

## ESTUDIO SISTEMÁTICO Y FILOGENÉTICO DE LAS ESPECIES SUDAMERICANAS DEL GÉNERO *STEINMANNELLA* (Trigoniidae; Bivalvia)

RENATO REYES B.

ERNESTO PEREZ d'A.

ITALO SEREY E.

Univ. Valparaíso. Casilla 130-V, Valparaíso, Chile (ex Univ. Chile, Valparaíso)

Inst. Invest. Geológicas. Casilla 10465, Santiago, Chile

Univ. Valparaíso. Casilla 130-V, Valparaíso, Chile (ex Univ. Chile, Valparaíso)

### RESUMEN

Este trabajo tiene como objetivo precisar los caracteres diagnósticos de siete especies (*S. transitoria*, *S. herzogi*, *S. neuquensis*, *S. erycina*, *S. haupti*, *S. splendida* y *S. steinmanni*) y cuatro subespecies (*S. transitoria curacoensis*, *quintucoensis*, *vacaensis* y *raimondi*) del género *Steinmannella*, provenientes del Títoniano-Cretácico Inferior de Argentina, Chile y Perú.

El método utilizado fue el Análisis Factorial de Correspondencias, para lo cual se construyó una matriz de datos "presencia-ausencia", de 35 formas versus 199 caracteres y se efectuaron con ella tres análisis, uno global y dos parciales.

Los resultados señalan que las formas configuran tres grupos: *S. transitoria* (grupo A), *S. erycina* (grupo B) y *S. steinmanni* (grupo C) con excepción de *S. splendida*, que permanece independiente, pero con mayor afinidad hacia el grupo *S. transitoria*.

El grupo A se divide en tres subgrupos: A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> y A<sub>3</sub>. El subgrupo A<sub>1</sub> está constituido por *S. transitoria* y *S. herzogi*, que morfológicamente son muy afines; integran, además, este subgrupo *S. transitoria curacoensis* y *S. transitoria quintucoensis*, que deben interpretarse como variaciones intraespecíficas de *S. transitoria* y, por lo tanto, inválidas como subespecies. Los subgrupos A<sub>2</sub> y A<sub>3</sub> representan dos líneas de divergencia morfológica a partir de A<sub>1</sub>, que conducen a las subespecies *S. transitoria vacaensis* y *S. transitoria raimondi*, respectivamente.

El grupo B está formado por dos subgrupos: B<sub>1</sub> y B<sub>2</sub>. El subgrupo B<sub>1</sub> está integrado por dos formas muy afines, una de las cuales, *S. haupti*, debe considerarse subespecie de *S. erycina*. El subgrupo B<sub>2</sub>, está constituido por *S. neuquensis*, con excepción de las formas descritas por Weaver y Lambert, cuyos caracteres son más afines al grupo *S. transitoria*.

El grupo C es heterogéneo y se divide en tres subgrupos: C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub> y C<sub>3</sub>. El subgrupo C<sub>1</sub> y la mayoría de las formas del subgrupo C<sub>3</sub> se identifican con *S. steinmanni*. En cambio, el subgrupo C<sub>2</sub> presenta caracteres más afines a *S. transitoria* que a *S. steinmanni*.

Se sugiere que, en Sudamérica, el género *Steinmannella* siguió dos tendencias evolutivas, a partir del género *Myophorella*: una que conduce al grupo *S. transitoria* y la otra, al grupo *S. erycina*. Las especies *S. steinmanni* y *S. neuquensis* representarían dos líneas de variación a partir del grupo *S. transitoria*.

Palabras claves: Sistemática, Filogenia, Bivalvia, Trigoniidae, *Steinmannella*, Títoniano-Cretácico Inferior, Argentina, Chile, Perú.

### ABSTRACT

The diagnostic characters of seven species (*S. transitoria*, *S. herzogi*, *S. neuquensis*, *S. erycina*, *S. haupti*, *S. splendida* and *S. steinmanni*) and four subspecies (*S. transitoria curacoensis*, *quintucoensis*, *vacaensis* and *raimondi*) of the *Steinmannella* genus coming from the Tithonian-Lower Cretaceous of Argentina, Chile and Peru are established by means of the Factorial Analysis of Correspondences.

A "presence-absence" data matrix for 35 forms against 199 morphological features was constructed and three analysis (a general and two partial ones) were carried out.

The results show that the forms can be separated into three groups: *S. transitoria* (group A), *S. erycina* (group B) and *S. steinmanni* (group C). *S. splendida* remains isolated but shows a high affinity towards the *S. transitoria* group.

Group A is in turn divided into three subgroups, A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> and A<sub>3</sub>. Subgroup A<sub>1</sub> is formed by *S. transitoria* and *S. herzogii*, both being morphologically related. *S. transitoria curacoensis* and *S. transitoria quintucoensis* also integrate subgroup A<sub>1</sub> and they should be considered as intraspecific variations of *S. transitoria*; therefore they are not valid as subspecies. Subgroups A<sub>2</sub> and A<sub>3</sub> are represented by means of two morphologically diverging lines starting from A<sub>1</sub> and leading towards *S. transitoria vacaensis* and *S. transitoria raimondi* subspecies, respectively.

Group B is formed by two subgroups, B<sub>1</sub> and B<sub>2</sub>. *S. baupii* and *S. erycina* integrate subgroup B<sub>1</sub>, the first one being a subspecies of the latter. Subgroup B<sub>2</sub> includes *S. neuquensis*, except for the forms described by Weaver and Lambert; these will be assumed to belong to *S. transitoria* group.

Group C is heterogeneous and can be divided into three subgroups: C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub> and C<sub>3</sub>. Subgroup C<sub>1</sub> and most of C<sub>3</sub> may be associated with *S. steinmanni*. The subgroup C<sub>2</sub> shows morphological features more related to *S. transitoria* than to *S. steinmanni*.

It is suggested that, in South America, the genus *Steinmannella* followed two development paths starting from *Myophorella*: one towards the *S. transitoria* group and the second towards the *S. erycina* group. *S. steinmanni* and *S. neuquensis* could represent two variation lines, starting from the *S. transitoria* group.

Key words: Systematics, Phylogeny, Bivalvia, Trigoniidae, *Steinmannella*, Tithonian-Lower Cretaceous, Argentine, Chile, Peru.

## INTRODUCCION

En Sudamérica se han descrito doce especies y cinco subspecies del género *Steinmannella* Crickmay, 1930, provenientes de Argentina, Chile y Perú.

Las primeras especies mencionadas corresponden a *Trigonia transitoria* Steinmann, 1881, *T. erycina* Philippi, 1899, *T. steinmanni* Philippi, 1899 y *T. neuquensis* Burckhardt, 1903. Steinmann (1882) propone el grupo *Pseudoquadratae* para las especies *T. transitoria* de Sudamérica y *T. herzogii* de Sudáfrica. Crickmay (1930) crea el género *Steinmannella* para las especies del grupo *Pseudoquadratae*.

Weaver (1931), utilizando ejemplares provenientes de Argentina, amplía la descripción de las especies citadas y, además, propone tres variedades: *T. transitoria* var. *curacoensis*, *T. transitoria* var. *quintucoensis* y *T. transitoria* var. *vacaensis*. Lisson (1930) agrega, para Perú, *T. transitoria* var. *raimondi*.

Lambert (1944), en un estudio de las Trigonias de Argentina, considera que las variedades *curacoensis* y *quintucoensis* son sinónimas de *T. steinmanni* y *T. transitoria*, respectivamente. Este mismo autor, mantiene la variedad *vacaensis* y crea *T. baupii*, en base a especímenes de *T. erycina* descritos por Haupt (1907) y Weaver (1931). El grupo es ampliado por Leanza (1941) con la descripción de *T. splendida*. Stoyanow (1949) discute

las características de *T. transitoria* y la variedad *quintucoensis* como formas sudamericanas pertenecientes al grupo *Pseudoquadratae*. Fuenzalida (1964) reconoce, en Chile meridional, la presencia de *T. herzogii* Hausmann.

Philippi (1899), además de las especies mencionadas, describe las siguientes Trigonias que podrían atribuirse a *Steinmannella*: *T. amarali*, *T. erycina* (?) *irregularis*, *T. lepida*, *T. stolpi*, *T. volckmanni* y *T. williamsi*. Ellas no se incorporaron en este estudio debido a que no se dispone, en la actualidad, de un análisis sistemático que avale su inclusión en el citado género.

Kobayashi y Amano (1955) y Levy (1969) asignan al género *Steinmannella*, las especies de Argentina y Chile, correspondientes al grupo *Pseudoquadratae*. Poulton (1977), por otra parte, considera que *Steinmannella* es un subgénero de *Myophorella* Bayle, 1878.

Estas especies son relativamente frecuentes y significativas en el Tithoniano-Cretácico Inferior de Argentina y Chile (Weaver, 1931; Lambert, 1944; Leanza, 1973; Reyes y Pérez, 1978, 1979), pero su identificación es difícil debido a la gran similitud morfológica existente entre muchas de ellas y al alto grado de variación intraespecífica que los diversos autores aceptan en sus descripciones.

Los autores no tuvieron acceso a las colecciones tipo de las *Steinmannella* sudamericanas (muchas

de ellas se encuentran extraviadas), remitiéndose al estudio de 35 formas reconocidas según las descripciones y figuras de los trabajos originales.

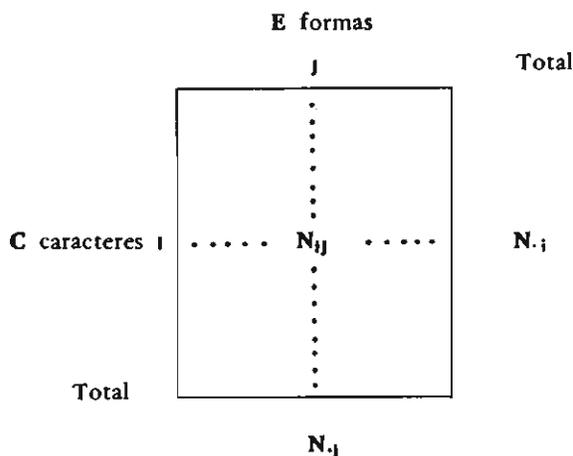
En el presente trabajo se pretende reconocer las afinidades morfológicas y visualizar las tendencias de variación de las distintas especies, a través de un análisis estadístico. Entre los métodos que permiten procesar muchas variables en forma simultánea, se eligió el Análisis Factorial de Correspondencias, por considerarlo el más adecuado a los objetivos propuestos.

El Análisis Factorial de Correspondencias permite, dados dos conjuntos de *i* caracteres y *j* formas, representarlos sobre una misma carta plana o espacial, de tal manera que cada forma se en-

cuentre rodeada de sus caracteres y viceversa; de este modo, las formas afines y los caracteres asociados aparecen agrupados. Este método estadístico pertenece al grupo denominado Análisis Factorial (Cordier, 1965; Benzecri, 1973) y es considerado descriptivo y exploratorio por algunos autores; puede revelar, además, grupos de hechos, sugerir ideas, implicando sólo hipótesis generales, en lo posible en un número reducido. Para otros autores, en cambio, el Análisis Factorial es, esencialmente, un método de verificación de una hipótesis, de confrontación de un modelo con los hechos, y se aplica mejor si la hipótesis o el modelo están explicados con precisión.

