* (Cuspidariidae, Cuspidariida, Bivalvia). [in Russian]. *Antarktika*, **32**: 151-166.
- Egorova E.N. 1998. Two new species of deep-water bivalve from the Weddell Sea, West Antarctica (Mollusca: Kelliellidae and Cuspidaridae). *Zoosystematica Rossica*, **7 (2)**: 245-249.
- Engl W. 2012. *Shells of Antarctica*. Germany: ConchBooks, 402 pp.
- Etter R., Boyle E., Glazier A., Jennings R., Dutra E., Chase M. 2011. Phylogeography of a pan-Atlantic abyssal protobranch bivalve: Implications for evolution in the Deep Atlantic. *Molecular ecology*, **20**: 829-843.
- Etter R., Rex M., Chase M., Quattro J. 2005. Population differentiation decreases with depth in deep-sea bivalves. *Evolution*, **59**: 1479-1491.
- Etter R.J., Rex M.A., Chase M.C., Quattro J.M. 1999. A genetic dimension to deep-sea biodiversity. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **46 (6)**: 1095-1099.
- Faulwetter S., Dailianis T., Vasileiadou K., Kouratoras M., Arvanitidis C. 2014. Can micro-CT become an essential tool for the 21st century taxonomist? An evaluation using marine polychaetes. *Microscopy and Analysis*, **11**: 10-13.
- Faulwetter S., Vasileiadou A., Kouratoras M., Dailianis T., Arvanitidis C. 2013. Micro-computed tomography: Introducing new dimensions to taxonomy. *Zookeys*, **263**.
- Felsenstein J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution*, **17**: 368-376.
- Fernández R., Kvist S., Lenihan J., Giribet G., Ziegler A. 2014. Sine Systemate Chaos? A Versatile Tool for Earthworm Taxonomy: Non-Destructive Imaging of Freshly Fixed and Museum Specimens Using Micro-Computed Tomography, *Journal*, **9 (5)**: e96617. doi: 10.1371/journal.pone.0096617.

- Figueiras A., Sicardi O.E. 1970. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, **2 (18)**: 407-421.
- Figueiras A., Sicardi O.E. 1980 ["1979"]. Catálogo de los moluscos marinos del Uruguay. Parte X. Revisión actualizada de los moluscos marinos del Uruguay con descripción de las especies agregadas. Sección I - Polyplacophora - Scaphopoda - Bivalvia. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, **5 (37)**.
- Folmer O., Black M., Wr H., Lutz R., Vrijenhoek R. 1994. DNA cebadores for amplification of mitochondrial Cytochrome C oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular marine biology and biotechnology*, **3**: 294-299.
- Forbes E. 1843. On the species of *Neaera* (Gray) inhabiting the Egean Sea. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **11**: 75.
- Friele H. 1879. Catalog der auf der norwegischen Nordmeer expedition bei Spitzbergen gefundenen mollusken. *Jahrbücher der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft*, **6**: 264-286.
- Friele H., Grieg J.A. 1901. Mollusca II. *The Norwegian North-Atlantic Expedition 1876–1878*. *Zoology*: 1-44.
- Garamszegi L.Z., Gonzalez-Voyer A. 2014. Working with the Tree of Life in Comparative Studies: How to Build and Tailor Phylogenies to Interspecific Datasets. En: Garamszegi LZ, (ed.) *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology: Concepts and Practice*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 19-48.
- Gardner J. 1928. The molluscan fauna of the Alum Bluff Group of Florida. 5. Tellinacea, Solenacea, Mastracea, Myacea, Molluscoidea. *US Geological Survey Professional Paper*, **142**: 185-249.
- Giese A. 1979. *Reproduction of Marine Invertebrates, Vol. V: Molluscs: Pelecypods and Lesser Classes*: Academic Press, 374 pp.
- Giribet G., Carranza S., Baguña J., Riutort M., Ribera C. 1996. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade. *Molecular Biology and Evolution*, **13 (1)**: 76-84.
- Giribet G., Rambla M., Carranza S., Baguña J., Riutort M., Ribera C. 1999. Phylogeny of the Arachnid Order Opiliones (Arthropoda) Inferred from a Combined Approach of

- Complete 18S and Partial 28S Ribosomal DNA Sequences and Morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **11 (2)**: 296-307.
- Glover A.G., Smith C.R. 2003. The deep-sea floor ecosystem: current status and prospects of anthropogenic change by the year 2025. *Environmental Conservation*, **30 (3)**: 219-241.
- Gray J.E. 1824. Shells. En: W.E. P, (ed.) *Parry's Voyage for the Discovery of a north-west passage in the years 1819-1820, containing an account of the subjects of Natural History*. London: John Murray, Apéndice 10, Zool.: 240-246.
- Gray J.E. 1854. *List of the shells of Cuba in the collection of the British Museum, collected by M. Ramon de la Sagra. Described by Prof. Alcide D'Orbigny in the "Histoire de l'île de Cuba"*. London: 48 pp.
- Gray J.E. 1855. *List of the shells of South America in the collection of the British Museum, collected and described by M. Alcide d'Orbigny in the "Voyage dan l'Amerique Meridionale"*. London: Taylor and Francis, 89 pp.
- Griffith E., Pidgeon E. 1833. The Mollusca and Radiata. En: Griffith E, (ed.) *The Animal Kingdom arranged in conformity with its organization, by the Baron Cuvier with supplementary additions to each order by Edward Griffith and others*. London: Whittaker and Co., 1-601, pls. 1-61.
- Griffiths H., Barnes D., Linse K. 2008. Towards a generalized biogeography of the Southern Ocean benthos. *Journal of Biogeography*, **36**: 162-177.
- Gröbben C. 1892. Beiträge zur Kethniss des Baues, con *Cuspidaria (Neaera) cuspidata* Olivi, nebst Betrachtungen über das System der Lamellibranchiaten. *Arbeiten aus des Zoologischen Instituten der Universität Wien*, **10**: 101-146.
- Guindon S., Dufayard J.-F., Lefort V., Anisimova M., Hordijk W., Gascuel O. 2010. New Algorithms and Methods to Estimate Maximum-Likelihood Phylogenies: Assessing the Performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology*, **59 (3)**: 307-321.
- Güller M., Zelaya D. 2015. Reinstatement of *Leda rhytida* Dall, 1908 and its reallocation into *Propeleda* (Bivalvia: Nuculanidae). *The Nautilus*, **129**: 71-76.
- Hain S. 1990. The benthic seashells (Gastropoda and Bivalvia) of the Weddell Sea, Antarctica. *Reports on Polar Research*, **70**: 1-181.
- Hall A., Sherlock E., Bribiesca Sykes D. 2015. Does Micro-CT scanning damage DNA in museum specimens? *Journal of Natural Science Collections*, **2**: 22.

- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT41. *Nucleic Acids Symposium Series*, **41**: 95-98.
- Harper E.M., Dreyer H., Steiner G. 2006. Reconstructing the Anomalodesmata (Mollusca: Bivalvia): morphology and molecules. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **148** (3): 395-420.
- Harper E.M., Hide E.A., Morton B. 2000. Relationships between the extant Anomalodesmata: a cladistic test. *Geological Society, London, Special Publications*, **177**: 129-143.
- Hedley C. 1916. Australian Antarctic Expedition 1911-1914. Under the leadership of Sir Douglas Mawson, DSc., BE. *Scientific Reports. Series C. Zoology and Botany*, **4**: 1-80.
- Hernández-Ávila I., Guerra-Castro E., Bracho C., Rada M., Ocaña F.A., Pech D. 2018. Variation in species diversity of deep-water megafauna assemblages in the Caribbean across depth and ecoregions, *Journal*, **13** (8): e0201269. doi: 10.1371/journal.pone.0201269.
- Hernández-Molina F.J., Paterlini M., Violante R., Marshall P., de Isasi M., Somoza L., Rebesco M. 2009. Contourite depositional system on the Argentine Slope: An exceptional record of the influence of Antarctic water masses. *Geology*, **37** (6): 507-510.
- Hessler R.R., Sanders H.L. 1967. Faunal diversity in the deep-sea. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, **14** (1): 65-78.
- Hoang D.T., Chernomor O., von Haeseler A., Minh B.Q., Vinh L.S. 2018. UFBoot2:IMproving the *Ultrafast Bootstrap* Approximation. *Molecular Biology and Evolution*, **35** (2): 518-522.
- Huber M. 2010. *Compendium of bivalves. A full-color guide to 3,300 of the world's marine bivalves. A status on Bivalvia after 250 years of research*: ConchBooks, 901 pp.
- Huber M. 2015. *Compendium of Bivalves 2. A full-color guide to the remaining seven families. A systematic listing of 8'500 bivalve species and 10'500 synonyms*: ConchBooks, 907 pp.
- Hunter R., Halanych K. 2008. Evaluating Connectivity in the Brooding Brittle Star *Astrotoma agassizii* across the Drake Passage in the Southern Ocean. *The Journal of Heredity*, **99**: 137-148.
- Iredale T. 1924. Results from Roy Bell's molluscan collections. *Proceedings of the Linnean Society of the New South Wales*, **49**: 179-278.
- Iredale T. 1931. Australian Mollusca notes N.1. *Records of the Australian Museum*, **18** (4): 201-235.

- Iwata H., Ukai Y. 2002. SHAPE: A Computer Program Package for Quantitative Evaluation of Biological Shapes Based on Elliptic Fourier Descriptors. *The Journal of Heredity*, **93 (5)**: 384-385.
- Janssen R., Krylova E. 2014. Deep-sea fauna of European seas: An annotated species check-list of benthic invertebrates living deeper than 2000 m in the seas bordering Europe. *Bivalvia. Invertebrate Zoology*, **11**: 43-82.
- Jeffreys J.G. 1876. New and peculiar Mollusca of the *Kellia*, *Cyprina* and *Corbula* families, procured in the Valorous expedition. *Annals and Magazine of Natural History*, **4**: 490-499.
- Jeffreys J.G. 1882. On the Mollusca procured during the H. M. S. "Lightning" and "Porcupine" expedition. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **4**: 922-952, pl. 70-71.
- Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K., von Haeseler A., Jermiin L.S. 2017. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*, **14**: 587-589.
- Kapli P., Yang Z., Telford M.J. 2020. Phylogenetic tree building in the genomic age. *Nature Reviews Genetics*, **21 (7)**: 428-444.
- Katoh K., Rozewicki J., Yamada K. 2019. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*, **20 (4)**: 1160-1166.
- Knudsen J. 1970. The systematics and biology of abyssal and hadal Bivalvia. *Galathea Reports*, **11**: 1-241.
- Knudsen J. 1982. Anomalodesmata (Mollusca, Bivalvia) from Saba Bank, the Caribbean region. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Series C, Biological and medical sciences*, **85 (1)**: 121-146.
- Krylova E. 1991. A new genus and two new species of bivalve molluscs of the family Cetoconchidae (Bivalvia. Spetibranchia, Poromyoidea). *Zoologicheskii Zhurnal*, **70 (7)**: 132-136 [In Russian].
- Krylova E. 1994. Clams of the genus *Octoporia* (Septibranchia: Halonymphidae) in the world oceans [In Russian]. *Zoologicheskii Zhurnal*, **73**: 38-45.
- Krylova E. 1995. Clams of the family Protocuspidariidae (Septibranchia, Cuspidarioidea): taxonomy and distribution [In Russian]. *Zoologicheskii Zhurnal*, **74**: 20-38.

