

Tafonomía del titanosaurio *Aeolosaurus colhuehuapensis*, Cretácico Superior, Patagonia central, Argentina: un ejemplo de preservación en facies fluviales de desbordamiento

Gabriel A. Casal^{1,3*}, Lucio M. Ibiricu², José O. Allard³, Rubén D. Martínez¹, Marcelo Luna¹ y Bernardo J. González Riga⁴

¹ Laboratorio de Paleovertebrados, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Ruta Prov. N° 1, Km 4, Comodoro Rivadavia (C.P. 9000), Chubut, Argentina.

² Centro Nacional Patagónico-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Blvd. Alte. Brown 2915, Puerto Madryn, (C.P. 9120), Chubut, Argentina.

³ Departamento de Geología, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Ruta Prov. N° 1, Km 4, Comodoro Rivadavia (C.P. 9000), Chubut, Argentina.

⁴ Laboratorio de Dinosaurios, Instituto de Ciencias Básicas, Universidad Nacional de Cuyo/ Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, Centro Científico Tecnológico-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Mendoza, Av. Ruiz Leal s/n, Parque Gral. San Martín (C.P. 5500), Mendoza, Argentina.

* paleogac@yahoo.com.ar

RESUMEN

Los restos de un *Aeolosaurus colhuehuapensis*, un titanosaurio procedente del lago Colhué Huapi, en el sur de Chubut, Argentina, fueron analizados. Los materiales estudiados incluyen veintiún vértebras caudales y siete hemapófisis, y se hallaron articulados en facies correspondientes a depósitos de desbordamientos vinculados a sistemas fluviales multicanalizados y de alta sinuosidad presentes en los aquí denominados “estratos del lago Colhué Huapi” de edad Campaniano-Maastrichtiano. Estos sistemas poseían importantes fluctuaciones estacionales en la paleodescarga y estaban enmarcados en un clima semiárido. La historia tafonómica fue inferida a partir del análisis de diversas características presentes en los restos estudiados y de observaciones sedimentológicas macro y microscópicas. La presencia tenue de estriamiento longitudinal, la escasa exfoliación, el grado de articulación y el arqueamiento dorsal de la serie caudal, sugieren un corto tiempo de exposición subaérea y rápido sepultamiento. La falta de marcas de abrasión en los elementos conservados indica escaso o nulo transporte, por lo que los restos podrían ser considerados autóctonos. El curvamiento dorsal de la cola muestra un arqueamiento opistótono, también presente en algunos terópodos y saurópodos, pero aun no documentado en el Grupo Chubut. Las condiciones climáticas actuales, con variaciones de extrema humedad y sequía, afectaron marcadamente los elementos fósiles preservados. El presente trabajo constituye el primer caso de estudio tafonómico en detalle de un dinosaurio preservado en facies de planicie de inundación proximal para el Grupo Chubut. Finalmente, el hallazgo de saurópodos en estas facies es relevante, dado que este tipo de subambiente posee una alta tasa de aporte sedimentario y reducido a nulo retrabajo de los restos óseos, favoreciendo la preservación de elementos esqueléticos

articulados. Esto es de suma importancia para el análisis taxonómico y filogenético del clado de los titanosaurios, en el cual la mayoría de los taxones están representados por restos desarticulados y aislados.

Palabras clave: tafonomía; postura opistótona; Titanosauria; Patagonia.

ABSTRACT

Rests of *Aeolosaurus colhuehuapensis*, a titanosaur from the Colhué Huapi lake, in the southern Chubut Province, Argentina, were analyzed. The materials under study include twenty one caudal vertebrae and seven haemal arches. They were recovered articulated in overbank facies related to deposits of multi-channel fluvial systems of high sinuosity in the informally called “strata of the Colhué Huapi lake” of Campanian-Maastrichtian age. These systems displayed important seasonal fluctuations in the paleodischarge and they were encompassed in a semi-arid climate. The taphonomic history was inferred from the analysis of several taphonomic characteristics present in the bones and macro- and microscopical sedimentologic observations. The presence of tenuous longitudinal striation, the absence of bone exfoliation, the articulate condition of the materials and the dorsal bow of the caudal series, support a short period of subaerial exposure with a rapid burial episode. The absence of abrasion marks in the materials indicates that they had scarce or null transport; therefore, they could be considered as autochthonous. The dorsal bow of the tail shows an opisthotonus posture, also exhibited by some theropod and sauropod dinosaurs, but undocumented in the Chubut Group. The recent fluctuant climatic conditions, with variations of extreme humidity and drought, strongly affected the preservation of the materials.