### REPRESENTACION GEOMETRICA DE LOS DATOS EN EL ANALISIS FACTORIAL DE CORRESPONDENCIAS

Tabla de datos:



Nube de los caracteres en un sistema de *p* ejes.  
El punto *i* tiene como coordenadas los términos de su "perfil":

$$\frac{N_{i1}}{N_{i.}} \dots \frac{N_{ij}}{N_{i.}} \dots \frac{N_{ip}}{N_{i.}}$$

y por peso  $N_i$

la distancia entre dos caracteres *i* e *i'* está definida por:

$$d^2(i, i') = \sum_{j=1}^p \frac{N}{N_{i.}} \left( \frac{N_{ij}}{N_{i.}} - \frac{N_{i'j}}{N_{i'.}} \right)^2$$

Nube de formas en un sistema de *n* ejes.  
El punto *j* tiene por coordenadas:

$$\frac{N_{1j}}{N_{.j}} \dots \frac{N_{ij}}{N_{.j}} \dots \frac{N_{nj}}{N_{.j}}$$

y por peso  $N_{.j}$

la distancia entre dos formas *j* y *j'* está definida por:

$$d^2(j, j') = \sum_{i=1}^n \frac{N}{N_{.j}} \left( \frac{N_{ij}}{N_{.j}} - \frac{N_{ij'}}{N_{.j'}} \right)^2$$

La primera etapa del método consistió en construir una matriz de datos "presencia-ausencia", de 35 formas versus 199 caracteres. Se efectuaron tres análisis, uno global, que incluyó la totalidad de las formas, y dos análisis parciales, con grupos cada vez menores de ellas; estos últimos tuvieron por objetivo interpretar situaciones particulares derivadas del primer análisis.

Los resultados de los tres análisis se detallan en el texto y se complementan con los "planos factoriales" más representativos (Fig. 2-5). En ellos, las formas se identifican con siglas en letras mayúsculas y los caracteres morfológicos\*, con siglas en letras minúsculas (Tabla 1-2). A su vez, en la Tabla 3 se detallan las coordenadas, correlaciones y contribuciones a los ejes factoriales más importantes de los análisis realizados. Las 35 formas estudiadas se ilustran en láminas fuera de texto.

En base a la interpretación de los resultados, se plantean algunas hipótesis referentes a la sistemática y filogenia del grupo (Fig. 6).

En este trabajo, los términos grupo y forma, han sido utilizados en el sentido de Mayr (1969, p. 47).

El presente estudio forma parte del proyecto denominado "Importancia cronoestratigráfica de las Trigonias de Chile", que desarrollan, conjuntamente, los laboratorios de Paleontología del Instituto de Investigaciones Geológicas (Proyecto 3-020) y del Departamento de Biología de la Universidad de Valparaíso (ex Universidad de Chile, Valparaíso), y que cuenta, además, con la cooperación financiera otorgada a los autores por el Servicio de Desarrollo Científico, Artístico y de Cooperación Internacional de la Universidad de Chile (Proyecto B 557-802).

## RESULTADOS

### ANÁLISIS GLOBAL

En el gráfico que representa a los ejes I y II de este análisis (Fig. 2), las formas se reunieron en tres grupos, denominados A, B y C, con excepción de *S. splendida*, que permanece separada de ellos y en la proximidad de la intersección de los ejes.

El grupo A se ubica, principalmente, en el

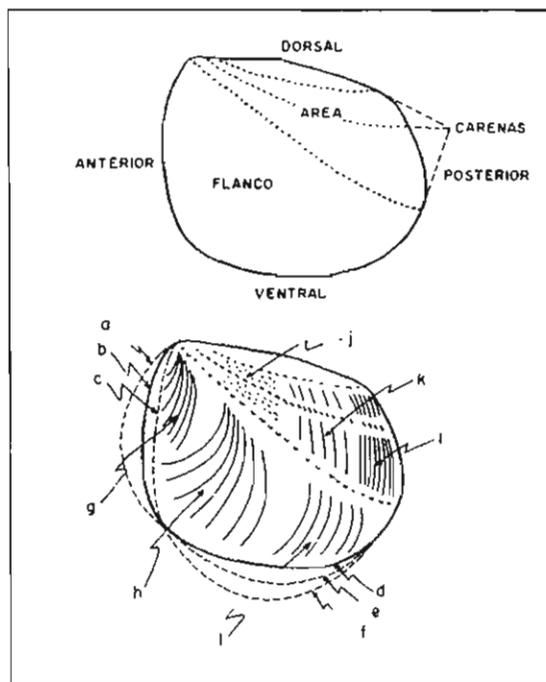


FIG. 1. Esquemas con los términos morfológicos usados.

#### BORDES

ANTERIOR: a, marcadamente convexo; b, convexo;

c, recto

VENTRAL: d, moderadamente convexo, e, convexo,

f, marcadamente convexo

#### ORNAMENTACION

FLANCO: g, costas en haz apretada; h, costas en

haz suelta; i, costas cóncavas

AREA: j, tubérculos pequeños; k, costas espaciadas;

l, costas densas.

cuadrante superior izquierdo de la figura, y está compuesto por 17 formas (Tabla 1) que, en la literatura utilizada, corresponden a las siguientes especies y variedades: *S. transitoria* (TA, TB, TE, TG, TH, TI, TJ)\*, *S. transitoria* var. *curacoensis* (TK), *S. transitoria* var. *quintucoensis* (TN, TO), *S. transitoria* var. *vacaensis* (TP, TQ, TR, TS), *S. transitoria* var. *raimondi* (TT), *S. herzogi* (HE) y

\* El sentido de los principales términos morfológicos utilizados se explica en el esquema de la Fig. 1.

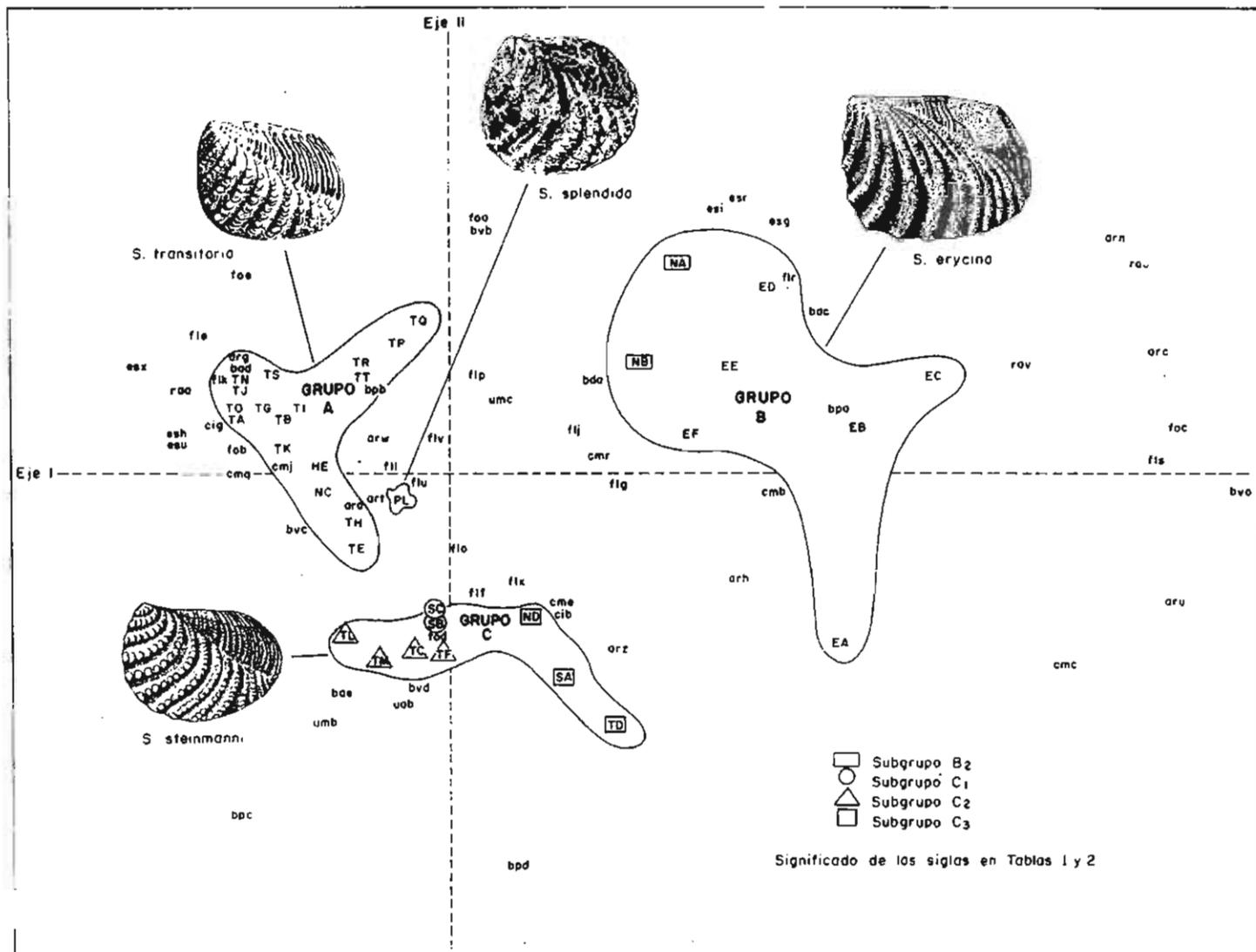


FIG. 2. Planos factoriales de los ejes I-II del Análisis Global.

*S. neuquensis* (NC).

El grupo B se ubica, en su mayor parte, en el cuadrante superior derecho. Está constituido por ocho formas asignadas a *S. erycina* (EA, EB, EC, ED, EE), *S. haupti* (EF) y *S. neuquensis* (NA, NB).

El grupo C se dispone en los cuadrantes inferiores. Las nueve formas que lo integran han sido clasificadas como *S. steinmanni* (SA, SB, SC), *S. neuquensis* (ND), *S. transitoria* (TC, TD, TF) y *S. transitoria* var. *curacoensis* (TL, TM).

Los grupos A y B se separan en función del eje I, cuyos caracteres más correlacionados con la parte positiva del eje corresponden a carenas poco desarrolladas, área angosta y costas del flanco en haz; los más correlacionados con la parte negativa son carenas desarrolladas, área alta y costas del flanco cóncavas. El grupo A se caracteriza, en consecuencia, por presentar área ancha (ara)\*\*\*, carenas desarrolladas (cmj, cig, arg) y flancos con costas cóncavas (flf, flo flp) y espaciadas (flu, flv, flx); mientras las formas del grupo B, tienen área angosta (arc), carenas parcialmente distintas e indistintas (cmb, cmc) y costas del flanco en haz apretado (fls).

