

Análisis morfométrico en *Mytilus edulis*: una herramienta para el análisis de los sitios concheros y la arqueología de la Costa Patagónica

 Patricia A. Lobbia*

Recibido:
15 de marzo de 2015

Aceptado:
24 de noviembre de 2016

Resumen

La fragmentación es uno de los procesos tafonómicos más importantes en las asociaciones arqueomalacológicas. La gran cantidad de material fragmentado introduce sesgos que afectan la interpretación de los procesos de formación, conservación de los depósitos y las estrategias de subsistencia de los grupos humanos. El objetivo de este trabajo es analizar el proceso de fragmentación de *Mytilus edulis*, en el sitio PE 133, poniendo a prueba la morfometría como herramienta de estudio. Los resultados obtenidos demostraron que no se puede establecer una relación entre el tamaño de las valvas y el grado de fragmentación. Esto indicaría que la fragmentación depende de las características propias del molusco donde el espesor, forma y la composición química son más determinantes que el tamaño del individuo, el tipo de sedimento y la historia de formación del depósito. Finalmente, la fragmentación introduce sesgos en los análisis de longitud de los individuos, es así que, en este contexto las ecuaciones morfométricas se convierten en herramientas de gran utilidad que permiten incorporar en los análisis aquellos individuos fragmentados disminuyendo los sesgos que este proceso produce.

Palabras clave

Mytilus edulis
Fragmentación
Morfometría
Arqueomalacología
Costa patagónica

Morphometric analysis of *Mytilus edulis*: a tool for analysing shell middens and Patagonian Coastal archaeology

Abstract

Fragmentation is one of the most important taphonomic processes in archaeomalacological assemblages. The quantity of fragmented malacological material introduces biases that affect the interpretation of formation processes, shell midden preservation and human gathering strategies. In this paper we analyze the process of *Mytilus edulis* fragmentation at the PE 133 site, thereby presenting a methodology for studying archaeomalacological assemblages. The results show that no relationship could be established between shell size and the degree of fragmentation. This demonstrates that fragmentation depends on the mollusk characteristics. Therefore, shell thickness, shape and chemical composition, are more important than the size of the individual,

Keywords

Mytilus edulis
Fragmentation
Morphometry
Archaeomalacology
Coastal Patagonia

* CONICET - IDACOR - Laboratorio de Zooarqueología y Tafonomía de Zonas Áridas, Museo de Antropología, Facultad de Filosofía y Humanidades, UNC. Avenida Hipólito Yrigoyen 174 (CP 5000) Córdoba, Argentina. E-mail: plobbia@ffyh.unc.edu.ar

the type of sediment, or site formation history. Finally, fragmentation introduces bias into shell length analysis, so that morphometric equations are a useful tool that permits us to study fragmented individuals, resulting in a decrease in fragmentation bias.

Introducción

Los sitios concheros constituyen una fuente de material de estudio de gran importancia desde el siglo XIX. Si bien, el desarrollo de la arqueomalacología no ha sido homogéneo en todo el mundo, podemos establecer que los principales objetivos de estos estudio se centraron históricamente, en los procesos de formación de sitios, en la reconstrucción de las economías de subsistencia y en la determinación del rol de las costas y la movilidad de los grupos humanos (Claassen 1982; Lightfoot y Cerrato 1989; Muckle 1985; Parkington 1972; Perlman 1980; Stone 1995; Sullivan 1993; Waselkov 1987; Yesner 1980). Sin embargo, en las últimas décadas ha cobrado importancia el estudio del impacto de los grupos humanos sobre los ambientes costeros. Se busca establecer las interacciones que tuvieron con estos ecosistemas y para ello se plantean preguntas vinculadas con la sobreexplotación y la conservación de los recursos (Blackburn y Anderson 1993; Broughton 2002, 1994; Claassen 1998; Erlandson y Rick 2008; Erlandson *et al.* 2004; Whitaker 2008).

Los métodos tradicionalmente empleados para el abordaje del impacto de las actividades humanas sobre los ecosistemas costeros se centraron en la estimación del tamaño/abundancia a través de los análisis métricos y la cuantificación (MNI ó Peso). Por ejemplo, una disminución en el tamaño de los individuos y cambios en su abundancia pueden constituir una evidencia de sobreexplotación (Koike 1986; Quitmyer y Reitz 2006; Milner *et al.* 2007). Sin embargo, en el siglo XXI la arqueomalacología comienza una nueva etapa que apunta a un abordaje de una problemática ya no centrada únicamente en la cuantificación de la abundancia sino que apunta a una ampliación en la gama de técnicas empleadas y en una complementariedad de métodos utilizados que apuntan a resolver problemas metodológicos (Andrus 2011; Faulkner 2010; Hammond 2014).

Esta complejización en las técnicas responde a uno de los principales problemas que presenta el análisis de los depósitos: la conservación del material. Los moluscos sufren procesos posdeposicionales que afectan su integridad ya que, si bien las valvas resultan relativamente resistentes a los agentes físicos y químicos, también son frágiles (Orquera y Piana 2000). En consecuencia, los zooarqueólogos que trabajan con concheros no solo tienen que lidiar con la gran cantidad de material en los sitios sino también con una alta proporción de moluscos fragmentados (Giovas 2009).

La fragmentación entendida como la separación física en dos o más partes de una valva (bivalvo) o concha (gasterópodo), es el resultado de múltiples factores (Muckle 1985). Puede ser provocada por agentes biológicos, geológicos, físicos o químicos (Gutiérrez-Zugasti 2011). De esta manera, al mismo tiempo que brinda información importante para el análisis de los procesos de formación de los sitios también constituye un obstáculo para abordar preguntas derivadas de las economías de subsistencia al generar la pérdida de información con consecuencias negativas para la identificación y cuantificación del material, así como para la valoración del conjunto malacológico en su totalidad (Faulkner 2010; Gutiérrez-Zugasti 2011, Jerardino y Navarro 2008; Mowat 1994; Muckle 1985; Sullivan 1993; Wolverton *et al.* 2009).

Por otro lado, al problema de la cuantificación e identificación también se le sumaron problemas de la estimación del tamaño de los individuos, principalmente la medida del largo. Conocer las dimensiones de los moluscos es fundamental para poder discutir el potencial alimenticio de este recurso y determinar si hubo selectividad al momento de

la recolección (Orquera y Piana 2000). Además, posibilita realizar inferencias sobre la sobreexplotación y las características de los ecosistemas de donde se obtuvo el recurso (Campbell 2008; Jerardino 1997). Por otra parte, si nos centramos en los análisis de conservación, la estimación del largo total permite establecer si existe relación entre la longitud y la probabilidad de conservación.

El tamaño de las valvas se determina tradicionalmente a partir de individuos enteros encontrados en los sitios. Sin embargo, estos valores pueden estar introduciendo sesgos, ya que en la mayoría de los casos, los individuos completos representan el menor porcentaje de las muestras de los sitios. Además, como plantean Jerardino y Navarro (2008), esta metodología genera sesgos porque el cálculo de los valores medios de la longitud se ven afectados por factores tafonómicos, inclinándose hacia aquellos tamaños con mejor conservación.