The present work is the first detailed taphonomic study of a dinosaur preserved in proximal floodplain facies for the Chubut Group. Finally, the preservation of sauropod bones in those facies is relevant because this type of sub-environment possess a high rate of sediment input as well as scarce or null re-working of the skeletal remains, which favor the conservation of articulated skeletal elements. These findings are very important for the taphonomic and phylogenetic analysis of the titanosaur clade, in which the majority of the taxa are represented by isolated and unarticulated remains.

Key words: taphonomy; opisthotonus posture; Titanosauria; Patagonia.

INTRODUCCIÓN

La fauna de vertebrados fósiles del Grupo Chubut, específicamente la procedente de las areniscas verdes presentes en la parte alta del Miembro Inferior de la Formación Bajo Barreal, ha brindado información desde el punto de vista morfológico, sistemático, evolutivo, paleoecológico, paleoambiental, paleobiogeográfico y tafonómico (Rodríguez, 1993; Martínez *et al.*, 2004; Martínez y Novas, 2006; Casal *et al.*, 2006; Casal *et al.*, 2007; Casal e Ibiricu, 2010; Ibiricu *et al.*, 2012; Ibiricu *et al.*, 2013a, 2013b; Casal *et al.*, 2013). Esto permite considerarla una de las faunas de vertebrados más importantes de Argentina, particularmente por la abundancia y diversidad de dinosaurios cretácicos registrados (Martínez *et al.*, 2001; Casal *et al.*, 2009).

En los afloramientos de areniscas ocre y pelitas rojas reconocidas en los alrededores del lago Colhué Huapi y nacientes del río Chico, en el sur de la provincia del Chubut, Patagonia Argentina, el registro fósil se ha incrementado en los últimos años. Esto surge a partir de exploraciones y estudios realizados desde el Laboratorio de Paleovertebrados de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco de Comodoro Rivadavia (Lamanna *et al.*, 2003; Luna *et al.*, 2003; Casal *et al.*, 2006, 2007, 2010; Ibiricu *et al.*, 2010). Sin embargo, los aspectos sistemáticos y filogenéticos de los especímenes procedentes de esta unidad son poco conocidos, en parte debido a la naturaleza fragmentaria de muchos de los hallazgos. A su vez, desde una perspectiva tafonómica, sólo se cuenta con un estudio preliminar sobre un nuevo titanosaurio articulado (Casal *et al.*, 2010).

Una situación particular se presenta en el lago Colhué Huapi, ya que el nivel de agua ha variado notablemente durante los últimos años, desde su desecación prácticamente total en el año 2000, hasta un importante aumento en el nivel de sus aguas en el año 2005. En estadios intermedios quedaron expuestas algunas islas de no más de un metro de desnivel y algunos centenares de metros de extensión. Las mismas están constituidas por areniscas ocre continentales del Cretácico Superior, asignadas al Miembro Superior de la Formación Bajo Barreal por Sciutto *et al.* (2001) y Casal *et al.* (2007). No obstante, Allard y Casal (2013) sugieren que estos niveles deberían constituir otra unidad litoestratigráfica, separada de la Formación Bajo Barreal, a partir de su sedimentología, paleoambientes sedimentarios, relaciones estratigráficas y contenido paleontológico. Los niveles mencionados son denominados informalmente en este trabajo como “estratos del lago Colhué Huapi”, los cuales suprayacen a la Formación Bajo Barreal (*sensu* Teruggi y Rosetto, 1963) y su edad se asigna al Campaniano-Maastrichtiano (Casal *et al.*, 2006, Allard y Casal, 2013).

En una de estas islas, temporalmente expuesta en la región sureste del lago (Figura 1), se halló una serie caudal articulada e incompleta, que Casal *et al.* (2007) asignaron a una nueva especie de titanosaurio, *Aeolosaurus colhuehuapensis* (Figura 2); un taxón con relevancia desde el punto de vista paleoambiental, paleobiogeográfico y cronológico (Bonaparte, 1992; Salgado *et al.*, 1997; Casal *et al.*, 2006; Casal *et al.*,

2007; Candeiro, 2010; Santucci y de Arruda-Campos, 2011). Las condiciones extremas de humedad y sequía recientes a las que estuvieron sometidos los materiales incidieron directamente sobre su estado de preservación. Sin embargo, el hallazgo de este saurópodo en facies de planicie de inundación proximal es destacable, dado que las características particulares de este subambiente sedimentario favorecen la conservación de elementos esqueléticos articulados. Esto es de suma importancia para el análisis de un clado en el cual la mayoría de los taxones están representados por restos desarticulados y aislados (Casal e Ibiricu, 2010).