Los grupos A y B se diferencian, además, por los siguientes caracteres: en A la forma varía entre subrectangular oval larga (foe) a subcuadrada oval (fob) y los bordes de la valva son débilmente convexos (bad, bvc, bvb, bpb); en B es subcuadrada (foa) a subrectangular oval corta (fod) y los bordes tienden a ser rectos (bac, bda, bva, bpa). El área del grupo A está ornamentada por costas espaciadas sin tubérculos (raa, art); por el contrario, en B las costas son simples (arw, aru) variando a entrecruzadas y con tubérculos (arn, rap). El escudete de A presenta tubérculos independientes (esu); el de B, costas tuberculadas (esi). El flanco en el grupo A está ornamentado por costas provistas de tubérculos desarrollados (fle); mientras que en B, los tubérculos son pequeños a medianos (flf, flg).

El eje II está correlacionado, principalmente, con los bordes de la valva, que son convexos a fuertemente convexos en el lado negativo del eje, y débilmente convexos a rectos en el lado positivo. Este eje separa al grupo C de A y B. Los bordes en el grupo C son convexos a fuertemente convexos

(bae, bpd, bpc, bvc, bvd), en oposición a los bordes de A y B que son débilmente convexos y rectos, respectivamente. El grupo C presenta, además, otros caracteres que son intermedios a los de A y B y que están relacionados con el eje I, como son: área con costas densas (arz), sin tubérculos (art), ausencia de carena media (arh), carena marginal sin tubérculos (cme), carena interna parcialmente distinta (cib) y costas del flanco cóncavas con tubérculos pequeños a medianos (flf, flg).

En los planos factoriales de los ejes I y III (Fig. 3), las formas de los grupos B y C se separan en subgrupos y se redistribuyen en función del eje III, que presenta como caracteres de mayor correlación, carenas con tubérculos desarrollados en el lado positivo, y poco desarrollados en el lado negativo.

El grupo B se divide en dos subgrupos, B<sub>1</sub> integrado por *S. erycina* (EA, EB, EC, ED, EE) y *S. haupti* (EF) y B<sub>2</sub> constituido por *S. neuquensis* (NA, NB).

El grupo C se divide en 3 subgrupos, C<sub>1</sub> que reúne a *S. steinmanni* (SB, SC), C<sub>2</sub> formado por *S. transitoria* (TC, TF) y *S. transitoria curacoensis* (TL, TM) y C<sub>3</sub> integrado por *S. steinmanni* (SA), *S. neuquensis* (ND) y *S. transitoria* (TD).

Los subgrupos C<sub>1</sub> y B<sub>2</sub> se disponen en el lado negativo del eje III. El subgrupo C<sub>2</sub> se integra al grupo A y el subgrupo C<sub>3</sub> se sitúa sobre el eje I, entre el grupo A y el subgrupo B<sub>1</sub>, todos en el lado positivo del eje III.

El subgrupo C<sub>1</sub> se caracteriza por presentar carena marginal sin tubérculos (cme) y el subgrupo B<sub>2</sub>, por poseer carena marginal e interna sin tubérculos (cme, cir). Por el contrario, el subgrupo C<sub>2</sub> tiene tubérculos en ambas carenas y, además, otros caracteres que justifican su ubicación junto a las formas del grupo A, como son: área ancha (ara), costas del flanco leve a medianamente cóncavas (flf, flo) y espaciadas (flu, flv), forma subrectangular oval corta (fod) y área con costas sin tubérculos (art). Las formas del subgrupo C<sub>3</sub> se ubican entre el grupo A y el subgrupo B<sub>1</sub>, por poseer carenas parcial o totalmente desarrolladas; sin embargo, no se incorporan al grupo A por las características del área.

\*\* Las siglas en letras minúsculas señalan las características morfológicas (Tabla 2).

## PRIMER ANALISIS PARCIAL

En el Análisis Global, las cuatro formas de *S. neuquensis* (NA, NB, NC, ND) se distribuyeron en los tres grupos. En el grupo A, la forma NC, en B, las formas NA, NB, y en C, la ND (Fig. 2).

El objeto de este Primer Análisis Parcial fue estudiar la distribución que tendrían las distintas formas de *S. neuquensis*, sin la influencia del subgrupo B<sub>1</sub>, de fuerte correlación y contribución en la formación del eje I.

El resultado demostró que el modelo de distribución de las formas de *S. neuquensis* permanece inalterado y, además, se mantiene el significado de los ejes (Fig. 4).

El grupo A se opone al C en función del eje I, que está correlacionado, en el lado positivo, con carenas poco desarrolladas y reducción del espaciado de las costas del área; en el lado negativo, con carenas desarrolladas y costas del área espaciadas. Este eje representa caracteres similares a los del eje I del Análisis Global.

El eje II está asociado con la forma de la valva, que es subrectangular oval corta, en la parte positiva, y subcuadrada, en la negativa. En función de este eje el subgrupo B<sub>2</sub> se opone a los grupos A y C. Este eje representa caracteres próximos a aquéllos del eje II del Análisis Global.

## SEGUNDO ANALISIS PARCIAL

El grupo A es el más constante de los tres y aparece, tanto en el Análisis Global como en el Primer Análisis Parcial, ocupando la misma posición en el cuadrante negativo del eje I. En este grupo se reunieron *S. herzogi* y la mayoría de las formas de *S. transitoria* y sus subespecies, sin que pudieran observarse, con claridad, las relaciones morfológicas entre ellas.

El Segundo Análisis Parcial tiene por objetivo conocer exclusivamente dichas relaciones, para lo cual se excluyeron todas las restantes formas.

Los planos factoriales de los ejes I y II (Fig. 5) de este análisis, muestran que las formas se reunieron en tres subgrupos: A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> y A<sub>3</sub>, con excepción de *S. transitoria* (TE).

Los subgrupos se distribuyen en las proximidades de la intersección de los ejes, mientras que la forma TE se encuentra en el cuadrante inferior derecho de la figura, separada de ellos en función

del eje I.

El subgrupo A<sub>1</sub> reúne la mayor cantidad de formas, y se sitúa en los cuadrantes superiores de la figura; está constituido por *S. transitoria* (TA, TB, TG, TH, TI, TJ), *S. transitoria curacoensis* (TK), *S. transitoria quintucoensis* (TN, TO) y *S. herzogi* (HE).

El subgrupo A<sub>2</sub> se ubica en el cuadrante inferior izquierdo y está compuesto por las cuatro formas de *S. transitoria vacaensis* (TP, TQ, TR, TS).

El subgrupo A<sub>3</sub> se dispone en el cuadrante inferior derecho y está integrado por *S. neuquensis* (NC) y *S. transitoria raimondi* (TT).

El eje I está correlacionado, en el lado positivo, con la forma subcuadrada oval, área sin carena media y costas del flanco con tubérculos pequeños; en el lado negativo, con la forma subrectangular oval larga, área con carena media y costas del flanco con tubérculos grandes. Este eje separa a los tres subgrupos (A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> y A<sub>3</sub>) de la forma TE, de tal modo que el subgrupo más opuesto es A<sub>2</sub>, le siguen A<sub>1</sub> y A<sub>3</sub>. El subgrupo A<sub>2</sub> presenta, por lo tanto, forma subrectangular oval larga (foe), carena media (arg) y flanco con tubérculos grandes (fle); mientras que *S. transitoria* (TE) tiene forma (arh) y flanco con tubérculos pequeños (flf). El subgrupo A<sub>1</sub>, en cambio, tiene forma predominantemente subrectangular oval corta (fod), presencia de carena media (arg) y flanco con tubérculos grandes (fle) a medianos (flg). El subgrupo A<sub>3</sub> es el que más se aproxima a *S. transitoria* (TE); presenta forma subcuadrada oval (fob), área con carena media (arg) y tubérculos del flanco medianos (flg) a pequeños (flf).

El eje II está asociado, en el lado positivo, con el borde anterior convexo y escudete con tubérculos independientes; en el lado negativo, con el borde anterior recto y escudete con costas. Este eje separa al subgrupo A<sub>1</sub> de los subgrupos A<sub>2</sub> y A<sub>3</sub>. En consecuencia, el subgrupo A<sub>1</sub> se caracteriza por tener escudete sin costas (esh), con tubérculos independientes (esu) y el borde anterior varía de convexo (bae) a débilmente convexo (bad); mientras que en los subgrupos A<sub>2</sub> y A<sub>3</sub>, los caracteres gradan desde escudete sin costas v con tubérculos independientes, hasta escudete con costas tuberculadas (esg, esi); a su vez, el borde anterior varía desde débilmente convexo a recto (bac).



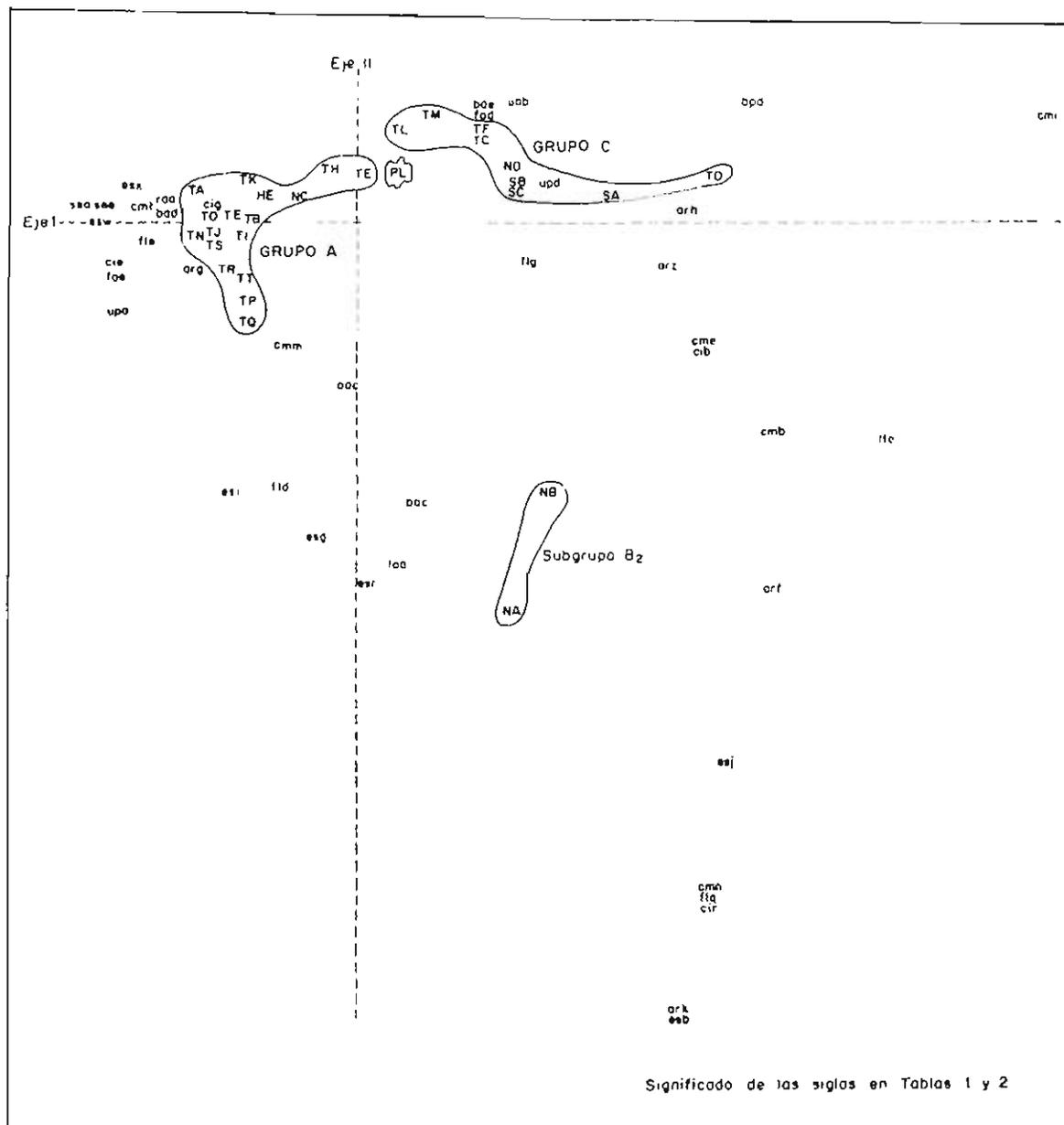


FIG. 4. Planos factoriales de los ejes I-II del Primer Análisis Parcial.