Para algunos autores (Jerardino *et al.* 1998, Jerardino *et al.* 2008) esta problemática se solucionaría o sería compensada en mayor medida, con el aumento de la cantidad y el esfuerzo del muestreo en busca de incrementar, a cifras estadísticamente significativas, el número de muestras enteras. Sin embargo, de acuerdo con Zuschin *et al.* (2003) aumentar el tamaño de la muestra no resolvería el problema ya que, la fragmentación depende de una multiplicidad de factores (ver Gutiérrez-Zugasti 2011), siendo la resistencia de cada especie (determinada por la forma, el tamaño, la ornamentación, el grosor y la microestructura) y no el tamaño de cada individuo lo que determina su fragmentación.

En este contexto, los análisis morfométricos han comenzado a crecer en popularidad en los últimos años, al permitir la reconstrucción del tamaño de los individuos a partir de fragmentos de valvas que conservan una región diagnóstica. Sin embargo, aunque la utilidad y confiabilidad de las ecuaciones morfométricas ya han sido reconocidas y aplicadas a reconstrucciones arqueológicas a lo largo de las costas del sur del Pacífico (Jerardino *et al.* 1992; Oliva y Castilla 1992), de América del Norte (Bell 2009; Radnklev *et al.* 2009; Whitaker 2008), de Sudáfrica (Jerardino 1997; Jerardino y Navarro 2008; Jerardino *et al.* 2001, entre otros) y de Australia (Faulkner 2010) es una técnica que apenas ha comenzado a explorarse, incluso en estos países.

En la Argentina, en las últimas décadas se observa un crecimiento en los estudios arqueomalacológicos en la región patagónica (Favier Dubois y Borella 2007; Hammond y Zubimendi 2013; Orquera y Piana 1999, 2000, 2001; Santiago *et al.* 2013; Zubimendi y Hammond 2009, Hammond 2014, entre otros). Las diferentes investigaciones presentan como factor común la caracterización de los sitios, el análisis tafonómico y el avance en el entendimiento del uso de los espacios costeros. Sin embargo, en los últimos años las temáticas de investigación reflejan que se han comenzado a abordar los depósitos de moluscos desde otra perspectiva. En ese sentido se analizan problemáticas metodológicas vinculadas con la cuantificación, se busca entenderla variabilidad intra e intersitio y se explota la aplicabilidad de nuevas técnicas que buscan fortalecer los análisis de los sitios de tipo conchero (Hammond 2013, 2014; Lobbia 2012; Zubimendi 2012). No obstante, en lo que respecta a las economías de subsistencia y a la reconstrucción de la dieta, las metodologías utilizadas siguen siendo aquellas centradas en los análisis biométricos de las valvas enteras sin abordar los sesgos que la fragmentación genera en estos análisis.

Considerando que hasta el momento, a pesar de los avances en el estudio de la problemática, poco se conoce sobre la relación entre fragmentación/tamaño, sobreexplotación y sus efectos en la interpretación de los sitios concheros el objetivo de este trabajo es avanzar, mediante el uso de la morfometría, en el análisis del proceso de fragmentación de *Mytilus edulis*, aportando información que permita profundizar la discusión sobre

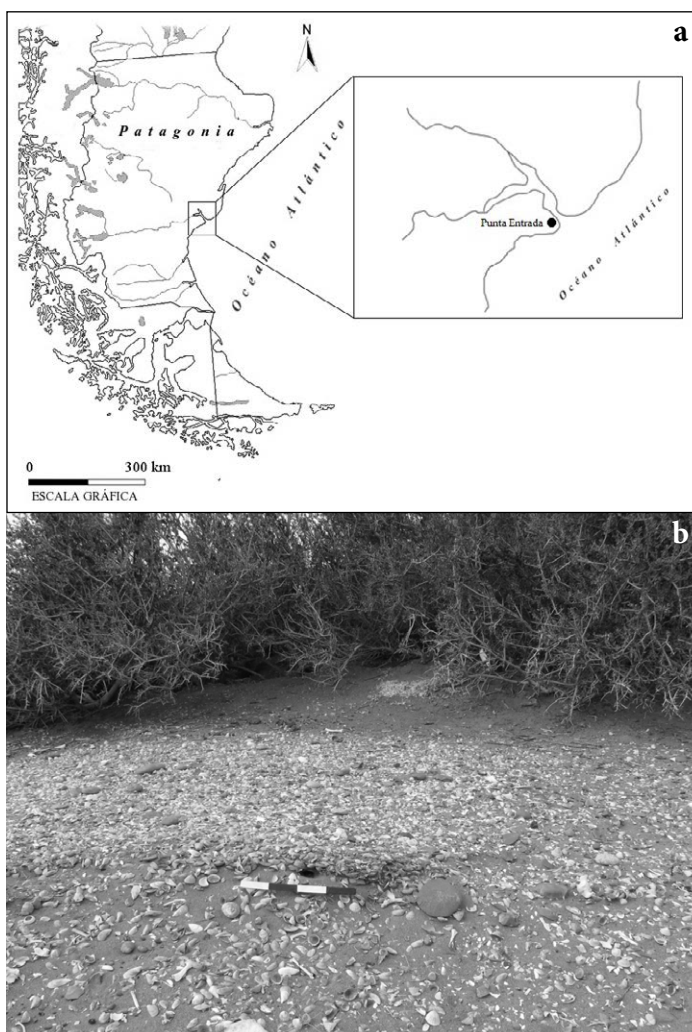


Figura 1. a) ubicación de Punta Entrada (Santa Cruz, Argentina); b) vista general del sitio.

algunos problemas de investigación vinculados con la fragmentación no solo para el área de estudio sino para otros sectores de la costa patagónica.

Descripción ambiental y ecológica

El sitio de estudio corresponde a localidad arqueológica Punta Entrada (PE) ubicada en la margen sur de la desembocadura del río Santa Cruz (Departamento Corpen Aike, Santa Cruz, Argentina) (Figura 1a). Punta Entrada es un territorio de acreción marino litoral que se caracteriza por ser una zona de acreción marina enmarcada por un acantilado inactivo, separada por amplios cañadones (Del Valle y Kokot 1998). Está constituida por una serie de playas de cordones litorales gravoarenosos con una altimetría máxima de unos 14 m con sectores cubiertos por médanos activos, otros por semiestabilizados y también por inactivos (Ercolano 2012). El sector de la playa de PE se caracteriza por abundantes sitios arqueológicos y un dominio de depósitos de tipo conchero a cielo abierto en distinto grado de integridad (Muñoz *et al.* 2009). Dado los procesos erosivos actuantes en la zona, quedan expuestos y continúan exponiéndose una gran cantidad de material arqueológico (Muñoz *et al.* 2013).

Punta Entrada presenta una vegetación típica de la estepa arbustiva baja con escaso estrato arbóreo (Bayer y Petryna 2011), compuesta por mata negra (*Junelliatridens*), mata torcida (*Nardophyllum obtusifolium*), molles (*Schinus molle*), calafates (*Berberis sp.*) y coirones (*Festuca sp.*, *Stipa sp.* y *Poa sp.*) (Oliva *et al.* 2001). En cuanto a la fauna marina, específicamente a los moluscos, las especies que habitan las costas de PE pertenecen a la Provincia Biogeográfica Magallánica que al norte limita con el sur del Golfo San Matías y llega hasta el sur de la Argentina (Aguirre y Farinati 1997; Balech y Ehrlich 2008).