- Krylova E. 2001. Septibranchiate molluscs of the family Poromyidae (Bivalvia: Poromyoidea) from the tropical western Pacific Ocean. En: Bouchet P and Marshall BA, (eds). *Tropical Deep-Sea Benthos*. Paris, 165-200.
- Krylova E. 2006. Bivalves of seamounts of the north-eastern Atlantic. En: Mironov An, Gebruk AV and Southward AJ, (eds). *Biogeography of the North Atlantic seamounts*. Moscow: KMK Scientific Press, 76-95.
- Kuhl F.P., Giardina C.R. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing*, **18 (3)**: 236-258.
- Lamarck J.B.M. 1799. Prodrome d'une nouvelle classification des coquilles, comprenant une rédaction appropriée des caractères génériques, et l'établissement d'un grand nombre de genres nouveaux. *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle de Paris*, **1**: 63-91.
- Layerte C., Scarabino V. 1984. Moluscos del frente marítimo uruguayo entre 9 y 78 m de profundidad: análisis biocenológico. *Contribuciones del Departamento de Oceanografía*, **1 (9)**: 1-17.
- Leal J. 2008. A remarkable new genus of carnivorous, sessile bivalves (Mollusca: Anomalodesmata: Poromyidae) with descriptions of two new species. *Zootaxa*, **1764 (1)**: 1-18.
- Linse K. 1997. Distribution of epibenthic mollusca from the Chilean Beagle Channel. *Reports on Polar Research*, **228**: 1-131.
- Linse K. 2002. The shelled Magellanic Mollusca: with special reference to biogeographic relations in the Southern Ocean. Theses Zoologicae vol. 74 A.R.A. Ganter Verlag KG, Ruggell, Liechtenstein, Universität Hamburg, 252 pp, 221 pls.
- Linse K. 2004. Scotia Arc deep-water bivalves: composition, distribution and relationship to the Antarctic shelf fauna. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **51 (14)**: 1827-1837.
- Linse K., Cope T., Lörz A.-N., Sands C. 2007. Is the Scotia Sea a centre of Antarctic marine diversification? Some evidence of cryptic speciation in the circum-Antarctic bivalve *Lissarca notorcadensis* (Arcoidea: Philobryidae). *Polar Biology*, **30 (8)**: 1059-1068.
- Linse K., Griffiths H.J., Barnes D.K.A., Clarke A. 2006. Biodiversity and biogeography of Antarctic and sub-Antarctic mollusca. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **53 (8)**: 985-1008.

- Locard A. 1898. *Mollusques testacés vol. 2*. Masson, Paris: 515 pp.
- Lovén S.L. 1846. Index Molluscorum litora Scandinaviae occidentalia habitantium. *Kongelige Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar*, **3 (5-6)**: 134-160, 182-204.
- Machado F.M., Morton B., Passos F. 2016. Functional morphology of *Cardiomya cleryana* (d'Orbigny, 1842) (Bivalvia: Anomalodesmata: Cuspidariidae) from Brazilian waters: New insights into the lifestyle of carnivorous bivalves. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, **97**: 447-462.
- Machado F.M., Passos F.D. 2022. Revisiting the morphological aspects of the Anomalodesmata (Mollusca: Bivalvia): a phylogenetic approach. *Invertebrate Systematics*, **36 (12)**: 1063-1098.
- Machado F.M., Passos F.D., Giribet G. 2019. The use of micro-computed tomography as a minimally invasive tool for anatomical study of bivalves (Mollusca: Bivalvia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **186 (1)**: 46-75.
- Marshall B.A. 2002. Some Recent Thraciidae, Periplomatidae, Myochamidae, Cuspidariidae and Spheniopsidae (Anomalodesmata) from the New Zealand region and referral of *Thracia reinga* Crozier, 1966 and *Scintillona benthicola* Dell, 1956 to *Tellimya* Brown, 1827(Montacutidae) (Mollusca : Bivalvia). *Molluscan Research*, **22 (3)**: 221-288.
- Martínez-Sanjuán J., Kocot K., García-Álvarez Ó., Candás M., Díaz-Agras G. 2022. Computed Microtomography (Micro-CT) in the Anatomical Study and Identification of Solenogastres (Mollusca), *Journal*, **8**: 760194. doi: 10.3389/fmars.2021.760194.
- McClain C.R., Hardy S.M. 2010. The dynamics of biogeographic ranges in the deep sea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277 (1700)**: 3533-3546.
- Miller S.A., Dykes D., Polesky H.F. 1988. A Simple salting out procedure for extracting DNA from Human Nucleated Cells. *Nucleic Acids Res*, **16**: 12-15.
- Moon K.L., Chown S.L., Fraser C.I. 2017. Reconsidering connectivity in the sub-Antarctic. *Biological Reviews*, **92 (4)**: 2164-2181.
- Morretes F.L. 1949. Ensaio de catálogo dos moluscos do Brasil. *Arquivos do Museu Paranaense, Curitiba*, **7**: 5-216.
- Morton B. 1981. Prey capture in the carnivorous septibranch *Poromya granulata* (Bivalvia:Anomalodesmata: Poromyacea). *Sarsia*, **66 (4)**: 241-256.