racterísticas del grupo *S. transitoria*. En el grupo B se reúnen las formas con bordes más rectos, área más pequeña, con costas o tubérculos, sin carenas o poco desarrolladas y costas del flanco en haz, características propias del grupo *S. erycina*. El grupo C se individualiza porque sus formas tienen bordes más convexos, área con costas densas, carenas marginal e interna menos desarrolladas, ausencia de carena media y costas del flanco con-

cavas pero con tubérculos medianos a pequeños. Estos rasgos morfológicos indentifican al grupo *S. steinmanni*.

*S. splendida* es la única especie independiente de los grupos, por tener caracteres comunes a todos ellos, especialmente con A y B, lo que determina su ubicación en las proximidades del origen de los ejes. Entre los caracteres comunes con el grupo A, se destacan: área ancha, carenas externa e

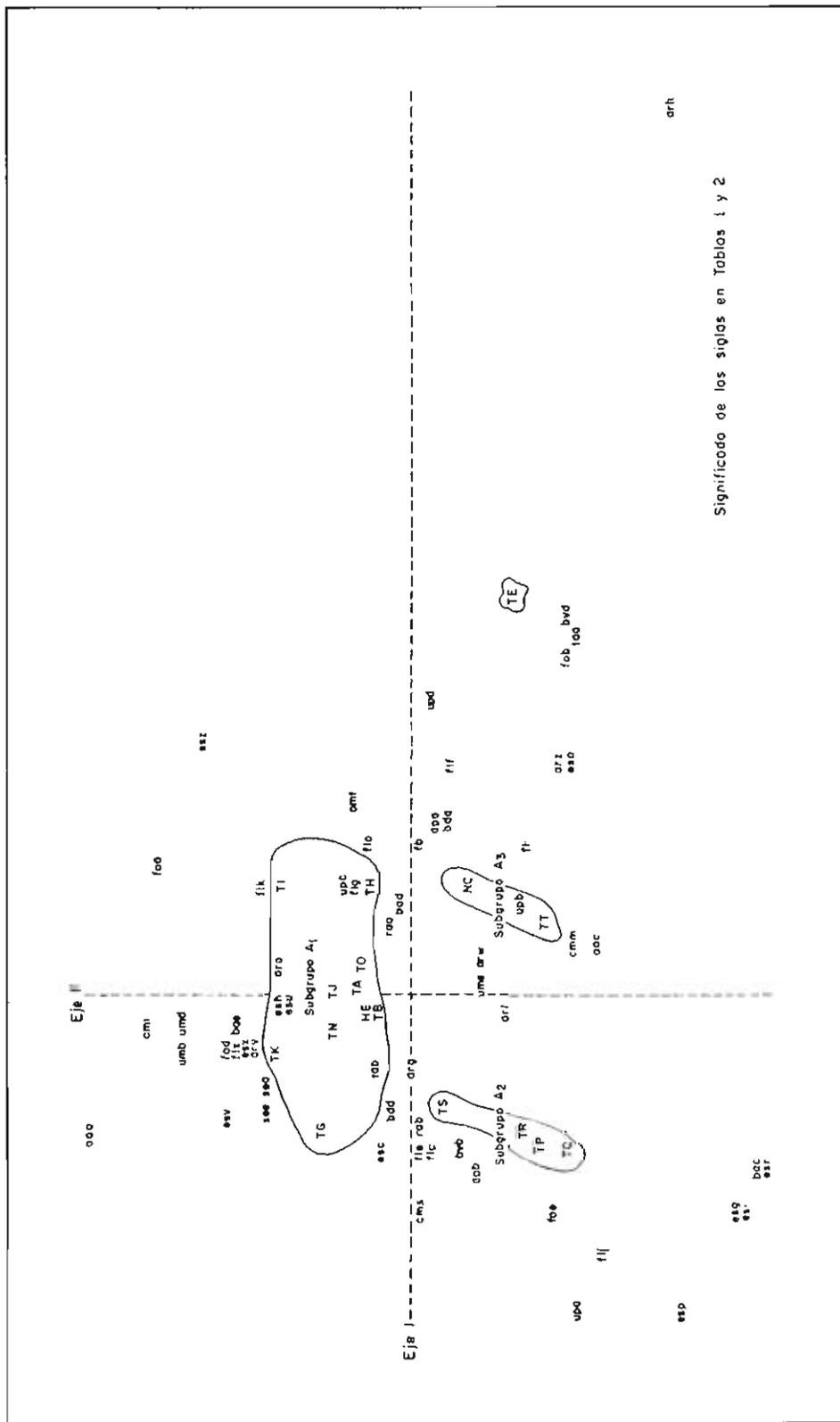


FIG. 5. Planos factoriales de los ejes I-II del Segundo Analisis Parcial.

interna desarrolladas, escudete con tubérculos independientes y forma subcuadrada oval, que presentan algunas formas del grupo A. Los caracteres que la aproximan al grupo B son: área con tubérculos independientes y costas del flanco en haz suelto. *S. splendida* es una especie que posee caracteres mixtos, pero es más afín al grupo *S. transitoria*.

Las formas que constituyen el grupo A, se caracterizan por su afinidad morfológica, como queda demostrado en el Análisis Global y Primer Análisis Parcial; sin embargo, el Segundo Análisis Parcial, demuestra que en él pueden diferenciarse los subgrupos  $A_1$ ,  $A_2$  y  $A_3$ , en función de los ejes I y II. Estos representan la reducción del largo de la valva, de la carena media y del tamaño de los tubérculos del flanco para el primero, y una reducción de las costas con tubérculos del escudete y de la convexidad del borde anterior, para el segundo.

En el subgrupo  $A_1$  se reúnen las formas que se identifican con *S. transitoria* (Steinmann, 1881). Las características que Weaver (1931, p. 250) consideró para diferenciar las variedades *quintucoensis* (TN, TO) y *curacoensis* (TK) no resultan significativas a la luz de este análisis y, por lo tanto, no deben considerarse subespecies.

*S. herzogi* aparece junto a *S. transitoria* en el subgrupo  $A_1$ , evidenciando con esto que son especies morfológicamente muy afines. Las diferencias que pueden destacarse están relacionadas con la forma general de la valva y la ornamentación del flanco; así, en *S. herzogi* la valva es subrectangular oval larga, mientras que en *S. transitoria* es predominantemente subrectangular oval corta. En este aspecto, *S. herzogi* es próxima a *S. transitoria vacaensis* del subgrupo  $A_2$ . En *S. herzogi* las costas del flanco se disponen a espacios intermedios, los tubérculos son espaciados en las primeras costas y densos en las siguientes; en *S. transitoria*, en cambio, las costas son espaciadas y los tubérculos se disponen, predominantemente, a espacios regulares. Estos caracteres son insuficientes, desde el punto de vista de este análisis, para una clara diferenciación de estas especies.

Las tendencias de variación entre los subgrupos  $A_1$ ,  $A_2$  y  $A_3$  están determinadas por el significado de los ejes del Segundo Análisis Parcial; así, en función del eje I, disminuye el largo de la valva y el tamaño de los tubérculos del flanco desde  $A_2$  hacia  $A_1$  y  $A_3$ . De acuerdo al eje II, las costas con

tubérculos del escudete se reducen desde  $A_2$  y  $A_3$  hacia  $A_1$ , mientras la convexidad del borde anterior disminuye desde  $A_1$  hacia  $A_2$  y  $A_3$ .

Los subgrupos  $A_2$  y  $A_3$  representarían dos líneas de variación morfológica provenientes de  $A_1$ . La primera conduce a *S. transitoria vacaensis* y la segunda da origen a *S. transitoria raimondi*.

Estos subgrupos se diferencian entre sí, además de la forma, porque el primero presenta el flanco con tubérculos grandes y densos, mientras el segundo posee tubérculos pequeños a medianos y espaciados.

El Análisis Global incluyó en el grupo C, en base al eje II, a las formas *S. transitoria curacoensis* (TL, TM) y *S. transitoria* (TC, TF), por poseer bordes más convexos y costas más densas en el área; sin embargo, estas formas, por el mayor desarrollo de sus carenas, presentan mayores afinidades con *S. transitoria*, del grupo A, que con *S. steinmanni*, especie típica del grupo C. Esta afinidad queda demostrada por el desplazamiento del subgrupo  $C_2$ , al cual pertenecen estas especies, hacia el grupo A, en función del eje III del Análisis Global, que representa morfológicamente un aumento del tamaño de los tubérculos de las carenas hacia el lado positivo del eje.

Lambert (1944, p. 378) consideró a las formas de *T. transitoria* var. *curacoensis* Weaver, como sinónimo de *T. steinmanni* Philippi; sin embargo, señala que "La figura 118 de Weaver responde mejor al tipo de la especie que las figuras 115-117". En el presente trabajo, la figura 118 corresponde a la forma TM del grupo C y las figuras 115 y 117, a las formas TK del grupo A y TL del grupo C, respectivamente (Tabla 1). Lo anterior está demostrando la gran variabilidad de *S. transitoria*, algunas de cuyas formas presentan ciertos caracteres que las aproximan a *S. steinmanni*, como lo señala el propio Lambert (*loc. cit.*) en sus observaciones sobre *T. steinmanni*: "Philippi ha hecho notar la fuerte similitud existente entre esta especie y ciertas formas de *T. transitoria* Steinmann".

Del conjunto de caracteres que identifican al grupo A en este análisis, tiene gran importancia el desarrollo de las carenas; en cambio, en las formas del grupo C, ellas tienen un desarrollo menor. La variedad *curacoensis* destaca por el desarrollo de sus carenas, por lo que debe ser considerada como perteneciente al grupo A y no al grupo C.

Las formas del grupo B se dividen, en el Análisis Global, en los subgrupos  $B_1$  y  $B_2$ .