Entre los mitílidos que se pueden encontrar en la zona, *Mytilus edulis* es una de las especies más abundantes en el meso e infralitoral. Se encuentra formando grandes bancos adheridos a gránulos, gravas o conchas constituyendo a menudo franjas paralelas a la costa a diferentes rangos de profundidad (Zaixso *et al.* 2015). Estas valvas fijadas sirven a su vez como sustrato de fijación para otros mejillones como *Brachidontes purpuratus*, *B. rodriguezii*, *Aulacomya atra*, pudiendo con esta última, formar bancos mixtos (Zaixso 2004).

Es una especie de sexo separados alcanzando la madurez sexual el primer año de vida (aproximadamente a los 30 mm de longitud) (Morsan 2007). El desarrollo reproductivo ocurre durante la primavera, mientras que la freza (desove de células reproductivas) se observa principalmente durante el verano, permaneciendo luego los individuos en reposo sexual hasta la próxima primavera (Gray *et al.* 1997).

La estructura poblacional de los bancos presenta características interesantes ya que, debido a su comportamiento gregario se forman poblaciones con una estructura etaria variada (Brey y Gage 1997). Se disponen como metapoblaciones, con subpoblaciones locales donde los individuos adultos sedentarios se ubican en el centro de los bancos y son rodeados por los de menor tamaño y larvas que se van sumando, pudiéndose encontrar individuos desde 1 a 7 cm o más (Hunt y Scheibling 1998; Seed 1969).

Entre sus principales depredadores encontramos a la estrella *Anasterias minuta* y el caracol *Trochus geversianus*.

Materiales y métodos

Los materiales estudiados provienen de la localidad arqueológica Punta Entrada del depósito PE 133 que consiste en un conchero de morfología chata, ubicado a 20 m de la costa atlántica. El conchero apoya sobre sedimento arenoso y se encuentra en proceso de exposición por agentes erosivos (Figura 1 b). Un fechado radiocarbónico sobre carbón vegetal arrojó una edad de 1600 ± 90 AP (GX-33095) para el mismo (Muñoz *et al.* 2009). Las muestras analizadas en el presente trabajo corresponden a la cuadrícula B3 (1x1m), siendo la superficie total recolectada de 18 m². Para los análisis morfométricos de relación entre las partes se trabajó con el material de recolección del año 2010 y 2011 y para los análisis de identificación, cuantificación y estimación del tamaño con material proveniente solo de la campaña 2011.

Identificación y cuantificación

Se trabajó con 445 valvas arqueológicas de *Mytilus edulis*. Las muestras fueron identificadas al máximo nivel taxonómico posible siguiendo la nomenclatura de Aguirre y Farinati (2000) y la base de datos del Sistema de Información Taxonómica Integrado (ITIS, por sus siglas en inglés). Para su cuantificación se procedió a analizar, en primera instancia, su estado de conservación y se clasificaron las conchas en categorías: Valva Entera (VE) o Fragmento Identificable (FI). Se considera valva entera a todas aquellas

que conserven más del 90% de la pieza y que presenten el elemento diagnóstico individual, es decir el Elemento No Repetitivo (ENR) (Mason *et al.* 1998). Todo fragmento de concha que conserve menos del 90% y que tenga presente el ENR se considera FI. La cuantificación se realizó por medio del cálculo del Número de Fragmento Identificable (NISP) y el Número Mínimo de Individuos (NMI) para cada especie. En el caso de bivalvos, el NMI se calculó sumando las valvas de acuerdo a la lateralidad, VE y FI derecho, por un lado, y las VE y los FI izquierdo, por otro. En consecuencia se toma como NMI el valor más alto (Zubimendi y Hammond 2009).

Análisis morfométrico

La morfometría consiste en la aplicación de análisis estadísticos para determinar la relación existente entre las longitudes de diferentes partes de los moluscos (largo, ancho, largo del umbo, inserción muscular, etc.) y a partir de las ecuaciones derivadas del ajuste que presenten estas relaciones, estimar la longitud total del individuo. Para este trabajo se consideraron las medidas de largo y ancho de la valva, largo del ligamento (Claassen 1998: 109) y además, se seleccionó la medida del largo del umbo. Esta última medida fue seleccionada a partir de conocimientos previos sobre los patrones de fracturas de las valvas encontradas en los sitios arqueomalacológicos y considerando que el umbo es la región de la valva que mayor porcentaje de conservación presenta (Faulkner 2010).

Para el análisis de la existencia de relación entre las diferentes partes de la valva se trabajó con 259 valvas arqueológicas enteras de *Mytilus edulis*. De las valvas se tomaron fotografías digitales y se utilizó el programa Image J (precisión de 0,01 mm) para las mediciones morfométricas

Los datos obtenidos fueron procesados a través del programa estadístico SPSS 15.0 (SPSS Inc.). Se realizaron pruebas de normalidad y homogeneidad de varianza y se realizaron regresiones lineales para determinar los parámetros morfométricos.

Una vez calculados los parámetros se procedió a la estimación de la longitud total de los individuos fragmentados, para ello se utilizaron las ecuaciones morfométricas obtenidas a partir de las muestras control (ver Tabla 2). A los valores obtenidos se le realizaron análisis estadísticos descriptivos (media, desvío estándar, máximo y mínimo).

Análisis de la fragmentación

Para el análisis de fragmentación se consideraron tres grados diferentes. Grado 0: valva entera (> 90% de la concha), grado 1: entre el 90-50% de la valva y grado 2: < del 50% de la valva. A estos resultados se le realizaron pruebas de normalidad y homogeneidad de varianza y se aplicaron análisis estadísticos descriptivos.

Resultados

Composición taxonómica

En la cuadrícula B3 del sitio PE 133 se registró la presencia de 8 especies de moluscos (4 bivalvos y 4 gastrópodos) representados en gran cantidad. Como se observa en la Tabla 1, predominan los mitílidos, especialmente *Mytilus edulis*, seguido por *Brachidontes purpuratus* y *B. rodriguezi*. En menor proporción se han registrado los gastrópodos, de los cuales las lapas (*Nacella magallanica*) son las más numerosas. En menor medida encontramos *Adelomelon sp.* (2,26%) y *Trophon sp.* con 1,13 %, el resto de las otras especies se encuentran representado con porcentajes menores al 1%.

Especie	%NMI Sitio PE 133
Bivalvos	
<i>Mytilus edulis</i>	84,53
<i>Brachidontes purpuratus</i>	6,04
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	1,51
<i>Aulacomya atra</i>	0,38
Gasterópodos	
<i>Nacella magallanica</i>	3,77
<i>Adelomelon sp.</i>	2,26
<i>Trophon sp.</i>	1,13
<i>Shiponaria lessoni</i>	0,38

Tabla 1. Composición taxonómica y porcentaje de NMI del sitio PE 133, cuadrícula B3.

Análisis morfométrico

A partir de las medidas tomadas de las valvas arqueológicas enteras (largo y ancho de la valva y largo del ligamento y del umbo) se realizaron regresiones lineales para determinar la relación existente entre la longitud total y el resto de las medidas. Los resultados obtenidos se pueden observar en la Figura 2. Se obtuvo un valor alto ($r^2 \geq 0,8$) de coeficiente de determinación para el ancho de la valva y largo del ligamento y un buen valor ($r^2: 0,6$) para el umbo. A partir de estos análisis de regresión se calcularon las ecuaciones morfométricas que mejor se ajustan a la curva para cada uno de las mediciones. Como se ha obtenido en estudios previos (Bell 2009; Jerardino y Navarro 2008 p: 1025; Faulkner 2010 p: 1944,), se observa que el modelo que mejor se ajusta a la curva es el de regresión lineal ($y = a + bx$) (Figura 2). Los parámetros (a y b) y el coeficiente de determinación (r^2) para cada medida se pueden observar en la Tabla 2.