El objetivo del presente trabajo es dar a conocer el primer estudio tafonómico de detalle realizado sobre fósiles procedentes del yacimiento lago Colhué Huapi-río Chico. A partir de ello, se interpretaron los diferentes procesos bioestratigráficos y fosildiagnéticos que actuaron sobre los restos de un ejemplar de *Aeolosaurus colhuehuapensis* a lo largo de su historia tafonómica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales UNPSJB-Pv 959/1 a UNPSJB-Pv 959/28, incluyen veintiuna vértebras caudales anteriores y medias, con siete hemapófisis articuladas (Figura 2). La vértebra más anterior recuperada en la secuencia articulada es interpretada como tercera en la serie caudal (Casal *et al.*, 2007). Todos los materiales se hayan depositados en el Laboratorio de Paleovertebrados de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, en la localidad de Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina.

Las secciones estratigráficas fueron medidas en detalle con báculo de Jacob, y mediante el uso de brújula tipo Brunton se determinaron paleocorrientes y la orientación media de la serie caudal. Además, se tomaron muestras de rocas y se efectuaron cortes delgados para su caracterización petrográfica. Un análisis de facies y de arquitectura fluvial, siguiendo a Miall (1996), permitió interpretar el paleoambiente sedimentario del sitio.

El estudio tafonómico de los restos recuperados incluyó el análisis de los siguientes atributos tafonómicos: grado de meteorización, según las categorías propuestas por Alcalá (1994); integridad, considerando si los restos se encontraban completos o incompletos (Alcalá, 1994). Sobre los restos incompletos se determinaron la cantidad y los tipos de fracturas, considerando para esto último el ángulo formado entre la fractura y el eje medial antero-posterior de cada vértebra. Con base en esto, y de acuerdo con Tomassini *et al.* (2010), se consideraron tres tipos de fracturas: longitudinales (ángulos entre 0° y 29°), oblicuas (ángulos entre 30° y 59°) y transversales (ángulos entre 60° y 90°). El grado de abrasión se determinó según las categorías definidas por Alcalá (1994), en tanto que la orientación y el grado de articulación se evaluaron según las propuestas de Behrensmeier (1991). El grado de bioerosión, la deformación plástica y el encostramiento se analizaron según las propuestas de Fernández-López (2000).

El arqueamiento pudo ser dimensionado a través de la segmentación de la serie caudal en tres tercios, aumentando progresiva, uniforme y distalmente el ángulo del eje medial respecto a una línea de referencia y en relación al segmento precedente. La división se realizó tomando como límites los cambios más notorios en el grado de arqueamiento en la serie caudal.

Para determinar la permineralización (*sensu* Fernández-López, 2000) se realizaron análisis químicos que incluyen la molienda de un fragmento de material fósil y luego, por un lado, la acidificación del medio con HCl 1:1, y por otro lado, la aplicación de KSNC 0.1M (Skoog *et al.*, 2005). Estos análisis fueron complementados con observaciones al microscopio petrográfico. Para esto, se efectuaron cortes delgados, de