El subgrupo  $B_1$ , integrado por formas de *S. erycina* y *S. haupti*, constituyen un conjunto estable a través de todos los análisis y sus características son las que identifican al grupo B. Estas especies presentan, entre sí, grandes afinidades morfológicas, diferenciándose solamente en la ornamentación del área, que tiene costas en la primera especie, e hileras de tubérculos en la segunda. Este hecho lo destaca Lambert (1944, p. 382) al crear *T. haupti*: "Esta nueva especie es muy parecida, por su forma general y la disposición de las costillas de los flancos, a la *Trigonia erycina* Philippi, con la cual ha sido confundida hasta ahora, aunque se diferencia fácilmente de ella por

la distinta ornamentación del área". Los antecedentes de este análisis y las propias afirmaciones de Lambert, hacen aconsejable considerar a *S. haupti* como subespecie de *S. erycina*.

El subgrupo  $B_2$ , formado por *S. neuquensis* (NA, NB), presenta características intermedias con el grupo A y el subgrupo  $B_1$ , en función del eje I del Análisis Global. La altura del área, como la disposición de los tubérculos del flanco, lo acercan al grupo A, pero, el menor desarrollo de las carenas y la forma de los bordes de la valva, lo aproximan al subgrupo  $B_1$ . Se opone al grupo C, en función del eje II, por presentar los bordes anterior y dorsal rectos; sin embargo, se reúnen con el subgrupo  $C_1$ , constituido por las formas sb y sc de *S. steinmanni*, en relación al eje III, por el menor

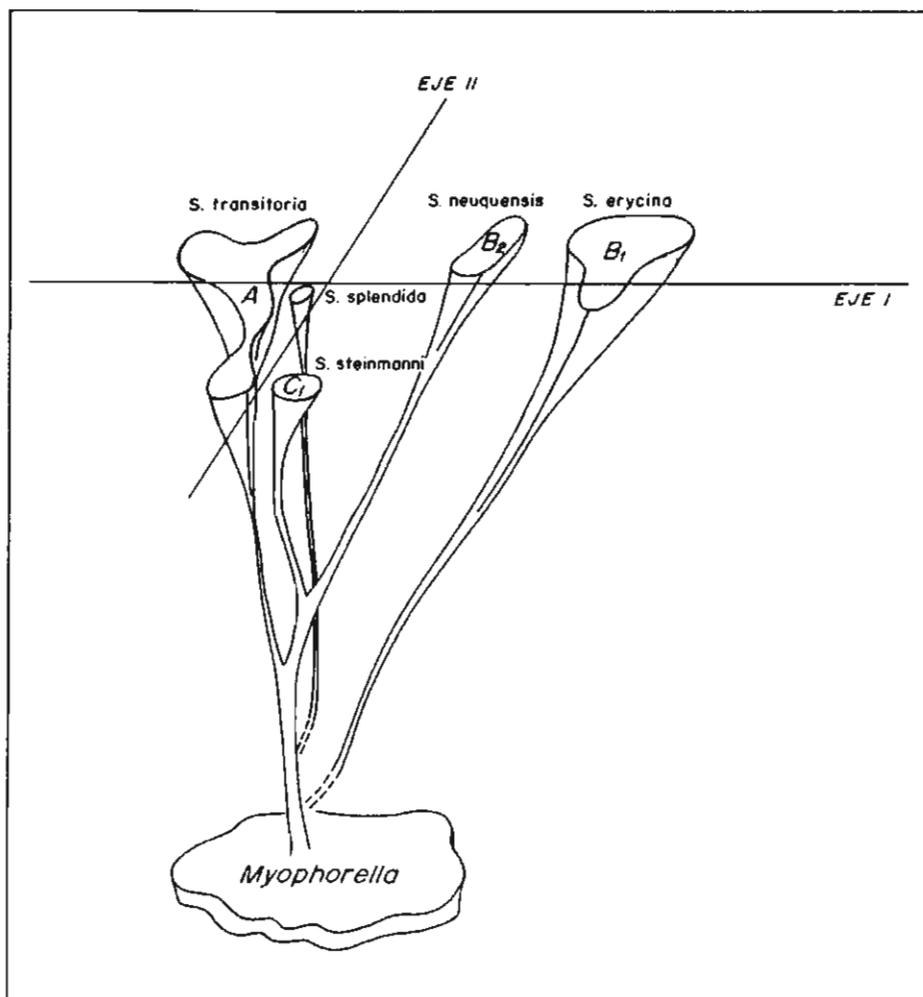


FIG. 6. Filogenia tentativa del género *Steinmannella* en Sudamérica, representada en el plano de los ejes I-II, sintetizando los resultados del Análisis Global.

desarrollo de los tubérculos de las carenas.

*S. neuquensis* (NC) no participa en el subgrupo B<sub>2</sub>, sino que, por el contrario, se mantiene en el grupo A y, particularmente, en el subgrupo A<sub>3</sub>, debido al desarrollo de sus carenas y al contorno de la valva. La forma NC es, por lo tanto, más próxima a *S. transitoria raimondi* que a *S. neuquensis*.

*S. neuquensis* (ND) tampoco participa en el subgrupo B<sub>2</sub>; por el contrario, en base al eje II del Análisis Global, lo hace en el grupo C, por poseer el borde ventral convexo. Según el eje III, la forma ND pertenece al subgrupo C<sub>3</sub>, que se ubica entre el grupo A y el subgrupo B<sub>1</sub>, por tener más desarrollados los tubérculos de las carenas que C<sub>1</sub>. En consecuencia, es más próxima al grupo A que al subgrupo B<sub>2</sub>.

El grupo C se subdividió en el Análisis Global en tres conjuntos menores que se denominaron C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub> y C<sub>3</sub>.

El subgrupo C<sub>1</sub>, integrado por las formas SB y SC, de *S. steinmanni*, se identifica con las características del grupo C; en cambio, el subgrupo C<sub>2</sub> contiene formas afines al grupo A, como quedó demostrado en la discusión de este grupo.

*S. steinmanni* (SA) y *S. transitoria* (TD) aparecen en el subgrupo C<sub>3</sub>, por presentar carena interna el primero y un esbozo de carena externa, el segundo; sin embargo, la mayor parte de las características corresponden a las del subgrupo C<sub>1</sub> y, por lo tanto, deben considerarse pertenecientes a este subgrupo.

Los ejes I y II del Primer Análisis Parcial (Fig. 4) corresponden a una reducción del espaciamiento y tamaño de los elementos del área y la carena, y a una modificación de la forma de la valva, que varía desde subrectangular oval corta a subcuadrada, respectivamente.

Los ejes anteriores, así como los ejes I y II del Análisis Global (Fig. 2), están señalando dos tendencias evolutivas a partir del grupo A: una que conduce hacia *S. neuquensis* del subgrupo B<sub>2</sub>, y otra que lleva a *S. steinmanni* del subgrupo C<sub>1</sub>. En ambos casos, se produce una disminución del desarrollo de las carenas y un aumento de la densidad de las costas del área. Estas dos líneas se diferencian porque en la primera, el borde anterior es

más recto y en la segunda, más convexo que en las formas del grupo A.

En la primera línea evolutiva las formas NC y ND, que en este análisis se asignan al grupo A, pueden considerarse de transición hacia *S. neuquensis*, por el mayor desarrollo de sus carenas.

En la segunda línea evolutiva, los integrantes del subgrupo C<sub>2</sub>, que en este análisis se consideran del grupo A, serían formas de transición desde este grupo hacia *S. steinmanni*, por poseer el borde anterior más convexo y costas más densas en el área.

## FILOGENIA

Las unidades taxonómicas establecidas anteriormente pueden interpretarse como unidades filogenéticas si se considera al género *Myophorella* Bayle como ancestro de *Steinmannella* (Kobayashi y Amano, 1955, p. 199). Aceptando esta hipótesis, las mismas líneas de variación morfológica muestran las grandes tendencias evolutivas del género. De los grupos reconocidos, el más similar a *Myophorella* es *S. transitoria*, por lo cual sería el grupo más primitivo. Esto nos permite indicar las direcciones de diferenciación morfológica resultantes de la evolución del grupo. Así, en el eje I del Análisis Global, habría una disminución del desarrollo de las carenas y del alto del área y un aumento de la convergencia de los extremos dorsales de las costas del flanco, desde el grupo *S. transitoria* al grupo *S. erycina* y, con menor intensidad, hacia el grupo *S. steinmanni*. En el eje II habría un aumento de la convexidad de los bordes de la valva desde el grupo *S. transitoria* a *S. steinmanni*; en el eje III, una reducción de los tubérculos de las carenas desde el grupo *S. transitoria* hacia los grupos *S. steinmanni* y *S. erycina*. Este análisis es válido para el género *Steinmannella* en Sudamérica; sin embargo, deberá contrastarse con antecedentes cronoestratigráficos, los que son insuficientes en la actualidad.

En el Primer y Segundo Análisis Parcial, los ejes representan variaciones menores que no involucran al conjunto de las formas, significando sólo variaciones entre los grupos determinados por el Análisis Global.

## CONCLUSIONES

1. Se propone la utilización de los grupos denominados *S. transitoria*, *S. erycina* y *S. steinmanni*, equivalentes, respectivamente, a los grupos A, B y C de este Análisis.
2. *S. splendida* se destaca como una especie independiente de los grupos, pero con mayor afinidad hacia el grupo *S. transitoria*.
3. Se propone no utilizar las variedades *curacoensis* y *quintucoensis* en el sentido de subespecies, por tratarse sólo de variaciones intraespecíficas de *S. transitoria*. Por la misma razón, no debe emplearse la variedad *curacoensis* como sinónima de *S. steinmanni*.
4. *S. herzogi* es muy afín con *S. transitoria* y podría considerarse la misma especie o una subespecie de aquélla; sin embargo, dado que en Sudamérica se cuenta con escasos antecedentes de esta forma, se hace necesario un estudio taxonómico más detallado del problema planteado.
5. Se confirma la validez de las subespecies *S. transitoria vacaensis* y *S. transitoria raimondi*, como dos líneas de variación morfológica a partir de *S. transitoria*.
6. Se propone considerar a *S. haupti* como subespecie de *S. erycina*.
7. Las formas NC y ND de este Análisis, correspondientes a los especímenes de *S. neuquensis*, descritos por Weaver (1931) y Lambert (1944), respectivamente, deben asignarse al grupo *S. transitoria* y no a *S. neuquensis*. Sólo las formas NA y NB, que pertenecen a los ejemplares de Burckhardt (1900, 1903) son representativos de esta última especie.
8. Las especies sudamericanas del género *Steinmannella* presentan dos grandes tendencias evolutivas, que están representadas por los ejes de los diferentes análisis (Fig. 6). La primera está integrada por formas con bordes moderadamente convexos, área ancha, carenas desarro-

lladas y costas cóncavas en el flanco (grupo A = *S. transitoria*); la segunda, por formas con bordes rectos, área baja, sin carenas y costas en haz en el flanco (grupo B = *S. erycina*).