Estos resultados estarían indicando que se puede estimar la longitud total de la valva a partir del valor del ancho y el largo del ligamento o el umbo. Así de esta manera a partir de las ecuaciones obtenidas se calcularon las longitudes totales de las valvas fragmentadas.

En la Figura 3 se pueden observar la composición del sitio PE 133 a partir de las longitudes totales considerando sólo las valvas enteras (VE) y la composición a partir de la suma entre las VE y la longitud estimada para FI. De los análisis realizados se desprende que si se consideran sólo las VE hay una predominancia de valvas de 4 y 5 cm (36,96%), seguida por las de 6 cm (15,22%) y finalmente de 3 cm (10,87%) y un menor rango de tamaños representados. Pero, si consideramos la longitud a partir de la totalidad de las valvas (VE +FI) la representación de los tamaños cambia. Si bien siguen siendo las valvas de 4 cm las más abundantes (37,27%) son seguidas por las de 5 cm (30,97%) y las de 3 cm (14,44%), observándose un rango de tamaño entre 2 y 8 cm.

Los valores medios de las longitudes calculadas a partir de las ecuaciones morfométricas no difieren significativamente entre los obtenidos a partir de VE y VE +FI obteniéndose un valor medio de la longitud de $(4,85 \pm 1,06)$ cm, con un mínimo de 2,20 cm y un máximo de 9,13 cm.

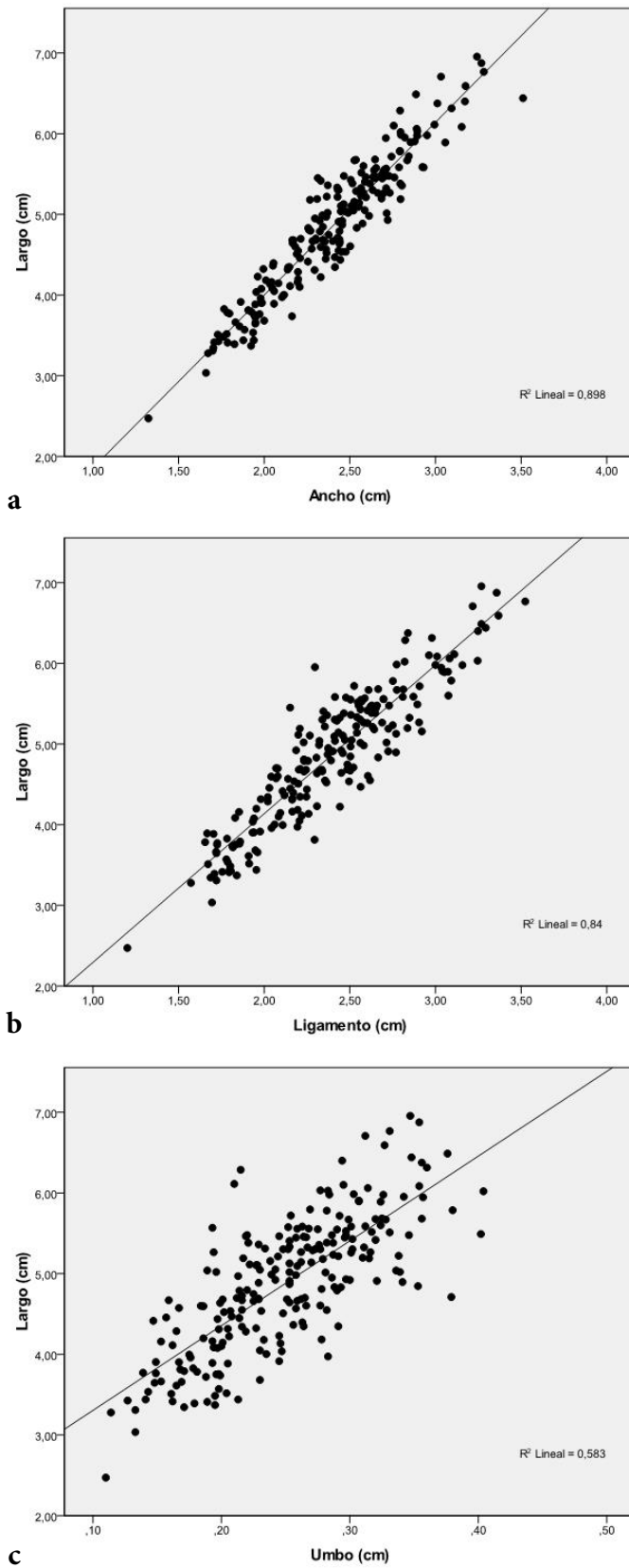


Figura 2. a) regresión lineal entre el largo de la valva y el ancho; b) regresión lineal entre el largo de la valva y el ligamento; c) regresión lineal entre el largo de la valva y el umbo en valvas de *Mytilus edulis*.

Medida de la Variable (x= dependiente)	N	Mínimo	Máximo	Media	SD	a	B	r	r ²
Largo de la valva	259	2,47	6,96	4,839	0,853				
Ancho de la valva	259	1,32	3,51	2,39	0,375	0,371	0,417	0,950	0,90
Largo del ligamento	259	1,20	3,52	2,377	0,423	0,179	0,454	0,914	0,84
Largo umbo	224	0,11	0,4	0,248	0,06	-0,22	0,056	0,779	0,600

Tabla 2. Parámetros de las ecuaciones morfométricas para la estimación de la longitud de las valvas a partir de diferentes medidas de las valvas.

Fragmentación

En cuanto al proceso de fragmentación, observamos que el sitio PE 133 presenta un alto porcentaje del material fragmentado, conservándose solo el 11% de las valvas enteras. Si consideramos que el 77% del material fragmentado presenta grado 2 de fragmentación, esto nos estaría indicando que la conservación del material es baja para este sitio.

A partir de la estimación de la longitud total de las valvas FI se observó que no existe relación entre el tamaño del individuo y el grado de fragmentación del mismo. Sin embargo, se observó fragmentación de grado 2, desde los 2 cm hasta los 8 cm, con porcentajes superiores al 60%, valores menores del 20% para el grado 1, entre 2 y 6 cm, y grado 0 (valvas enteras) desde los 3 a los 6 cm (Figura 5).

Discusión y conclusiones

A partir de los resultados obtenidos quedó demostrada la utilidad de la morfometría para estimar la longitud total de *Mytilus edulis* a partir de la medida del largo del ligamento, del ancho o del largo del umbo de las valvas. Por medio de esta técnica se pudo incorporar al análisis el 77% de las valvas fragmentadas, pudiéndose analizar el tamaño del 91,86% del total del material muestreado. Comprobamos de esta manera que la morfometría permite mejorar el análisis en aquellos sitios altamente fragmentados. Estos resultados permiten reafirmar la utilidad de esta técnica ya probada en trabajos recientes basados en análisis de medidas de valvas o conchas enteras en diferentes especies de bivalvos y gasterópodos de América del Norte, Sudáfrica, Portugal y Australia (Bell 2009; Faulkner 2010; Jerardino *et al.* 2001; Jerardino y Navarro 2008; Whitaker 2008) y sumar de esta manera una nueva región e incorporar una nueva especie a la que se puede aplicar la técnica y una nueva metodología para la arqueología de la Patagonia.