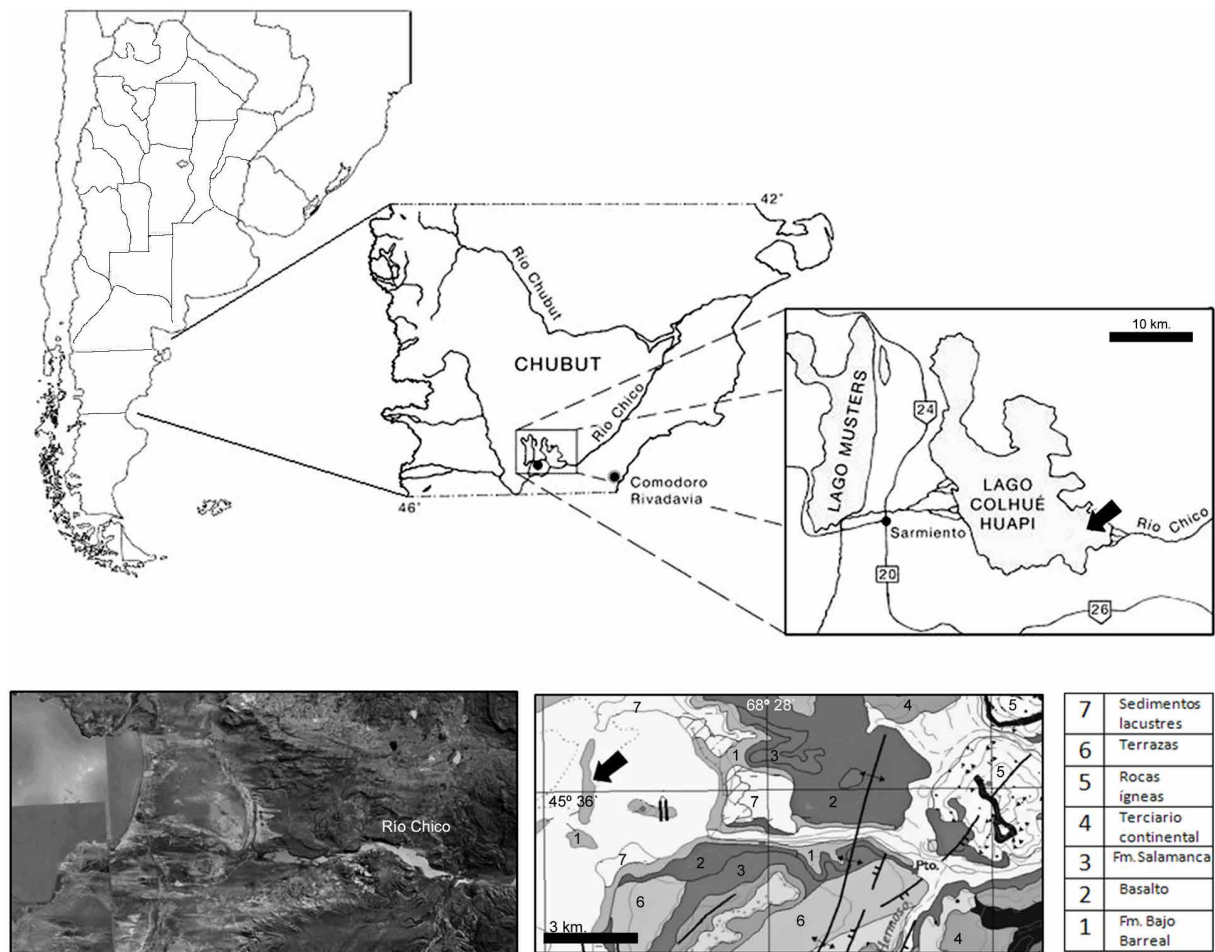


Figura 1. Mapa de ubicación geográfica. La flecha indica del sitio de hallazgo de *Aeolosaurus colhuehuapensis*.

~30 micras, que fueron descritos mediante un microscopio petrográfico de polarización con aumentos de 2.5x y 10x.

Abreviaturas institucionales

UNPSJB-Pv: Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Paleontología de vertebrados, Comodoro Rivadavia, Provincia del Chubut, Argentina. MDT-Pv: Museo Desiderio Torres, Paleontología de vertebrados, Sarmiento, Provincia del Chubut, Argentina.

MARCO ESTRATIGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL

El sitio de procedencia de los materiales UNPSJB Pv-959 estudiados corresponde a una isla emergida en el Sureste del lago Colhué Huapi (45°35'52"S y 68°37'20"O), Departamento Sarmiento, Provincia del Chubut, Argentina (Figura 1).

A partir de los perfiles estratigráficos realizados en la costa oriental del lago Colhué Huapi y en las nacientes del río Chico, se describen siete litofacies epiclásticas, cinco originadas por procesos tractivos y dos por suspensivos (Figura 3). Siguiendo los criterios propuestos por Miall (1996) se reconocen seis asociaciones de litofacies (AF), las que corresponden a subambientes sedimentarios de canales fluviales principales (AF 1 y AF 2), depósitos de planicie de inundación proximal (AF 3 y AF 4) y depósitos de planicie de inundación distal (AF 5 y AF 6).