Si se acepta que el género *Steinmannella* evolucionó a partir de formas del género *Myophorella* Bayle, entonces, el grupo A estaría más próximo a este tronco que el grupo B. A su vez, las formas del grupo C (*S. steinmanni*) y el subgrupo B<sub>2</sub> (*S. neuquensis*), están morfológicamente más relacionadas con el grupo A que con el grupo B. Estas formas se habrían diferenciado a partir del grupo *S. transitoria*, al aumentar la convexidad de los bordes y la densidad de las costas del área, y al disminuir el desarrollo de las carenas, en el caso del grupo C; para el subgrupo B<sub>2</sub>, al disminuir la convexidad de los bordes y el desarrollo de las carenas y aumentar la densidad de las costas del área.

9. Desde un punto de vista general, es de interés destacar que la filogenia del género *Steinmannella* en Sudamérica, se produjo en tendencias bien definidas, que están relacionadas con los ejes factoriales entregados por el Análisis. Así, la mayor variación evolutiva está determinada por el desarrollo de las carenas, el alto del área y la convergencia de los extremos dorsales de las costas del flanco. La segunda variación más importante se produce en la convexidad de los bordes de la valva, disminuyendo en algunas y aumentando en otras. La tercera variación más importante en el género, es la reducción de los tubérculos de las carenas. Estas líneas de variación morfológica representan las estructuras que se diferenciaron en la historia del género en Sudamérica y que permitieron su diversificación específica. Es probable que estas tendencias evolutivas sean válidas para todo el género.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los paleontólogos señores Rubén Martínez, del Departamento de Geología de la Universidad de Chile, y Vladimir Covacevich, del Instituto de Investigaciones Geológicas, la re-

visión del manuscrito y el aporte de valiosas sugerencias; al Dr. José Stuardo, Director del Departamento de Oceanología de la Universidad de Concepción, sus observaciones en los aspectos taxonó-

micos del trabajo; al Sr. Miguel Tirapegui, Jefe de Sistema del Departamento de Procesamiento de Datos de la Universidad Federico Santa María, las facilidades otorgadas.

Las fotografías fueron realizadas por el Sr. O. Alfaro y las figuras por la Sra. E. Cubillos, funcionarios del Instituto de Investigaciones Geológicas, a quienes los autores agradecen su colaboración.

#### REFERENCIAS

- BENZECRI, J.** 1973. L'analyse des données. Vol. 1, 615 p., Vol. 2, 619 p., edit. Dunod. Paris.
- BURCKHARDT, C.** 1900. Coupe géologique de la Cordillère entre Las Lajas et Curacautín. Museo de La Plata, Anales. Vol. 3, 102 p., 26 láms.
- BURCKHARDT, C.** 1903. Beiträge zur Kenntnis der Jura- und Kreideformation der Cordillere. Palaeontographica, Vol. 50, 144 p., 16 láms.
- CORDIER, B.** 1963. L'analyse factorielle des correspondances. Thèse. 66 p. Univ. Rennes, France.
- CRICKMAY, C.** 1932. Contribution toward a monography of the Trigoniidae. Am. J. Sci., Vol. 24, No. 144, p. 443-464.
- FUENZALIDA, H.** 1964. El geosinclinal andino y el geosinclinal de Magallanes. Univ. Chile, Esc. Geol., Comunic., No. 5, 27 p.
- HAUPT, O.** 1907. Beiträge zur Fauna des oberen Malm und der unteren Kreide in der argentinischen Cordillere. Neues Jahrb. Min. Geol. Palaeont., Beil. Vol. 23, p. 187-236, láms. 7-10.
- KITCHIN, F.** 1908. The invertebrate fauna and palaeontological relations of the Uitenhage Series. South African Museum, Ann., Vol. 7, p. 21-250, láms. 2-11.
- KOBAYASHI, T.; AMANO, M.** 1955. On the Pseudoquadratae Trigoniids, *Steinmannella*, in the Indo-Pacific Province. Japan. J. Geol. Geogr., Vol. 27, Nos. 3-4, p. 193-208, láms. 13-15.
- LAMBERT, L.** 1944. Algunas Trigonias del Neuquén. Museo de La Plata, Rev., Sec. Paleont., Vol. 2, p. 357-397, 13 láms.
- LEANZA, A.** 1941. Dos nuevas Trigonias del Titoniense de Carrín-Curá, en el territorio del Neuquén. Museo de La Plata, Notas, Vol. 6, No. 31, p. 225-233, 2 láms.
- LEANZA, H.** 1973. Estratigrafía del Grupo Mendoza con especial referencia a la Formación Vaca Muerta entre los paralelos 35° y 40° l. S., cuenca Neuquina-Mendocina. Asoc. Geol. Argent., Rev., Vol. 32, No. 3, p. 190-208.
- LEVY, R.** 1969. Revisión de las Trigonias de la Argentina. Parte 5: El grupo de las Pseudoquadratae. Ameghiniana, Vol. 6, No. 1, p. 65-68.
- LISSON, C.** 1930. Trigonias neocómicas del Perú. Minas, Industr., Construc., Bol., Ser. 2, Vol. 20, No. 12, p. 3-26, 10 láms.
- MAYR, E.** 1969. Principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill Book Co., 428 p. N. York.
- PEREZ, E.; REYES, R.; SEREY, J.** 1980. Estudio morfológico de las especies sudamericanas del género *Steinmannella* (Trigoniidae, Bivalvia) basado en un análisis multivariado de sus caracteres. [Resumen] Archivos Biol. y Med. Experimental, Vol. 13, No. 1, p. 96.
- PHILIPPI, R.** 1899. Los fósiles secundarios de Chile. 104 p., 42 láms. Sanriago, Chile.
- POULTON, T.** 1977. Early Cretaceous Trigoniid Bivalves of Manning Provincial Park, Southwestern British Columbia. Can., Geol. Surv., Pap. 76-9, 18 p., 3 láms.
- REYES, R.; PEREZ, E.** 1978. Las Trigonias del Titoniense y Cretácico Inferior de la cuenca andina de Chile y su valor cronoestratigráfico. Inst. Invest. Geol. (Chile), Bol., No. 32, 105 p., 5 láms.
- REYES, R.; PEREZ, E.** 1979. Estado actual del conocimiento de la familia Trigoniidae (Mollusca; Bivalvia) en Chile. Inst. Invest. Geol., Rev. Geol. Chile, No. 8, p. 13-57, 6 láms.
- STEINMANN, G.** 1881. Zur Kenntnis der Jura- und Kreideformation von Caracoles (Bolivia). Neues Jahrb. Min. Geol. Palaeont., Beil., Vol. 1, p. 239-301, láms. 9-14.
- STEINMANN, G.** 1882. Die Gruppe der Trigoniidae Pseudoquadratae. Neues Jahrb. Min. Geol. Palaeont., Beil., Vol. 1, p. 219-227, láms. 7-9.
- STOYANOW, A.** 1949. Lower Cretaceous Stratigraphy in Southern Arizona. Geol. Soc. Am., Memoir, No. 38, 169 p., 26 láms.
- WEAVER, C.** 1931. Palaeontology on the Jurassic and Cretaceous of West Central Argentina. Univ. Washington, Memoir, No. 1, 594 p., 62 láms.

TABLA 1  
FORMAS DE STEINMANNELLA CONSIDERADAS EN EL ANALISIS DEL PRESENTE TRABAJO

EA	<i>S. erycina</i> (Philippi, 1899) [p. 66, lám. 30, fig. 3]
EB	<i>S. erycina</i> (Philippi, 1899) [p. 66, lám. 30, fig. 5-5a]
EC	<i>S. erycina</i> (Philippi, 1899) [in Haupt, 1907, p. 215, lám. 8, fig. 5a]
ED	<i>S. erycina</i> (Philippi, 1899) [in Weaver, 1931, p. 259-261, lám. 21, fig. 109]
EE	<i>S. erycina</i> (Philippi, 1899) [in Lambert, 1944, p. 379-381, lám. 8, fig. 4]
EF	<i>S. haupti</i> (Lambert, 1944) [p. 381-383, lám. 5, fig. 7-8]
NA	<i>S. aff. nodosa</i> (Sowerby, 1843) [in Burckhardt, 1900, p. 22, lám. 25, fig. 4-5]
NB	<i>S. neuquensis</i> (Burckhardt, 1903) [p. 74-75, lám. 14, fig. 5]
NC	<i>S. neuquensis</i> (Burckhardt, 1903) [in Weaver, 1931, p. 254-257, lám. 22, fig. 112]
ND	<i>S. neuquensis</i> (Burckhardt, 1903) [in Lambert, 1944, p. 383, lám. 9, fig. 5]
PL	<i>S. splendida</i> (Leanza, 1941) [p. 225-229, lám. 1, fig. 1-2]
SA	<i>S. steinmanni</i> (Philippi, 1899) [p. 64, lám. 30, fig. 1]
SB	<i>S. steinmanni</i> (Philippi, 1899) [in Lambert, 1944, p. 378-379, lám. 9, fig. 1-2]
SC	<i>S. steinmanni</i> (Philippi, 1899) [in Lambert, 1944, p. 378-379, lám. 9, fig. 3-4]
TA	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [p. 260-261, lám. 13, fig. 3]
TB	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Steinmann, 1882, p. 221-224, lám. 8, fig. 1]
TC	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Steinmann, 1882, p. 221-224, lám. 8, fig. 3]
TD	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Burckhardt, 1903, p. 73, lám. 14, fig. 1]
TE	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Philippi, 1899, p. 63-64, lám. 29, fig. 6]
TF	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Philippi, 1899, p. 63-64, lám. 29, fig. 7]
TG	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Weaver, 1931, p. 242-245, lám. 21, fig. 107]
TH	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Lambert, 1944, p. 374-377, lám. 6, fig. 1]
TI	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Lambert, 1944, p. 374-377, lám. 6, fig. 2]
TJ	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Lambert, 1944, p. 374-377, lám. 7, fig. 1-2]
TK	<i>S. transitoria curacoensis</i> Weaver, 1931 [p. 245-247, lám. 22, fig. 115]
TL	<i>S. transitoria curacoensis</i> Weaver, 1931 [p. 245-247, lám. 22, fig. 117]
TM	<i>S. transitoria curacoensis</i> Weaver, 1931 [p. 245-247, lám. 22, fig. 118]
TN	<i>S. transitoria quintucoensis</i> Weaver, 1931 [p. 248-250, lám. 23, fig. 120-121]
TO	<i>S. transitoria quintucoensis</i> Weaver, 1931 [p. 248-250, lám. 23, fig. 124]
TP	<i>S. transitoria vacaensis</i> Weaver, 1931 [p. 251-254, lám. 24, fig. 128]
TQ	<i>S. transitoria vacaensis</i> Weaver, 1931 [p. 251-254, lám. 24, fig. 129]
TR	<i>S. transitoria vacaensis</i> Weaver, 1931 [in Lambert, 1944, p. 377-378, lám. 7, fig. 3; lám. 8, fig. 1]
TS	<i>S. transitoria vacaensis</i> Weaver, 1931 [in Lambert, 1944, p. 377-378, lám. 8, fig. 2]
TT	<i>S. transitoria raimondi</i> Lisson, 1930 [p. 15-18, lám. 8, fig. 1-2]
HE	<i>S. herzogi</i> (Hausmann, 1837) [in Kitchin, 1908, p. 101-103, lám. 5, fig. 1]