Del análisis de las longitudes de los individuos antes y después de la aplicación de las ecuaciones morfométricas comprobamos que la fragmentación genera sesgos en los resultados. Es importante resaltar que 89% del material se encontraba fragmentado, siendo un tamaño muestral muy pequeño el que se encontraba completo. La incorporación de las valvas fragmentadas a los análisis modificó no sólo el rango de tamaños presentes en el sitio sino también los porcentajes de los tamaños más representativos. En primera instancia se observó la predominancia de valvas de 4 y 5 cm y 6 cm. Luego de incorporar las valvas fragmentadas, se registró mayor abundancia de valvas de 4 cm seguidas por 5 cm y en tercer lugar 3 cm. Si tenemos en consideración el aporte calórico por individuo y que, un individuo de 4 cm aporta aproximadamente 1,45 Kcal, uno de 5 cm 1,81 Kcal y uno de 6 cm 2,17 Kcal (los valores fueron calculados a partir de los datos de Orquera y Piana 1999), la incorporación de especímenes más grandes o más pequeñas en mayor porcentaje modificaría el aporte nutricional y el rendimiento energético que estos moluscos proporcionaron a los grupos humanos. Es por ello que no basta con conocer solo el tamaño de los moluscos que se conservan enteros si no que es necesario conocer también

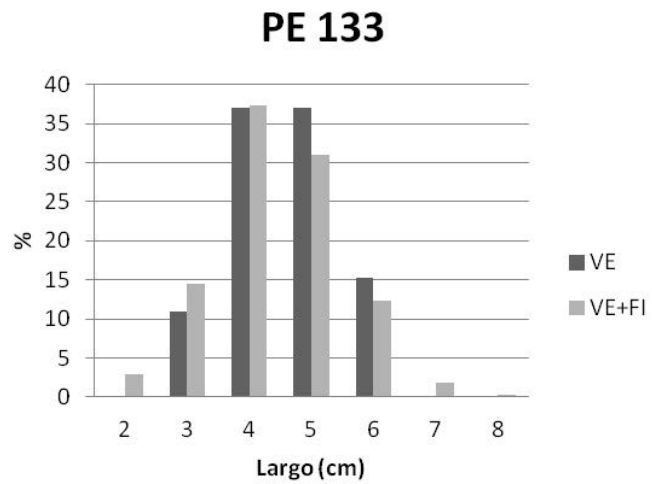


Figura 3. Porcentaje de fragmentación para las distintas longitudes de *Mytilus edulis*.

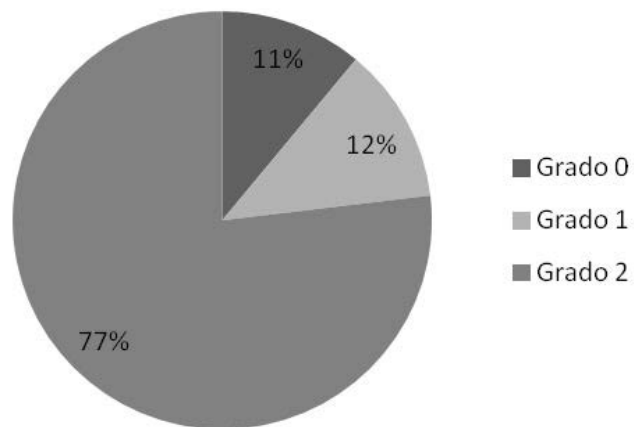


Figura 4. Grados de fragmentación de las valvas de *Mytilus edulis* provenientes del sitio PE 133.

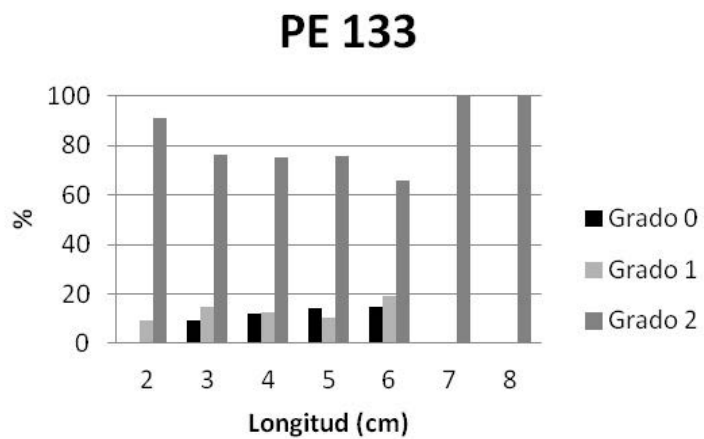


Figura 5. Porcentaje de valvas de *Mytilus edulis* para los diferentes grados de fragmentación.

el tamaño de la totalidad (mayor cantidad posible) de los moluscos que conforman el sitio para estimar su valor nutricional y analizar el rendimiento nutricional y la importancia en las dietas a partir de cálculos del aporte calórico lo más exacto posible.

Como ya se mencionó, los tres tamaños más representados son los de 3 a 5 cm y constituyen el 82.68% de la totalidad de la muestra. Al comparar estos resultados con los obtenidos por otros investigadores de la zona, los valores difieren. Por ejemplo Orquera y Piana (2001) en Tierra del Fuego observan una predominancia de valvas de 3 cm, mientras que para la costa norte de la provincia de Santa Cruz, Zubimendi y Hammond (2009) observan en mayor proporción valvas de 4 y 5 cm. De manera similar, Hammond y Zubimendi (2013) registraron valores de 5,09 a 5,35 cm para la Costa Norte de Patagonia. Si comparamos los tamaños obtenidos en este trabajo y los obtenidos por Orquera y Piana (2001) la diferencia es muy grande y como plantean los autores este tamaño tan pequeño podría deberse a una alta frecuencia de explotación del recurso. Pero, al compararlo con los valores obtenidos por Zubimendi y Hammond (2009) y Hammond y Zubimendi (2013) los resultados serían similares a los obtenidos en este trabajo si solo se consideran las valvas enteras. Esto nos lleva a preguntarnos si no estaríamos frente a un caso de sesgos provocados por la alta fragmentación de valvas ya que los autores llegan a estos resultados trabajando solo con las valvas enteras que constituían solo el 30 - 35% del total de la muestra para Zubimendi y Hammond (2009). Esto por un lado estaría indicando la importancia de considerar los efectos de la fragmentación sobre el material de estudio y los sesgos que acarrea no solo en lo que respecta a los análisis de composición y características de los sitios, sino también sobre la selección del recurso.