La arquitectura de las AF y su relación con las superficies fluviales de mayor jerarquía (Miall, 1996) permiten la reconstrucción en planta de los patrones fluviales principales. De esta forma se interpreta un paleoambiente sedimentario fluvial de alta sinuosidad desarrollado en una amplia planicie de inundación bien drenada. Los cuerpos canalizados principales son multiepisódicos y están representados por la sucesión cíclica de facies conglomerádicas y de areniscas. Esta alternancia de sedimentos con distinto radio hidráulico sugiere pulsos periódicos en la descarga fluvial (Miall, 1996), vinculados posiblemente a variaciones en el régimen de precipitaciones estacionales. Cada evento nuevo erosiona parcial o totalmente los depósitos del anterior y reocupa el canal. Internamente, las historias de relleno individuales están constituidas por depósitos de fondo de canal (AF 1) o depósitos de barras laterales (AF 2). Entre estos últimos es común que existan niveles fangolíticos (AF 2) de hasta 10 cm de potencia denominados pantallas de fango (*mud drape*, *sensu* Lynds y Hajek, 2006), que evidencian la alternancia de periodos de tracción/decantación e indicarían que los sistemas interrumpían su paleodescarga (Allard y Casal, 2013). Las pantallas de fango son fácilmente reconocibles ya que copian el diseño de las estructuras tractivas o las superficies erosivas de reactivación. Por su parte, las paleocorrientes medidas a partir de estructuras tractivas en los depósitos del fondo del canal indican una dirección de escurrimiento de la red de drenaje hacia el sureste, con un valor promedio de N 125° (se realizaron 35 mediciones).

Lateralmente, los depósitos canalizados se relacionan con facies de



Figura 2. Serie de vértebras caudales y hemapófisis articuladas (UNPSJB-Pv 959) correspondientes a *Aeolosaurus colhuehuapensis*. Escala 10 cm.

planicies de inundación proximales representadas por cuerpos arenosos o fangoarenosos lobulados o tabulares con potencias individuales superiores a 30 cm. Estos depósitos, portadores de los restos analizados de *Aeolosaurus colhuehuapensis* (Figura 3), se vinculan a las crecientes que generan desbordamientos, cuando el umbral de altura máxima de los márgenes del canal activo es superado o cuando la contención lateral de los márgenes está interrumpida (Miall, 1996; Bridge, 2003).

Los depósitos adosados a los cuerpos canalizados principales se presentan con una geometría plano-convexa asimétrica, con flanco abrupto ($>70^\circ$) inclinado hacia la posición del canal principal y flanco suave ($<50^\circ$) en dirección opuesta. Los restos articulados de un nuevo saurópodo de gran tamaño (MDT-Pv 4) (Casal et al., 2010) yacen en estos depósitos, sobre una paleosuperficie de 45° a 48° , interpretada como el margen externo de un albardón (AF 3) (Figura 3).

Otros depósitos de desbordamiento corresponden a cuerpos arenosos lateralmente desconectados de los cuerpos principales con base plana y techo convexo (AF 4). Estos elementos se interpretan como el producto del desconfinamiento del flujo de un canal secundario proveniente del canal principal activo (Miall, 1996; Bridge, 2003). Continúan depósitos de hasta 3 m de potencia con arcillitas rojas masivas (Fm *sensu* Miall, 1996) y laminadas (Fl *sensu* Miall, 1996) que caracterizan la planicie de inundación distal (AF 5). Estas pelitas rojas se depositaron en ambientes subácueos de bajo gradiente paleotopográfico. Las tonalidades de la planicie de inundación distal sugieren condiciones oxidantes por lo cual los paleocanales fluviales se habrían desarrollado en una planicie aluvial bien drenada, con nivel freático bajo. La presencia de grietas de desecación, yeso y arcillas como sepiolita o saponita indicarían un clima semi-árido (Allard y Casal, 2013), condiciones que no resultan favorables para el desarrollo de paleosuelos (Retallack, 1988). En relación a ello, se identificaron escasos rizolitos y estructuras tipo sliksensides muy difusas. Finalmente, la AF 6 representa el abandono abrupto del canal y su posterior relleno por

fangolitas rojas laminadas aportadas en épocas de inundaciones de los canales activos. Estos potentes tapones de arcillas alcanzan hasta 5 m de potencia y responden a la migración del sistema por estrangulamiento del meandro (*neck cut-off*) o por uso del canal de *chute* (*chute cut-off*). Estos procesos autocíclicos se habrían combinado con procesos de avulsión climáticamente inducidos (Allard y Casal, 2013).