- Morton B. 1984. Prey Capture in *Lyonsiella Formosa* (Bivalvia: Anomalodesmata: Verticordiacea). *Pacific Science*, **38**: 283-297.
- Morton B. 1987. The mantle margin and radial mantle glands of *Entodesma saxicola* and *E. inflata* (Bivalvia: Anomalodesmata: Lyonsiidae). *Journal of Molluscan Studies*, **53**: 139-151.
- Morton B. 2003. The functional morphology of *Bentholyonsia teramachii* (Bivalvia: Lyonsiellidae): clues to the origin of predation in the deep water Anomalodesmata. *Journal of Zoology*, **261 (4)**: 363-380.
- Morton B. 2015. The biology and functional morphology of the predatory septibranch *Cardiomya costellata* (Deshayes, 1833) (Bivalvia: Anomalodesmata: Cuspidariidae) from the Acores: survival at the edge. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **96**: 1347-1361.
- Morton B., Machado F. 2019. Predatory marine bivalves: A review. En: Sheppard C, (ed.) *Advances in Marine Biology*: Academic Press, 1-98.
- Morton B., Machado F.M., Passos F.D. 2015. The smallest carnivorous bivalve? Biology, morphology and behaviour of *Grippina coronata* (Anomalodesmata: Cuspidarioidea: Spheniopsidae) preying on epipsammic microcrustaceans in the southwestern Atlantic off Brazil. *Journal of Molluscan Studies*, **82 (2)**: 244-258.
- Morton B., Machado F.M., Passos F.D. 2016. The organs of prey capture and digestion in the miniature predatory bivalve *Spheniopsis brasiliensis* (Anomalodesmata: Cuspidarioidea: Spheniopsidae) expose a novel life-history trait. *Journal of Natural History*, **50 (27-28)**: 1725-1748.
- Mühlenhard-Siegel U. 1989. Antarktische Bivalvia der Reisen des FS "Polarstern" und des FFS "Oalther Herwig" aus den Jahren 1984 bis 1986. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, **86**: 153-178.
- Narchi W., Domaneschi O., Passos F.D. 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.
- Nardo G.D. 1840. Sopra un nuovo genere di conchiglie de Mare Adriatico. *Annali delle Scienze del Regno Lombardo-Veneto*, **10**: 49-51.
- Newell N.D. 1965. Classification of the Bivalvia. *American Museum Novitates*, **2206**: 1-25.

- Nicol N. 1966. Description, ecology and geographic distribution of some Antarctic pelecypods. *Bulletin of American Paleontology*, **51**: 1-102.
- O'Loughlin P.M., Paulay G., Davey N., Michonneau F. 2011. The Antarctic region as a marine biodiversity hotspot for echinoderms: Diversity and diversification of sea cucumbers. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **58 (1)**: 264-275.
- Ockelmann W.K. 1958. Marine Lamellibranchiata. *Meddelelser om Grønland*, **122**: 1-256.
- Olabarria C. 2005. Patterns of bathymetric zonation of bivalves in the Porcupine Seabight and adjacent Abyssal Plain, NE Atlantic. *Deep-Sea Research I*, **52**: 15-31.
- Oliveira C.D.d.C., Absalão R.S. 2009. The Genera *Myonera*, *Octoporia*, and *Protocuspidaria* (Pelecypoda, Cuspidariidae) from Deep Waters of Campos Basin, Rio de Janeiro, Brazil with Descriptions of Two New Species. *American Malacological Bulletin*, **27 (1-2)**: 141-156.
- Oliveira C.D.d.C., Absalão R.S. 2010a. Review of the Septibranchia (Mollusca: Pelecypoda) from the deep sea of Campos Basin, Brazil: Family Lyonsiellidae, with description of a new species. *Scientia Marina*, **74**: 305-316.
- Oliveira C.D.d.C., Absalão R.S. 2010b. Review of the Septibranchia (Pelecypoda: Mollusca) from deep sea of Campos Basin, Brazil: family Verticordiidae, with description of a new species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **90 (4)**: 809-817.
- Oliveira C.D.d.C., Sartori A.F. 2014. Discovery and anatomy of the arenophilic system of cuspidariid clams (Bivalvia: Anomalodesmata). *Journal of morphology*, **275**: 9-16.
- Oliveira C.D.d.C., Sartori A.F., Absalão R.S. 2017. Error cascade in taxonomy: The case of *Cardiomya perrostrata* (Mollusca: Bivalvia: Cuspidariidae) in Brazilian waters. *Zootaxa*, **4227 (3)**: 281-300.
- Oliver P.G., Holmes A.M., Killeen I.J., Turner J.A. 2016. Marine Bivalve Shells of the British Isles. Amgueddfa Cymru - National Museum Wales. Accessed through: <http://naturalhistory.museumwales.ac.uk/britishbivalves> (access 12 March 2024)
- Olivi G. 1792. *Zoologia adriatica*. Bassano: 334 pp.
- Orbigny A.D.d. 1834-1847. *Voyage dans l'Amérique méridionale (le Brésil, la république orientale de l'Uruguay, la République argentine, la Patagonie, la république du Chili, la république de Bolivia, la république du Pérou), exécuté pendant les années 1826, 1827,*