Desde el punto de vista de la selección del recurso, el rango de tamaños presentes en el sitio va de 2 a 8 cm. El variado tamaño de *Mytilus edulis* tendría su explicación en las características ecológicas de la especie y constituiría además un indicador del estado de las comunidades marinas de los bancos cercanos y también de la frecuencia en la que esos bancos fueron frecuentados. Al momento de la recolección, dada la estructura jerárquica de las poblaciones y el mecanismo de fijación, al intentar coleccionar aquellos individuos de mayor tamaño se arrastran de manera no intencional también individuos más pequeños e incluso individuos de otras especies que suelen encontrarse entre los mejillones como pueden ser lapas, mejillones e incluso especies depredadoras como *Trophon sp* y *Acanthina sp*. Teniendo en cuenta este tipo de recolección, es importante mencionar que al ser arrastrados tanto individuos adultos en etapa reproductiva como individuos jóvenes, las poblaciones pueden verse afectadas y, dependiendo de la frecuencia y la intensidad de la recolección, los efectos podrían observarse en la densidad, en la representatividad de los diferentes grupos etarios, en la reducción de sus tamaños medio, etc. En este trabajo la presencia de un amplio rango etario y su alta representatividad (86 % del total de las especies recolectadas) sería un primer indicio de una estructura normal del banco seleccionado. Sin embargo, es importante resaltar que la determinación de la sobreexplotación requiere de un análisis complejo que implica la determinación de la especie mayormente seleccionada por los grupos humanos, analizar la accesibilidad a dicha especie (si es de fácil acceso o no), determinar la abundancia y la variación de los tamaños medios de esa especie en el depósito (Claassen 1986, 1998; Mannino y Thomas 2002). Además, es importante establecer la época del año en que se realizó la recolección para poder profundizar sobre el análisis del impacto para los bancos. Recolecciones de alta intensidad durante los meses fríos previos a la reproducción y centradas en aquellos individuos de mayor tamaño en edad reproductiva tendrían un mayor impacto en los bancos de moluscos ya que, durante el invierno el crecimiento es mínimo y esos individuos no podrían reemplazarse, lo que generaría mermas en la densidad de ejemplares más grandes.

Zubimendi (2012) plantea que, en aquellos sitios con una mayor riqueza taxonómica se observa un mayor rango de tamaños que en aquellos sitios con mayor predominancia de una sola especie. El sitio aquí estudiado presenta una predominancia de *Mytilus edulis*

y una variabilidad de tamaños entre 2 y 8 cm, lo cual es coincidente con la tendencia observada en otros concheros de la costa norte de Santa Cruz.

En cuanto a los procesos de conservación se observa un alto porcentaje de fragmentación ya que, del total de individuos fragmentados, el 77% conservaba menos de la mitad de su tamaño. Las características del sitio en cuanto a su sedimento, la exposición del material a los agentes erosivos provocados por el viento, la acción directa del sol, la lluvia y el pisoteo, sumado a la gran densidad pueden haber afectado la conservación.

En lo que respecta a la asociación de la fragmentación y el tamaño de las valvas no podemos establecer una relación entre las variables. La fragmentación es un proceso que depende de factores donde el espesor, la composición química y las ornamentaciones de los moluscos son más determinantes e importantes que el tamaño del individuo (Zuschin y Staton 2001). Esto refuerza lo dicho por Faulkner (2010) y Jerardino y Navarro (2008) que no puede observarse una asociación directa entre la longitud de los individuos y el grado de fragmentación y que, la relación existente entre estas dos variables debe observarse y determinarse en cada sitio, ya que depende no solo de la historia de formación de cada sitio sino también de la especie en estudio.

Los resultados aquí obtenidos reflejaron que todos los tamaños de individuos presentaron más del 60% de fragmentación en grado 2; este dato podría ser en parte indicativo de las consecuencias de la estacionalidad de su recolección. La valva es la principal defensa de los moluscos siendo su grosor una de las principales características que determinan el grado de vulnerabilidad de los moluscos frente a distintos predadores y la resistencia frente a los golpes (Hughes y Dunkin 1984; Hamilton *et al.* 1999). Las características de espesor y fortaleza de la valva son dinámicas, variando a lo largo de su vida e incluso a lo largo de las estaciones del año. Nagarajan *et al.* (2006) observaron que *Mytilus edulis* presenta una disminución del espesor en la zona ventral de la valva durante el invierno debido a los cambios de temperatura, salinidad y un aumento de la resistencia al finalizar el invierno. Por lo que, analizar la estacionalidad y relacionarla con los datos de la fragmentación en cada tamaño de individuo podría enriquecer y brindar información útil en los análisis tafonómicos de los moluscos y para comprender los procesos de formación de los sitios.

Finalmente podemos decir que los procesos tafonómicos, particularmente la fragmentación, introducen sesgos en aquellas investigaciones que involucran el análisis de longitud de los individuos. Por lo tanto, las ecuaciones morfométricas se convierten en herramientas de gran utilidad que permiten no solo incorporar en los análisis aquellos individuos fragmentados sino también disminuir los sesgos que este proceso produce. También creemos que las ecuaciones morfométricas no deberían centrarse únicamente en el análisis de nuevas situaciones de estudio, sino que deberían aplicarse para discutir los resultados obtenidos en aquellas investigaciones basadas únicamente en el análisis de valvas enteras. Por último, este trabajo ha sido útil para aportar información sobre una nueva metodología que abre las puertas a nuevas preguntas sobre los usos de los ambientes costeros que permitirá avanzar y profundizar en el conocimiento del registro arqueomalacológico y la forma de explotación de los moluscos en la costa patagónica.

Agradecimientos

Agradezco al Dr. A. Sebastián Muñoz, a los dos evaluadores anónimos y editores de la revista por sus comentarios y sugerencias durante la lectura de este trabajo ya que ayudaron a mejorar el artículo. También a la Municipalidad de Puerto Santa Cruz que nos asistió en la logística requerida en la realización de las tareas de campo y al Sr. Víctor López de la Estancia Monte Entrance. La investigación fue financiada por el CONICET PIP 112 201201 00359 CO, la UNC subsidio SeCyT 30720150100108CB y UNPA 29/A364.