Muchos de los cuerpos canalizados se encuentran en un mismo nivel estratigráfico. Teniendo en cuenta esta característica y la abundante proporción de planicie proximal ($>40\%$), los depósitos estudiados se interpretan como sistemas multicanalizados de alta sinuosidad, con importantes fluctuaciones estacionales en la paleodescarga y enmarcados en un clima semi-árido (Allard y Casal, 2013).

RESULTADOS TAFONÓMICOS

Meteorización

En las vértebras caudales de *Aeolosaurus colhuehuapensis*, las evidencias de meteorización se reconocen por un estriamiento poco intenso, y ocasionalmente una incipiente y delgada exfoliación de la capa más superficial en forma de escamas. Las estrías longitudinales se observan principalmente sobre los fragmentos de la espina neural (UNPSJB-Pv 959/1), en las prezigapófisis (UNPSJB-Pv 959/11) (Figura 4a-4c) y en los procesos transversos (UNPSJB-Pv 959/6) (Figura 5a-5c). El mayor grado de estriamiento se encuentra en las hemapófisis (UNPSJB-Pv 959/5), donde se reconoce la disposición de las fibras de colágeno (Figura 5a-5c). Las características presentes permiten asignar los elementos preservados a la categoría 1 de la propuesta de Alcalá (1994) (Tabla 1).

El lateral izquierdo es el que posee mejor estado de preservación en toda la serie caudal, debido a que se mantuvo enterrado y protegido por los sedimentos. Por el contrario, la exposición a la meteorización

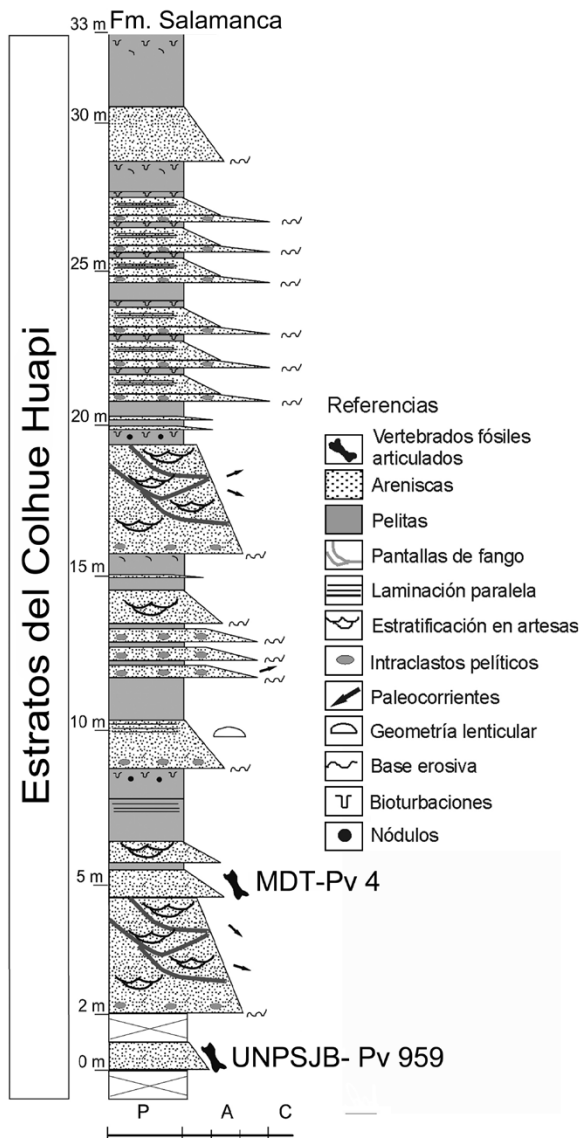


Figura 3. Columna estratigráfica de los "estratos del lago Colhué Huapi" en la región del lago homónimo y nacientes del río Chico, Chubut, Argentina, donde se indica la procedencia de *Aeolosaurus colhuehuapensis* (UNPSJB-Pv 959) y de un nuevo titanosaurio articulado (MDT-Pv 4). P: pelitas, A: areniscas, C: conglomerados.

actual por exhumación del lateral derecho se manifiesta en la erosión de estructuras como los procesos transversos y caras laterales en la mayoría de las vértebras. En casos extremos, como en UNPSJB-Pv 959/6 (quinta caudal), UNPSJB-Pv 959/10 (octava caudal), UNPSJB-Pv 959/16 (decimocuarta caudal) y UNPSJB-Pv 959/18 (decimosexta caudal), la erosión eliminó la mitad derecha de la vértebra (Figura 6).