TABLA 2  
EXPLICACION DE LAS SIGLAS CORRESPONDIENTES A LAS CARACTERISTICAS  
MORFOLOGICAS UTILIZADAS EN LAS FIGURAS 1-4

ard	área con surco medio.	bdc	borde dorsal suavemente convexo.
arc	área parcialmente con surco medio.	bdd	borde dorsal cóncavo en el umbo, después recto.
arf	área sin surco medio.	bpa	borde posterior truncado.
arg	área con carena media.	bpb	borde posterior débilmente convexo.
arh	área sin carena media.	bpc	borde posterior convexo.
ari	parte inferior del área igual a la superior.	bpd	borde posterior fuertemente convexo.
arj	parte inferior del área mayor que la superior.	bva	borde ventral casi recto.
ark	parte inferior del área menor que la superior.	bvb	borde ventral débilmente convexo.
arl	área con costas.	bvc	borde ventral convexo.
arm	área sin ornamentación en las proximidades del umbo.	bvd	borde ventral fuertemente convexo.
arn	área con costas entrecruzadas.	cia	carena interna distinta.
aro	área con costas en la mitad inferior.	cib	carena interna parcialmente distinta.
art	costas del área sin tubérculos.	cic	carena interna con tubérculos.
aru	área con costas transversales.	cid	carena interna con tubérculos espaciados.
arv	área con costas cóncavas hacia el extremo anterior.	cie	carena interna con tubérculos juntos.
aaa	ángulo obtuso débil entre el borde anterior y el dorsal.	cif	carena interna con tubérculos redondeados.
aab	ángulo obtuso fuerte entre el borde anterior y el dorsal.	cig	carena interna con tubérculos redondeados, posteriormente alargados.
aac	ángulo recto entre el borde anterior y el dorsal.	cih	carena interna recta.
aad	ángulo agudo entre el borde anterior y el dorsal.	cii	carena interna cóncava.
aac	ángulo casi recto entre el borde anterior y el dorsal.	cij	carena interna levemente cóncava.
apa	ángulo obtuso débil entre el borde posterior y el dorsal.	cik	ángulo de la carena interna con el borde dorsal, menor que 30°.
apb	ángulo obtuso fuerte entre el borde posterior y el dorsal.	cir	carena interna sin tubérculos.
ara	alto del área, un tercio del alto de la valva.	cma	carena marginal distinta.
arb	alto del área, un cuarto del alto de la valva.	cmb	carena marginal parcialmente distinta.
arc	alto del área, un quinto del alto de la valva.	cmc	carena marginal indistinta.
arw	área con costas oblicuas.	cmd	carena marginal con tubérculos.
arx	área con costas anchas.	cme	carena marginal sin tubérculos.
ary	área con costas medianamente anchas.	cmf	carena marginal con tubérculos espaciados.
arz	área con costas densas.	cmg	carena marginal con tubérculos juntos.
baa	borde anterior corto.	cmh	carena marginal con tubérculos alargados.
bab	borde anterior largo.	cmi	carena marginal con tubérculos redondeados.
bac	borde anterior recto.	cmj	carena marginal con tubérculos anteriores redondeados, después alargados.
bad	borde anterior débilmente convexo.	cmk	carena marginal recta.
bae	borde anterior convexo.	cml	carena marginal cóncava.
bda	borde dorsal recto.	cmm	carena marginal levemente cóncava.
bdb	borde dorsal declive.	cmn	ángulo de la carena marginal con el borde dorsal, mayor que 30°.
		cmo	ángulo de la carena marginal con el borde dorsal, menor que 30°.
		cmp	surco antecarenal en región umbonal.
		cmq	con surco antecarenal.
		cnr	sin surco antecarenal.

cms	surco antecarenal angosto.	flv	costas posteriores del flanco espaciadas.
cmt	surco antecarenal ancho.	flw	costas anteriores del flanco a espacios intermedios.
esa	escudete ancho.	flx	costas posteriores del flanco a espacios intermedios.
esb	escudete angosto.	fly	costas del flanco en ángulo agudo con la carena.
esc	escudete mediano.	flz	costas umbonales concéntricas.
esd	escudete con ornamentación total.	foa	forma subcuadrada.
ese	escudete liso en la región anterior, ornamentado posteriormente.	fob	forma subcuadrada oval.
esg	escudete con costas.	foc	forma subrectangular.
esh	escudete sin costas.	fod	forma subrectangular oval corta.
esi	costas del escudete con tubérculos.	foe	forma subrectangular oval larga.
esj	costas del escudete sin tubérculos.	lfa	flanco con costas poco numerosas (7-9).
esp	escudete con costas transversales.	lfb	flanco con costas numerosas (10-13).
esq	escudete con costas cóncavas.	lfc	flanco con costas muy numerosas (14-16).
esr	escudete con costas oblicuas.	lfe	costas umbonales oblicuas.
esv	escudete con tubérculos independientes.	mcb	carena marginal con tubérculos triangulares.
esw	escudete con tubérculos dispuestos oblicuamente.	raa	área con costas espaciadas.
esx	escudete con tubérculos paralelos al eje cardinal.	rab	área con costas regularmente dispuestas.
esx	escudete con tubérculos espaciados.	rac	área sin tubérculos en la región anterior.
esy	escudete con tubérculos continuos.	rad	área con tubérculos independientes.
esz	escudete con tubérculos redondeados.	rap	costas del área con tubérculos.
fla	flanco con costas.	rav	área con costas angostas.
flb	costas del flanco con un acodamiento.	ray	área sin costas.
flc	costas del flanco con dos acodamientos.	sea	escudete con tubérculos alargados.
fld	costas posteriores del flanco sinuosas.	seb	escudete con tubérculos grandes.
fle	costas del flanco con tubérculos grandes.	sec	escudete con tubérculos pequeños.
flf	costas del flanco con tubérculos pequeños.	sed	escudete con tubérculos redondeados y después alargados.
flg	costas del flanco con tubérculos medianos.	see	escudete con tubérculos medianos.
flh	costas del flanco con tubérculos espaciados en el umbo, después densos.	taa	tamaño pequeño.
fli	costas del flanco con tubérculos espaciados.	tab	tamaño grande.
flj	costas del flanco con tubérculos densos.	uaa	unión del borde anterior con el borde ventral, forma una curva convexa angosta.
flk	costas del flanco con tubérculos a espacios regulares.	uab	unión del borde anterior con el borde ventral, forma una curva convexa amplia.
fll	costas anteriores del flanco levemente cóncavas.	umb	umbo en posición anterior (1/4-1/6 del largo).
flm	costas posteriores del flanco levemente cóncavas.	umc	umbo en posición muy anterior.
fln	costas anteriores del flanco medianamente cóncavas.	umd	umbo prominente.
flo	costas posteriores del flanco medianamente cóncavas.	ume	umbo poco prominente.
flp	costas posteriores del flanco marcadamente cóncavas.	upa	unión borde posterior y borde ventral, en ángulo agudo.
flq	costas posteriores del flanco dicotómicas.	upb	unión borde posterior y borde ventral, en ángulo obtuso.
flr	costas del flanco en haz suelto.	upc	unión borde posterior y borde ventral, curva convexa angosta.
fls	costas del flanco en haz apretado.	upd	unión borde posterior y borde ventral, curva convexa amplia.
flt	costas posteriores del área pasan al flanco.		
flu	costas anteriores del flanco espaciadas.		

Factor (Eje) Formas	ANÁLISIS GLOBAL									PRIMER ANÁLISIS PARCIAL						SEGUNDO ANÁLISIS PARCIAL					
	1			2			3			1			2			1			2		
	COD	COR	CTR	COD	COR	CTR	COD	COR	CTR	COD	COR	CTR	COD	COR	CTR	COD	COR	CTR	COD	COR	CTR
EA	1082	319	105	-651	116	52	475	62	36												
EB	1136	306	113	199	9	5	528	66	43												
EC	1431	431	176	381	30	17	391	74	53												
ED	901	202	76	706	124	63	213	11	8												
EE	800	177	61	401	44	21	-280	22	13												
EF	685	140	46	154	7	3	326	32	19												
HA	624	87	37	786	139	80	-1079	262	197	556	62	41	-1872	711	501						
HB	553	78	25	424	50	22	-1120	346	200	647	112	58	-1262	442	222						
HC	-390	53	15	6	0	0	269	25	12	-235	22	7	130	7	2	350	56	36	-254	30	23
HD	209	15	4	-513	52	36	330	38	19	379	101	47	290	25	13						
PL	-160	7	2	-95	2	1	-300	24	15	118	4	2	235	14	8						
SA	303	45	8	-734	263	66	-189	17	6	890	292	100	144	8	3						
SB	-46	1	0	-553	129	39	-961	301	153	566	144	42	223	22	7						
SC	-47	1	0	-550	132	39	-969	407	159	573	153	44	207	20	6						
TA	-618	133	38	214	16	6	155	8	4	-541	116	41	144	8	3	31	1	0	205	24	14
TB	-475	171	22	213	34	6	42	1	0	-379	125	20	31	1	0	-62	4	1	123	15	8
TC	-118	11	1	-664	357	59	-65	4	1	451	183	28	404	147	24						
TD	452	74	20	-927	314	115	86	3	1	1252	432	217	230	17	9						
TE	-242	42	6	-281	56	11	288	59	14	15	0	0	260	49	9	1321	715	535	-463	88	40
TF	-22	0	0	-673	243	61	97	5	2	443	112	27	464	123	32						
TG	-545	129	29	244	26	8	84	3	1	-461	103	29	43	1	0	-441	124	60	360	91	53
TH	-281	61	8	-148	17	3	172	23	5	-95	8	1	256	55	10	349	98	37	188	28	13
TI	-415	73	16	233	23	7	76	2	1	-379	66	19	-49	1	0	358	70	38	544	163	106
TJ	-592	228	35	356	82	17	19	0	0	-500	195	35	-49	2	0	12	0	0	336	115	42
TK	-502	153	24	92	5	1	25	0	0	-411	107	22	191	23	5	-203	27	12	574	215	115
TL	-322	47	10	-603	163	47	128	7	5	155	12	3	473	114	32						
TM	-192	25	4	-696	330	64	197	26	7	276	56	10	535	210	42						
TN	-573	185	31	402	91	21	123	8	3	-561	208	42	-53	2	0	-102	11	3	325	106	38
TO	-611	228	37	249	35	8	89	5	1	-491	178	34	44	1	0	62	4	1	223	48	18
TP	-163	21	2	484	153	29	80	5	1	-383	113	19	-382	113	20	-509	261	74	-571	329	112
TQ	122	11	1	564	226	39	76	4	1	-411	116	21	-462	148	29	-516	260	78	-689	448	160
TA	238	36	5	429	119	22	127	10	3	-442	114	25	-229	31	7	-493	204	68	-482	196	79
TS	476	174	21	379	110	18	97	7	2	-512	238	34	-69	4	1	-397	212	46	-150	30	8
TT	268	39	6	356	68	15	286	44	13	-416	97	21	-254	56	9	214	34	12	-608	274	122
HE	-360	65	2	22	0	0	169	14	5	-323	55	14	177	16	4	-78	4	2	165	16	10