Bibliografía

- » AGUIRRE, M. y E. A. FARINATI (1997). Paleobiogeografía de las faunas de moluscos marinos del neógeno y cuaternario del atlántico sudoccidental. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 12: 93-112.
- » AGUIRRE, M. y E. A. FARINATI (2000). Moluscos del Cuaternario marino de la Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 64: 235-353.
- » ANDRUS, C. F. T. (2011). Shell midden sclerochronology. *Quaternary Science Reviews* 30: 2892-2905.
- » BALECH, E. y M. D. EHRLICH (2008). Esquema biogeográfico del mar argentino. *Revista de Investigaciones y Desarrollo Pesquero* 19: 45-75.
- » BAYER, W. y A. PETRYNA. (2011). *Regiones ecológicas de la Patagonia. Recursos naturales, suelo, vegetación, en relación con los ovinos en la Patagonia*. Departamento Producción Animal, Cátedra Producción Ovina y Caprina. Facultad de Agronomía y Veterinaria Universidad Nacional de Rio Cuarto. Ms
- » BELL, A. M. (2009). *On the validity of archaeological shellfish metrics in coastal California*. Tesis de Maestría, Faculty of California State University. Ms.
- » BREY, T. y J. D. GAGE (1997). Interactions of growth and mortality in benthic invertebrate populations: empirical evidence for mortality growth continuum. *Archives of Fisheries Marine Research* 45 (1): 45 - 59
- » BROUGHTON, J. M. (1994). Declines in Mammalian Foraging Efficiency During the late Holocene, San Francisco Bay, California. *Journal of Anthropological Archaeology* 13: 371-401.
- » BROUGHTON, J. M. (2002). Pre-Columbian impact on California vertebrates: evidence from old bones and implications for wilderness policy. En *Wilderness and Political Ecology: Aboriginal Influences and the Original State of Nature*, editado por C. Kay y R.T. Simmons, pp. 44-71. Salt Lake City, University of Utah Press.
- » CAMPBELL, G. (2008). Beyond means to meaning: using distributions of shell shapes to reconstruct past collecting strategies. *Environmental Archaeology* 13 (2): 111-121.
- » CLAASSEN, C. P. (1982). *Shellfishing patterns: An Analytical Study of Prehistoric Shell from North Carolina Coastal Middens*. Tesis Doctoral, Harvard University, Cambridge. Ms.
- » CLAASSEN, C. P. (1986). Shellfishing seasons in the prehistoric Southeastern United States. *American Antiquity* 51: 21-37.
- » CLAASSEN, C.P. (1998). *Shells (Manuals in Archaeology)*. Cambridge University Press, Cambridge
- » DEL VALLE, M. C. y R. R. KOKOT (1998). Geomorfología y aspectos ambientales del área de Puerto Santa Cruz, Argentina. *Actas X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica*. p 346.
- » ERCOLANO, B. (2012). Esquema evolutivo de Punta Entrada, desembocadura del río Santa Cruz. *Resúmenes de las VIII Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, XVI Coloquio de Oceanografía*. Comodoro Rivadavia, Chubut.
- » ERLANDSON, J. M. y T. RICK (2008). Archaeology, Marine Ecology, and Human Impacts on Marine Environments *En Human Impacts on Ancient Marine Ecosystems: A Global Perspective*, editado por T.C. Rick y J.M. Erlandson, pp. 1-19. Berkeley: University of California Press

- » ERLANDSON, J. M., RICK, T. C. y R. L. VELLANOWETH (2004). Human impacts on ancient environments: a case study from California's Northern Channel Islands. En *Voyages of Discovery: The Archaeology of Islands*, editado por S. M., Fitzpatrick, pp: 51-83. Praeger Publishers, Westport.
- » FAULKNER, P. (2010). Morphometric and taphonomic analysis of granular ark (*Andara granosa*) dominated shell deposits of Blue Mud Bay, northern Australia. *Journal of Archaeological Science* 37: 1942-1952.
- » FAVIER DUBOIS, C. y F. BORELLA (2007). Consideraciones acerca de los procesos de formación de concheros en la costa Norte del Golfo San Matías (Río Negro, Argentina). *Cazadores Recolectores del Cono Sur*, 2: 151-165.
- » GIOVAS, C. M. (2009). The shell game: analytic problems in archaeological mollusc quantification. *Journal of Archaeological Science* 36: 1557-1564.
- » GUTIERREZ-ZUGASTI, I. (2011). Shell fragmentation as a tool for quantification and identificación of taphonomic processes in archaeomalacological analysis: the case of the Cantabrian Region (Northern Spain). *Arqueometry* 53(3): 614-630.
- » GRAY A. P., R. SEED y C. A. RICHARDSON (1997). Reproduction and growth of *Mytilus edulis* chilensis from the Falkland Islands. *Scientia Marina* 61 (2): 39-48.
- » HAMILTON, D. J., NUDDS, T. D. y J. NEATE (1999). Size-selective predation of blue mussels (*Mytilus edulis*) by common eiders (*Somateria mollissima*) under controlled field conditions. *Auk* 116: 403-416.
- » HAMMOND, H. (2013). Propuesta metodológica para el estudio de conjuntos malacológicos de sitios concheros: Su aplicación en la costa norte de Santa Cruz (Patagonia Argentina). *La Zaranda de Ideas* 9 (2): 77-102.
- » HAMMOND, H. (2014). Taphonomic analysis of archaeomalacological assemblages: Shell middens on the northern coast of Santa Cruz (Patagonia, Argentina). *Intersecciones en Antropología* 1: 21-34.
- » HAMMOND, H. y M. A. ZUBIMENDI (2013). Estudio de la composición de sitios concheros en la Costa Norte de Santa Cruz (Patagonia Argentina). En *Tendencias teórico metodológicas y casos de estudio en la arqueología de la Patagonia*, editado por A. F., Zangrando, R. Barberena, A. Gil, G. Neme, M. Giardina, L. Luna, C. Otaola, S. Paulides, L. Salgán y A. Tívoli, pp. 405-415. Sociedad Argentina de Antropología, Museo de Historia Natural San Rafael e INAPL, San Rafael.
- » HUGHES, R. N. y S. DUNKIN (1984). Effect of dietary history on selection of prey and foraging behaviour among patches of prey, by the dogwhelk, *Nucella lapillus* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 79: 159-172.
- » HUNT H. L. y R. E. SCHEIBLING (1998). Spatial and temporal variability of patterns of colonization by mussels (*Mytilus trossulus*, *M. edulis*) on a wave-exposed rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 167: 155-169.
- » JERARDINO, A. (1997). Changes in shellfish species composition and mean shell size from Late-Holocene record of the west coast of Southern Africa. *Journal of Archaeological Science* 24: 1031-1044.
- » JERARDINO, A. y R. NAVARRO (2008). Shell morphometry of seven limpet species from coastal shell middens in Southern Africa. *Journal of Archaeological Science* 35: 1023-1029.
- » JERARDINO, A., CASTILLA, J. C., RAMÍREZ Y J. M. y N. HERMOSILLA (1992). Early coastal subsistence patterns in central Chile: a systematic study of the marine invertebrate fauna from the site of Curaumilla-1. *Latin American Antiquity* 3: 43-62.