- 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833. Tome 5(3) *Mollusques*. pp. I-XLIII. Bertrand, Paris: V. Levrault, Strasbourg, 758 pp.
- Orbigny A.D.d. 1853. Mollusques. Tome 2 *Histoire Physique, Politique et Naturelle de l'île de Cuba*. A. Bertrand, Paris.: de la Sagra R. (ed.), 1-380.
- Pacheco L.I., Teso V., Pastorino G. 2022. Taxonomy and Biogeography of Bivalves of the Genus *Cuspidaria* Nardo, 1840, from the Southern Southwestern Atlantic Deep Sea. *Malacologia*, **65 (1-2)**: 137-176.
- Page T., Linse K. 2002. More evidence of speciation and dispersal across the Antarctic Polar Front through molecular systematics of Southern Ocean *Limatula* (Bivalvia: Limidae). *Polar Biology*, **25**: 818-826.
- Paniagua G.F., Saraceno M., Piola A.R., Guerrero R., Provost C., Ferrari R., Lago L.S., Artana C.I. 2018. Malvinas Current at 40°S–41°S: First Assessment of Temperature and Salinity Temporal Variability. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **123 (8)**: 5323-5340.
- Passos F.D., Magalhães F.T. 2011. A comparative study of the Bivalvia (Mollusca) from the continental shelves of Antarctica and Brazil. *Biota Neotropica*, **11**: 1-13.
- Passos F.D., Batistao A.R., Cardoso Lima L.L. 2024. Checklist of marine Bivalvia (Mollusca) from Brazil, with descriptive analyses of their bathymetric and geographical distribution. *Zootaxa* **5488 (1)**: 1-94.
- Pastorino G. 2016. First report of the family Laubierinidae Warén & Bouchet, 1990 (Gastropoda: Tonnoidea) in the southwestern Atlantic. *Molluscan Research*, **36 (2)**: 108-111.
- Pastorino G., Sánchez N. 2016. Southwestern Atlantic species of conoidean gastropods of the genus *Aforia* Dall, 1889. *Zootaxa*, **4109 (4)**: 458-470.
- Pelseneer P. 1888a. Les pelecypodes (ou lamellibranches) sans branchies. *Comptes rendus hebdomadaires de Séances de l'Académie des Sciences*, **106**: 1029-1031.
- Pelseneer P. 1888b. Report on the Anatomy of the Deep-Sea Mollusca collected by H.M.S. Challenger in the years 1873-1876. *Report on the scientific results of the Voyage of H.M.S. Challenger in the years 1873-1876, Zoology*, **27**: 1-42.
- Pelseneer P. 1889. Sur la classification phylogénétique des pélecypodes. *Bulletin de la Société Scientifique de France et Belgique*, **20**: 27-52.

- Pelseneer P. 1903. *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches)*. Anvers: J.E. Buschmann, 85 pp, 9 pls.
- Pelseneer P. 1911. Les Lamellibranches de l'expédition du Siboga, partie anatomique. *Siboga expedite*, **53**: 1-125.
- Pérez L.F., Hernández-Molina F.J., Esteban F.D., Tassone A., Piola A.R., Maldonado A., Preu B., Violante R.A., Lodolo E. 2015. Erosional and depositional contourite features at the transition between the western Scotia Sea and southern South Atlantic Ocean: links with regional water-mass circulation since the Middle Miocene. *Geo-Marine Letters*, **35 (4)**: 271-288.
- Piola A., Matano R. 2001. Brazil and Falklands (Malvinas) Currents. En: Steele JH, Thorpe SA and KK T, (eds). *Encyclopedia of Ocean Sciences*: Elsevier, 340-349.
- Poutiers J.M. 1984. Septibranches abyssaux de l'Océan Indien Occidental (Mollusques Bivalves Anomalodesmata). *Journal of Conchology*, **31**: 281-306.
- Poutiers J.M., Bernard F.R. 1995. Carnivorous bivalve molluscs (Anomalodesmata) from the tropical western Pacific Ocean, with a proposed classification and a catalogue of Recent species. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, **167**: 107-187.
- Powell A.W.B. 1951. Antarctic and Subantarctic Mollusca. Pelecypoda and Gastropoda. *Discovery Reports*, **26**: 47-196.
- Powell A.W.B. 1958. Mollusca from the Victoria-Ross Quadrants of Antarctica. *B.A.N.Z. Antarctic Research Expedition (1929-1931). Series B (Zoology and Botany)*, **6 (9)**: 165-215.
- Powell A.W.B. 1960. Antarctic and sub-Antarctic Mollusca. *Records of the Auckland Museum*, **5 (3)**: 117-193.
- Preu B., Hernández-Molina F.J., Violante R., Piola A.R., Paterlini C.M., Schwenk T., Voigt I., Krastel S., Spiess V. 2013. Morphosedimentary and hydrographic features of the northern Argentine margin: The interplay between erosive, depositional and gravitational processes and its conceptual implications. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **75**: 157-174.
- Prezant R.S. 1979. The structure and function of the radial mantle glands of *Lyonsia hyalina* (Bivalvia: Anomalodesmata). *Journal of Zoology*, **177**: 505-516.