Valor propio	0.30229932	0.22286916	0.17037827	0.25839669	0.24114442	0.19928561	0.16522992
% Varianza	12.488	9.207	7.038	12.362	11.536	14.329	11.880
% Varianza acumulada	12.488	21.795	28.733	41.095	52.631	67.960	79.840

COD coordenadas al eje  
 COR correlaciones elevadas al cuadrado  
 CTR contribuciones relativas de cada uno de los formas a los componentes o factores

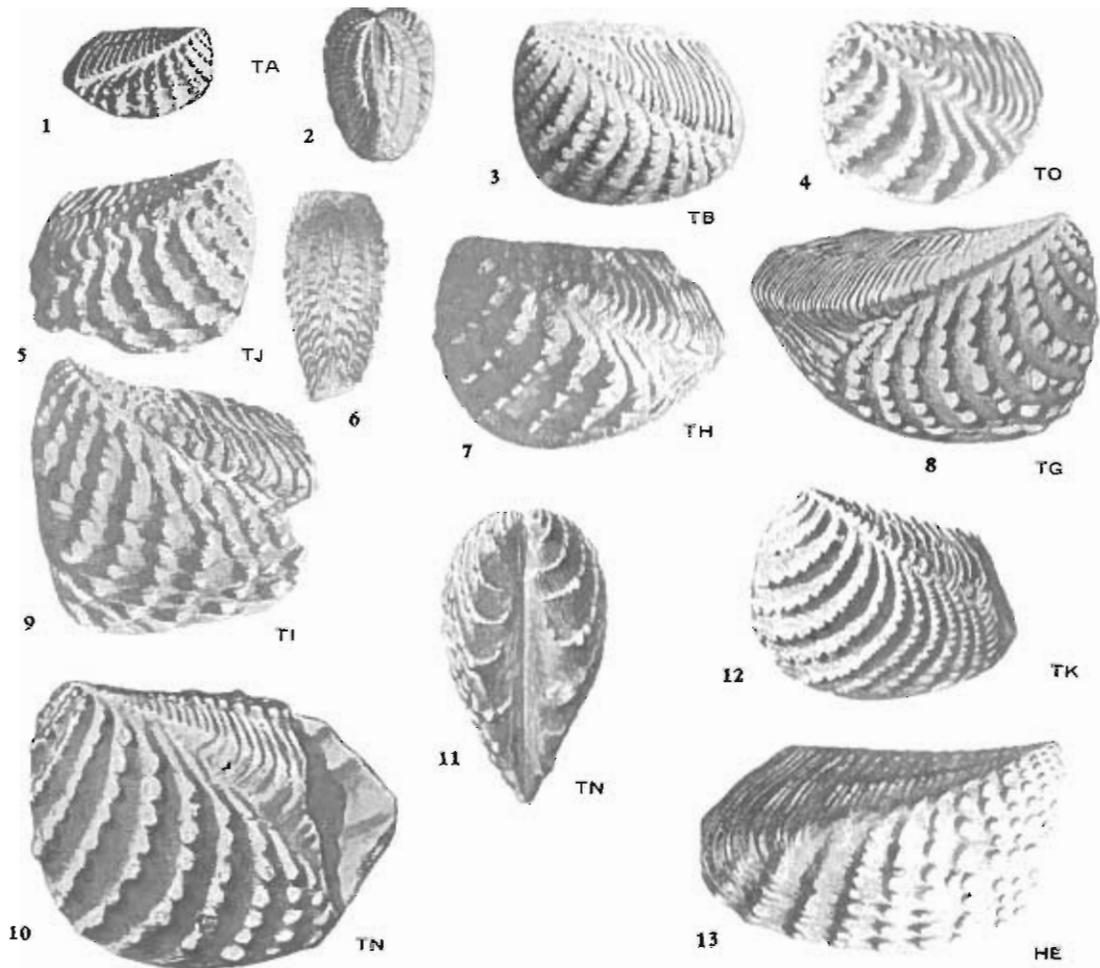
TABLA 3. Resultados del análisis factorial de correspondencias de 35 formas sudamericanas del género *Steinmannella*, basados en 199 caracteres morfológicos.

## LÁMINA I

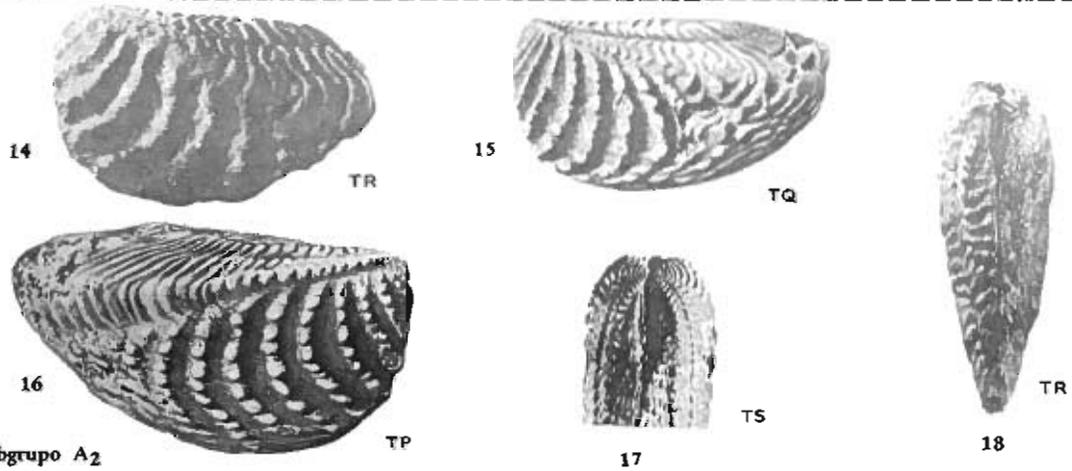
(Todas las figuras x 0.4)

Figuras	Subgrupo $A_1$	Formas*
1-2	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [p. 260-261, lám. 13, fig. 3].	TA
3	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Steinmann, 1882, p. 221-224, lám. 8, fig. 1].	TB
4	<i>S. transitoria quintucoensis</i> Weaver, 1931 [p. 248-250, lám. 23, fig. 124].	TO
5-6	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Lambert, 1944, p. 374-377, lám. 7, fig. 1-2].	TJ
7	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Lambert, 1944, p. 374-377, lám. 6, fig. 1].	TH
8	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Weaver, 1931, p. 242-245, lám. 21, fig. 107].	TG
9	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Lambert, 1944, p. 374-377, lám. 6, fig. 2].	TI
10-11	<i>S. transitoria quintucoensis</i> Weaver, 1931 [p. 248-250, lám. 23, fig. 120-121].	TN
12	<i>S. transitoria curucoensis</i> Weaver, 1931 [p. 245-247, lám. 22, fig. 115].	TK
13	<i>S. herzogi</i> (Hausmann, 1837) [in Steinmann, 1882, p. 220-221, lám. 7, fig. 1].	HE
Subgrupo $A_2$		
14	<i>S. transitoria vacuensis</i> Weaver, 1931 [in Lambert, 1944, p. 377-378, lám. 7, fig. 3].	TR
15	<i>S. transitoria vacuensis</i> Weaver, 1931 [p. 251-254, lám. 24, fig. 129].	TQ
16	<i>S. transitoria vacuensis</i> Weaver, 1931, [p. 251-254, lám. 24, fig. 128].	TP
17	<i>S. transitoria vacuensis</i> Weaver, 1931 [in Lambert, 1944, p. 377-378, lám. 8, fig. 2].	TS
18	<i>S. transitoria vacuensis</i> Weaver, 1931 [in Lambert, 1944, p. 377-378, lám. 8, fig. 1].	TR
Subgrupo $A_3$		
19-20	<i>S. transitoria raimondi</i> (Lisson, 1930) [p. 15-18, lám. 8, fig. 1-2].	TT
21	<i>S. neuquensis</i> (Buckhardt, 1903) [in Weaver, 1931, p. 254-257, lám. 22, fig. 112].	NC
22	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Philippi, 1899, p. 63-64, lám. 29, fig. 6].	TE
-----		
23	<i>S. splendida</i> (Lanza, 1941) [p. 225-299, lám. 1, fig. 1].	PL

\* Las siglas corresponden a las utilizadas para designar las formas en figuras, tablas y texto.



Subgrupo A<sub>1</sub>



Subgrupo A<sub>2</sub>



Subgrupo A<sub>3</sub>

LAMINA II

(Todas las figuras x 0.4)

Figuras	Subgrupo B <sub>1</sub>	Formas*
1-2	<i>S. haupti</i> (Lambert, 1944) [p. 381-383, lám. 5, fig. 7-8].	EF
3	<i>S. erycina</i> (Philippi, 1899) [in Lambert, 1944, p. 379-381, lám. 8, fig. 4].	EE
4	<i>S. erycina</i> (Philippi, 1899) [in Weaver, 1931, p. 259-261, lám. 21, fig. 109].	EO
5	<i>S. erycina</i> (Philippi, 1899) [p. 66, lám. 30, fig. 3].	EA
6-7	<i>S. erycina</i> (Philippi, 1899) [p. 66, lám. 30, fig. 5-5a].	EB
8	<i>S. erycina</i> (Philippi, 1899) [in Haupt, 1907, p. 215, lám. 8, fig. 5a].	EC
Subgrupo B <sub>2</sub>		
9	<i>S. neuquensis</i> (Burckhardt, 1903) [p. 74-75, lám. 14, fig. 5].	NB
10-11	<i>S. aff. nodosa</i> (Sowerby, 1843) [in Burckhardt, 1900, p. 22, lám. 25, fig. 4-5].	NA
Subgrupo C <sub>1</sub>		
12-13	<i>S. steinmanni</i> (Philippi, 1899) [in Lambert, 1944, p. 378-379, lám. 9, fig. 1-2].	SB
14-15	<i>S. steinmanni</i> (Philippi, 1899) [in Lambert, 1944, p. 378-379, lám. 9, fig. 3-4].	SC
Subgrupo C <sub>2</sub>		
16	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Steinmann, 1882, p. 221-224, lám. 8, fig. 3].	TC
17	<i>S. transitoria curacoensis</i> Weaver, 1931 [p. 245-247, lám. 22, fig. 118].	TM
18	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Philippi, 1899, p. 63-64, lám. 29, fig. 7].	TF
19	<i>S. transitoria curacoensis</i> Weaver, 1931 [p. 245-247, lám. 22, fig. 117].	TL
Subgrupo C <sub>3</sub>		
20	<i>S. steinmanni</i> (Philippi, 1899) [p. 64, lám. 30, fig. 1].	SA
21	<i>S. neuquensis</i> (Burckhardt, 1903) [in Lambert, 1944, p. 383, lám. 9, fig. 5].	NO
22	<i>S. transitoria</i> (Steinmann, 1881) [in Burckhardt, 1903, p. 73, lám. 14, fig. 1].	TO

\* Las siglas corresponden a las utilizadas para designar las formas en figuras, tablas y texto.