- » JERARDINO, A., NAVARRO, R. y P., NILSSEN (2001). Cape rock lobster (*Jasus lalandii*) exploitation in the past: estimating carapace length from mandible sizes. *South African Journal of Science* 97: 59-62.
- » JERARDINO, A., G. M. BRANCH y R. NAVARRO (2008). Human impact on precolonial West Coast marine environments of South Africa. En: *Human Impacts on Marine Environments*, Editado por J. M. Erlandson y T. C. Rick. University of California Press, Berkeley, CA.
- » KOIKE, H. (1986). Prehistoric hunting pressure and paleobiomass: an environmental reconstruction and archaeozoological analysis of a Jomon shell mound area. En *Prehistoric Hunter-Gatherers in Japan: New Research Methods*, editado por T. Akazawa y C. M. Aikens, pp. 27-53. Universidad de Tokyo: The University Museum Bulletin 27.
- » LIGHTFOOT, K. G. y R. M. CERRATO (1989). Regional patterns of clam harvesting along the Atlantic coast of North America. *Archaeology of Eastern North America* 17: 31-46.
- » LOBBIA, P. A. (2012). Esclerocronología en valvas de *Mytilus spp*: análisis del sitio CCH4 (Parque Nacional Monte León, Santa Cruz, Argentina) e implicaciones para la arqueología de Patagonia. *Magallania* 40 (2): 221-231.
- » MANNINO, M. A. y K. D. THOMAS (2002). Depletion of a resource? The impact of prehistoric human foraging on intertidal mollusk communities and its significance for human settlement, mobility and dispersal. *World Archaeology* 33: 452-474.
- » MASON, R., M. PETERSON y J. TIFFANY (1998). Weighing vs. counting: measurement reliability and the California school of midden analysis. *American Antiquity* 63: 303-324.
- » MILNER, N., J. BARRET y J. WELSH (2007). Marine resource intensification in Viking Age Europe: the molluscan evidence from Quoygreew. Orkney. *Journal of Archaeological Science* 34: 1461-72.
- » MORSAN, E. M. (2007). *Pesquerías de bivalvos y gasterópodos en el Mar Argentino*. Atlas de Sensibilidad Ambiental del Mar y la Costa. Ms
- » MOWAT, F. (1994). Size really does matter: factors affecting shell fragmentation. En *Archaeology in the North: Proceedings of the 1993 Australian Archaeological Association Conference*, editado por M. Sullivan, S. Brockwell y A. Webb, pp. 201-210. North Australia Research Unit, Australian National University, Darwin.
- » MUCKLE, R. (1985). *Archaeological considerations of bivalve shell taphonomy*. Tesis de Maestría, Department of Anthropology, Simon Fraser University. Ms
- » MUÑOZ, A. S., M. S. CARACOTCHE e I. CRUZ (2009). Cronología de la costa al sur del río Santa Cruz; nuevas dataciones radiocarbónicas en Punta Entrada y Parque Nacional Monte León (Provincia de Santa Cruz). *Magallania* 37: 39-43.
- » MUÑOZ, A. S., I. CRUZ, C. R. LEMAIRE y A. PRETTO (2013). Los restos arqueológicos de pinnípedos de la desembocadura del río Santa Cruz (Punta Entrada, costa atlántica de Patagonia) en perspectiva regional. En *Tendencias teórico-metodológicas y casos de estudio en la arqueología de la Patagonia*, editado por A. F. Zangrando, R. Barberena, A. Gil, G. Neme, M. Giardina, L. Luna, C. Otaola, S. Paulides, L. Salgán y A. Tívoli, pp. 459-467. San Rafael, Museo de Historia Natural.
- » NAGARAJAN, R., E. G. STEPHEN y J. D. GOSS-CUSTARD (2006). Seasonal variations in mussel, *Mytilus edulis* L. shell thickness and strength and their ecological implications. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 339: 241-250.
- » OLIVA, G., L. GONZÁLEZ, P. RIAL y E. LIVRAGHI (2001). El ambiente en la Patagonia Austral. En *Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral*, editado por P. Borelli y G. Oliva, pp. 17-80. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, EEA Santa Cruz – Convenio INTA-CAP-UNPA.

- » OLIVA, D. y J. C. CASTILLA (1992). Recognition guide and morphometry of species of genus *Issurella* Bruguiere, 1789 (Mollusca: Gastropoda) common in fishery and indigenous shellmidden from central and southern Chile. *Gayana Zoologica* 56: 77-108.
- » ORQUERA, L. A. y E. L. PIANA (1999). Arqueología de la región del Canal del Beagle (Tierra del Fuego, República Argentina). Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires. 146p.
- » ORQUERA, L. A. y E. L. PIANA (2000). Composición de conchales de la costa del Canal Beagle (Tierra del Fuego, República Argentina). Segunda Parte. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XXVI*: 345-368.
- » ORQUERA, L. A. y E. L. PIANA (2001). Composición de conchales de la costa del Canal Beagle (Tierra del Fuego, República Argentina). Segunda Parte. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XXVI*: 345-368.
- » PARKINGTON, J. E. (1972). Seasonal mobility in the late Stone Age. *African Studies* 31: 223-243.
- » PERLMAN, S. M. (1980). An optimum diet model, coastal variability and hunter-gatherer behaviour. En: *Advances in Archaeological Method and Theory* 3, editado por M. B. Schiffer, pp. 257-310. Academic Press, Nueva York.
- » QUITMYER, I. R. y E. J. REITZ (2006). Marine trophic levels targeted between AD 300 and 1500 on the Georgia coast, USA. *Journal of Archaeological Science* 33: 806-822
- » RANDKLEV, C. R., WOLVERTON, S. y J. H. KENNEDY (2009). A Biometric Technique for Assessing Prehistoric Freshwater Mussel Population Dynamics (Family: Unionidae) in North Texas. *Journal of Archaeological Science* 36 (2): 205-213.
- » SANTIAGO, F., S. GORDILLO y M. SALEMME (2013). Moluscos en Contextos Arqueológicos de la Costa Atlántica de Tierra del Fuego: Consumo Prehistórico e Implicancias de su Distribución Actual. *Revista Chilena de Antropología* 29: 40-48.
- » SEED, R. (1969). The ecology of *Mytilus edulis* L. (lamellibranchiate) on exposed rocky shores I. Breeding and settlement. *Oecologia* 3: 277-316.
- » STONE, T. (1995). Shell mound formation in coastal northern Australia. *Mar. Geol.* 129, 77-100.
- » SULLIVAN, G. M. (1993). *Post-depositional leaching of shell in two northwest coast shell middens*. Tesis de Maestría. Universidad de Washington. Ms
- » WASELKOV, G. A. (1987). Shellfish gathering and shell midden archaeology. *Advances in Archaeological Method and Theory* 10: 93-210.
- » WHITAKER, A. R. (2008). Incipient aquaculture in prehistoric California? Long-term productivity and sustainability vs. immediate returns for the harvest of marine invertebrates. *Journal of Archaeological Science* 35: 1114-1123.
- » WOLVERTON, S., C. R. RANDKLEV y J. H. KENNEDY (2009). A conceptual model for fresh-water mussel (Family: Unionidae) remain preservation in zooarchaeological assemblages. *Journal of Archaeological Science* 37: 164-173.
- » YESNER, D. R. (1980). Maritime hunter-gatherers: Ecology and prehistory. *Current Anthropology* 21:727-750.
- » ZAIXSO H. E. (2004). Bancos de cholga *Aulacomya atra atra* (Molina) (Bivalvia: Mytilidae) del golfo San José (Chubut, Argentina): Diversidad y relaciones con facies afines. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 39 (2): 61 -78.
- » ZAIXSO, H. E., RÉM. E. y MORSÁNE (2015). Capítulo 3: Moluscos costeros de interés económico, actual o potencial. En *La Zona Costera Patagónica Argentina. Volumen I Recursos Biológicos Bentónicos*, editado por H. E. Zaixso y A. L. Boraso, pp. 119 - 299. Editorial Universitaria de la Patagonia. Comodoro Rivadavia. Versión digital.

- » ZUBIMENDI, M. A. (2012). Explorando la variabilidad del registro arqueomalacológico en la Costa Norte de Santa Cruz, Patagonia argentina. *Intersecciones en Antropología* 13: 359-375.
- » ZUBIMENDI, M. A. y H. HAMMOND (2009). Análisis de los restos malacológicos en el sitio Los Albatros, Bahía del Oso Marino (Provincia de Santa Cruz). En *Arqueología de la Patagonia: una mirada desde el último confín*, editado por M. Salemme, F. Santiago, M. Álvarez, E. Piana, M. Vázquez y M. Mansur, pp. 865-878. Utopías, Ushuaia.
- » ZUSCHIN, M. y R. J. STANTON (2001). Experimental measurement of Shell strength and its taphonomic interpretation. *Palaíos* 16: 161-170.
- » ZUSCHIN, M., M. STACHWITSCHAND y R. STANTON (2003). Pattern and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environment. *Earth-Science Review* 63: 33-82.