- Purchon R.D. 1956. The stomach in the Protobranchia and Septibranchia (Lamellibranchia). *Proceedings of the Zoological Society of London*, **127 (4)**: 511-525.
- Radice V., Quattrini A., Wareham Hayes V., Edinger E., Cordes E. 2016. Vertical water mass structure in the North Atlantic influences the bathymetric distribution of species in the deep-sea coral genus *Paramuricea*. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **116**: 253-263.
- Ramirez-Llodra E., Tyler P.A., Baker M.C., Bergstad O.A., Clark M.R., Escobar E., Levin L.A., Menot L., Rowden A.A., Smith C.R., Van Dover C.L. 2011. Man and the Last Great Wilderness: Human Impact on the Deep Sea, *Journal*, **6 (8)**: e22588. doi: 10.1371/journal.pone.0022588.
- Rex M., McClain C., Johnson N., Etter R., Allen J.A., Bouchet P., Warén A. 2005. A Source-Sink Hypothesis for Abyssal Biodiversity. *The American naturalist*, **165**: 163-178.
- Rhind P.M., Allen J.A. 1992. Studies on the deep-sea Protobranchia (Bivalvia): The family Nuculidae. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, **58**: 61-93.
- Ridewood W.G. 1903. On the structure of the gills of the Lamellibranchia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, **195**: 147-284.
- Ríos E.C. 1970. *Coastal Brazilian Seashells*. Río Grande, Río Grande do Sul: Fundação Cidade do Río Grande. Museu Oceanográfico de Río Grande, 255 pp.
- Ríos E.C. 1972 ["1973"]. Moluscos marinos de la expedición GEOMAR IV. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, **3**: 193-202.
- Ríos E.C. 1975. *Brazilian Marine Mollusks Iconography*. Rio Grande, Rio Grande do Sul.: Fundação Universidade do Rio Grande, Centro de Ciências do Mar, Museu Oceanográfico, 331 pp.
- Ríos E.C. 1985. *Seashells of Brazil*. Museu Oceanográfico, Rio Grande, Rio Grande do Sul: Fundação Cidade do Rio Grande. Fundação Universidade do Rio Grande, 328 pp, 102 pls.
- Ríos E.C. 1994. *Seashells of Brazil*: Fundação Universidade do Rio Grande, 368 pp, 113 pls.
- Ríos E.C. 2009. *Compendium of brazilian sea shells*. Rio Grande, RS: Evangraf, 676 pp.
- Risaro J., Williams G.C., Pereyra D., Lauretta D. 2020. *Umbellula pomona* sp. nov., a new sea pen from Mar del Plata Submarine Canyon (Cnidaria: Octocorallia: Pennatulacea). *European Journal of Taxonomy*, **720 (1)**: 121–143.

- Rohlf F.J., Archie J.W. 1984. A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Systematic Zoology*, **33**: 302-317.
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A., Huelsenbeck J.P. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology*, **61 (3)**: 539-542.
- Runnegar B. 1972. Anatomy of *Pholadomya candida* (Bivalvia) and the origin of the Pholadomyidae. *Journal of Molluscan Studies*, **40 (1)**: 45-58.
- Runnegar B. 1974. Evolutionary History of the Bivalve Subclass Anomalodesmata. *Journal of Paleontology*, **48 (5)**: 904-939, Full publication date: Sep., 1974.
- Salas C. 1996. Marine bivalves from off the southern Iberian Peninsula collected by the Belgim and Fauna 1 expeditions. *Haliotis*, **25**: 33-100.
- Sánchez N., Damborenea C., Pastorino G. 2023. Unravelling the conoidean gastropods assigned to the genus *Propebela* (Gastropoda: Mangeliidae) from south-western Atlantic deep waters. *Journal of Natural History*, **57 (1-4)**: 243-256.
- Sánchez N., Pastorino G. 2020. The North Atlantic conoidean gastropod *Theta lyronuclea* (Raphitomidae) in deep-waters of the Southwestern Atlantic. *Malacologia*, **63 (1)**: 33-40, 38.
- Sars G.O. 1872. *On some remarkable forms of animal life from the great deeps off the Norwegian coast. Part 1, partly from posthumous manuscripts of the late prof. Mich. Sars*. Christiania: Brøgger & Christie, 82 pp, 6 pls.
- Sars G.O. 1878. *Bidrag til kundskaben om Norges arktiske fauna. oversigt over de i Norges arktiske region forekommende bløddyr / I., Mollusca regionis arcticæ norvegiæ*. Christiania: Brøgger, 466 pp, 434 pls.
- Sars M. 1869. Forsatte bemaerkninger om det dyriske livs udbredning i havets dybder. *Forhandlinger vid det Videnskablige Selskab i Christiania*: 246-275.
- Sartori A.F., Harper E.M. 2009. Sticky bivalves from the Mesozoic: clues to the origin of the anomalodesmatan arenophilic system. *Lethaia*, **42 (4)**: 486-494.
- Scarabino F. 2003. Lista sistemática de los Bivalvia marinos y estuarinos vivientes de Uruguay. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, **8 (80-81)**: 229–259.

- Scarabino F., Zelaya D., Orensanz J.M., Ortega L., Defeo O., Schwindt E., Carranza A., Zaffaroni J.C., Martínez G., Scarabino V., García-Rodríguez F. 2016. Cold, warm, temperate and brackish: Bivalve biodiversity in a complex oceanographic scenario (Uruguay, southwestern Atlantic). *American Malacological Bulletin*, **33 (2)**: 284-301, Supplementary materials, 281-235.
- Scarabino F., Zelaya D.G., Orensanz J.M., Ortega L., Defeo O., Schwindt E., Carranza A., Zaffaroni J.C., Martínez G., Scarabino V., García-Rodríguez F. 2015. Cold, Warm, Temperate and Brackish: Bivalve Biodiversity in a Complex Oceanographic Scenario (Uruguay, Southwestern Atlantic). *American Malacological Bulletin*, **33 (2)**: 284-301, Supplemental materials, 1–35.
- Scarlato O., Starobogatov Y. 1983. System of the bivalve mollusks of the superorder Septibranchia. En: Lilcharev M, (ed.) *Molluscs. Their systematics, ecology and distribution*. Nauka: Leningrad, USSR: Sepkoski JJ Jr, 7-13.
- Schenck G. 1939. Revised nomenclature for some nuculid pelecypods. *Journal of Paleontology*, **13 (1)**: 21-41, pls. 5-8.
- Sharma P.P., Zardus J.D., Boyle E.E., González V.L., Jennings R.M., McIntyre E., Wheeler W.C., Etter R.J., Giribet G. 2013. Into the deep: A phylogenetic approach to the bivalve subclass Protobranchia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **69 (1)**: 188-204.
- Siegwald J., Oskars T.R., Kano Y., Malaquias M.A.E. 2022. A global phylogeny of the deep-sea gastropod family Scaphandridae (Heterobranchia: Cephalaspidea): Redefinition and generic classification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **169**: 107415.
- Siegwald J. P.G., Oskars T. & Malaquias M.A.E. 2020. A new species of the deep-sea genus Scaphander (Gastropoda, Cephalaspidea) from the Mar del Plata submarine canyon off Argentina. *Bulletin of Marine Science*, **96 (1)**: 111-126.
- Signorelli J.H., Crespo E., 2017. First record of the genus *Adipicola* (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae) and description of a new species from the Argentine SW Atlantic Ocean. *Zootaxa*, **4318 (2)**: 325-338.
- Signorelli J.H., Pastorino G., 2015. A new Species of Laubiericoncha (Bivalvia: Vesicomidae) from deep waters off Argentina. *Malacologia*, **58 (1–2)**: 349-360.
- Simone L.R.L., Mikkelsen P.M., Bieler R. 2015. Comparative Anatomy of Selected Marine Bivalves from the Florida Keys, with Notes on Brazilian Congeners (Mollusca: Bivalvia). *Malacologia*, **58 (1–2)**: 1-127, 127.

- Smith E.A. 1880. Descriptions of five new species of shells from Uruguay. *Annals and Magazine of Natural History*, **5 (6)**: 319-322.
- Smith E.A. 1885. Report on the Lamellibranchiata collected by HMS Challenger during the years 1873–1876. *Challenger Reports, Zoology*, **13**: 1-341.
- Smith E.A. 1889. Report of a deep-sea trawling cruise off the S.W. coast of Ireland, under the direction of Rev. W. Spotswood Green, M.A., F.R.G.S.: Mollusca. *Annals and Magazine of Natural History, ser. 6*, **4**: 420-425.
- Smith E.A. 1896. Natural history notes from H.M. Indian Marine Survey Steamer “Investigator”. no. 22. Descriptions of new deep sea Mollusca. *Annals Magazine Natural History*, **6 (18)**: 367-375.
- Smith E.A. 1907. Mollusca. 5. Lamellibranchiata. National Antarctic Expedition 1901–1904. *Natural History II, Zoology (Vertebrata, Mollusca, Crustacea)*: 1-6.
- Smith E.A. 1915. Mollusca. Part I. - Gastropoda Prosobranchia, Scaphopoda and Pelecypoda. *British Antarctic Terra Nova Expedition, Natural History Reports (Zoology)*, **2 (4)**: 61-112, pls. 1-2.
- Soot-Ryen T. 1951. Antarctic Pelecypods. *Scientific results of the Norwegian Antarctic Expeditions 1927-1928*, **32**: 1-46.
- Soot-Ryen T. 1966. Revision of the pelecypods from the Michael Sars Nort Atlantic deep sea expedition 1910 with notes on the family Verticordiidae and other interesting species. *Sarsia*, **24**: 1-31.
- Souza L., Caetano C., Scarabino F., Costa P.M. 2020. New records and a new species of Scaphopoda (Mollusca) from the southwestern Atlantic Ocean. *Iheringia Série Zoologia*, **110**.
- Sowerby J.d.C. 1840-1846. *The mineral conchology of Great Britain, vol. 7*. London: Sowerby, 80 pp.
- Stoliczka F. 1871. The Pelecypoda, with a review of all known genera of this class, fossil and recent. En: Oldham T, (ed.) *Memoirs of the Geological survey of India. Palaeontologia Indica*. Calcutta, 537 pp, 50 pls.
- Tamura K., Stecher G., Kumar S. 2021. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Molecular Biology and Evolution*, **38 (7)**: 3022-3027.

- Tëmkin I., Strong E.E. 2013. New insights on stomach anatomy of carnivorous bivalves. *Journal of Molluscan Studies*, **79 (4)**: 332-339.
- Teso V., Urteaga D., Pastorino G. 2019. Assemblages of certain benthic molluscs along the southwestern Atlantic: from subtidal to deep sea, *Journal*, **19**: 49. doi: 10.1186/s12898-019-0263-7.
- Thiele J. 1912. Die Antarktischen Schnecken und Muscheln. *Deutsche Südpolar Expedition 1901–1903*, **13**: 183-285.
- Thiele J. 1935. *Handbuch der systematischen Weichtierkunde, vol. 2*. Stuttgart: Fischer, 1154 pp, 897 pls.
- Thiele J., Jaeckel S. 1931. Muscheln der Deutschen Tiefsee-Expedition. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia" 1898-1899*, **21**: 159-268.
- Trifinopoulos J., Nguyen L.-T., von Haeseler A., Minh B.Q. 2016. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research*, **44 (W1)**: W232-W235.
- Valentich-Scott P., Coan E., Zelaya D. 2020. *Bivalve Seashell of Western South America. Marine Bivalve Mollusks from Punta Aguja, Perú to Isla Chiloé, Chile*: Santa Barbara Museum of Natural History, 593 pp.
- Valentine H.R., Lutjeharms J.R.E., Brundrit G.B. 1993. The water masses and volumetry of the southern Agulhas Current region. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **40 (6)**: 1285-1305.
- Valla D., Piola A.R., Meinen C.S., Campos E. 2018. Strong Mixing and Recirculation in the Northwestern Argentine Basin. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **123 (7)**: 4624-4648.
- Van der Molen S., Márquez F., Idaszkin Y.L., Adami M. 2012. Use of shell-shape to discriminate between *Brachidontes rodriguezii* and *Brachidontes purpuratus* species (Mytilidae) in the transition zone of their distributions (south-western Atlantic). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **93 (3)**: 803-808.
- van Sebille E., Johns W.E., Beal L.M. 2012. Does the vorticity flux from Agulhas rings control the zonal pathway of NADW across the South Atlantic?, *Journal*, **117 (C05037)**. doi: <https://doi.org/10.1029/2011JC007684>.

- Verrill A.E. 1880. Notice of recent additions to the marine Invertebrata of the Northeastern coast of America, with descriptions of new genera and species and critical remarks on others. Part II. — Mollusca, with notes on Annelida, Echinodermata, etc., collected by the United States Fish Commission. *Proceedings of the United States National Museum*, **3**: 356-409.
- Verrill A.E. 1884. Second catalogue of mollusca recently added to the fauna of the New England Coast and the adjacent parts of the Atlantic, consisting mostly of deep sea species, with notes on others previously recorded. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, **6 (1)**: 139-394, pls. 28-32.
- Villarroel M., Stuardo J. 1998. Protobranchia (Mollusca: Bivalvia) chilenos recientes y algunos fósiles. *Malacologia*, **40**: 113-229.
- Voigt I., Henrich R., Preu B.M., Piola A.R., Hanebuth T.J.J., Schwenk T., Chiessi C.M. 2013. A submarine canyon as a climate archive — Interaction of the Antarctic Intermediate Water with the Mar del Plata Canyon (Southwest Atlantic). *Marine Geology*, **341**: 46-57.
- Voss J. 1988. Zoogeographic und Gemeinschaftsanalyse des Makrozoobenthos des Weddellmeeres (Antarktis). *Ber. Polarforsch*, **45**: 1-154.
- Warén A. 1980. Marine Mollusca described by John Gwyn Jeffreys, with location of the type material. *Conchological Society of Great Britain and Ireland (Special Publication)*, **1**: 1-60.
- Wilson N.G., Hunter R.L., Lockhart S.J., Halanych K.M. 2007. Multiple lineages and absence of panmixia in the “circumpolar” crinoid *Promachocrinus kerguelensis* from the Atlantic sector of Antarctica. *Marine Biology*, **152 (4)**: 895-904.
- WoRMS. 2024. World Register of Marine Species (WoRMS). WoRMS Editorial Board. Accessed through: <https://www.marinespecies.org> (access 06 March 2024)
- Yang Z., Rannala B. 2012. Molecular phylogenetics: principles and practice. *Nature Reviews Genetics*, **13 (5)**: 303-314.
- Yonge C.M. 1928. Structure and function of the organs of feeding and digestion in the septibranchs, *Cuspidaria* and *Poromya*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, **216**: 221-261.

- Yonge C.M. 1939. The protobranchiate mollusca; a functional interpretation of their structure and evolution. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **230 (566)**: 79-148.
- Zardus J.D. 2002. Protobranch bivalves *Advances in Marine Biology*: Academic Press, 1-65.
- Zardus J.D., Etter R.J., Chase M.R., Rex M.A., Boyle E.E. 2006. Bathymetric and geographic population structure in the pan-Atlantic deep-sea bivalve *Deminucula atacellana* (Schenck, 1939). *Molecular ecology*, **15 (3)**: 639-651.
- Zelaya D. 2005. The bivalves from the Scotia Arc islands: species richness and faunistic affinities. *Scientia Marina*, **69 (Suppl. 2)**: 113-122.
- Zelaya D. 2016. Marine Bivalves from the Argentine Coast and Continental Shelf: Species Diversity and Assessment of the Historical Knowledge. *American Malacological Bulletin*, **33 (2)**: 245-262.
- Zelaya D., Ituarte C. 2006. Redescription of two Antarctic species of *Cuspidaria*: *C. concentrica* Thiele, 1912 and *C. minima* (Egorova, 1993) (Bivalvia: Cuspidariidae). *The Veliger*, **48 (3)**: 170-177.
- Ziegler A. 2019. Combined visualization of echinoderm hard and soft parts using contrast-enhanced micro-computed tomography, *Journal*, **15 (21)**: 172-191. doi: 10.11646/zoosymposia.15.1.19.
- Ziegler A., Bock C., Ketten D.R., Mair R.W., Mueller S., Nagelmann N., Pracht E.D., Schröder L. 2018. Digital Three-Dimensional Imaging Techniques Provide New Analytical Pathways for Malacological Research. *American Malacological Bulletin*, **36 (2)**: 248-273.