Asimismo, sobre las vértebras anteriores de la serie caudal también se observa una erosión reciente de los extremos expuestos, fundamentalmente del arco neural. Por su parte, las vértebras distales estaban aún dentro de la roca cuando fueron halladas, lo que permitió una mejor preservación de esta porción de la serie.

Integridad y tipo de fracturas

Los 28 elementos recuperados estaban incompletos (Tabla 1). Solamente el arco hemal UNPSJB-Pv 959/17 posee una única fractura, la cual es de forma plana y transversal a ambas ramas bifurcadas. Los

restantes elementos, que representan el 96.43%, poseen dos o más fracturas, en general más de tres (Tabla 1), aunque sin una orientación principal.

En el lateral derecho de la serie caudal, que yacía expuesto al momento del hallazgo, las roturas afectaron mayormente a las estructuras elongadas como procesos transversos, prezigapófisis, espinas neurales y hemapófisis. Esto se evidencia por la pérdida de material óseo superficial y el desarrollo de bordes irregulares (Figuras 4a-4c y 5a-5c). Mientras que el lateral izquierdo, que se mantenía enterrado en el sedimento areno-arcilloso, está mejor preservado, con una menor pérdida de material superficial respecto al lateral derecho, aunque presenta un complejo de fracturas multidireccionales (Figura 4a-4c).

En las caras laterales izquierdas de las vértebras, son dominantes las fracturas longitudinales (56.85%) por sobre las oblicuas (25.5%) y más aun sobre las transversales (17.65%). En las caras laterales derechas los tipos de fracturas se reparten más equitativamente, reconociéndose 35.9% de fracturas longitudinales, 25.65% de oblicuas y 38.45% de transversales (Tabla 1).

En los procesos transversos son muy notorias las fracturas transversales al desarrollo de la estructura y que abarcan todo el perímetro de la misma. A su vez, en la base de los mismos es recurrente el desarrollo de fracturas subcirculares (Figura 4a-4c). Mientras que en las hemapófisis las fracturas son principalmente longitudinales y paralelas al mayor desarrollo del hueso y al estriamiento longitudinal producido por meteorización (Figura 5a-5c).

Algunas de estas fracturas presentan rechazos de hasta 2 mm, rellenos de sedimentos finos poco consolidados de la fracción arena fina y pelitas, y con cemento mineral de calcita (Figura 7). Este relleno sedimentario es, en cuanto a su composición mineral y su granulometría, similar a la matriz sedimentaria que contiene a los elementos conservados.

La fracturación y humedad presente en los restos recuperados provocó la pérdida de fragmentos óseos durante la extracción, fundamentalmente en la hemapófisis.

Orientación

La serie caudal articulada presenta una orientación media este-oeste (N 265°). Por su parte, las paleocorrientes medidas en sitios de la costa del lago, indican una dirección de escurrimiento regional de los sistemas fluviales hacia el sureste, con un valor promedio de N 141° y normal a ésta la de los desbordamientos (Allard y Casal, 2013). Consecuentemente, se observa que la orientación de la serie caudal es aproximadamente perpendicular a las paleocorrientes de los procesos hidráulicos de desbordamiento que los soterraron.

Grado de abrasión

En los fósiles analizados, no se observaron marcas de abrasión pre-sepultamiento. Esto permite asignarlos a la categoría 1 (intacto) de la propuesta de Alcalá (1994) (Tabla 1).

Grado de articulación

Los elementos vertebrales preservados se hallaban articulados (*sensu* Behrensmeyer, 1991). Es decir que estaban en conexión, manteniendo sus posiciones anatómicas relativas y presentaban un claro curvamiento dorsal (Figura 2, Tabla 1). Las hemapófisis recuperadas corresponden a las vértebras caudales anteriores, que en el campo se disponían paralelas entre sí y estaban proyectadas distalmente con un ángulo de 52° respecto del eje medial de la serie caudal.

Arqueamiento

El primer tercio de la serie caudal (A-A') incluye seis vértebras anteriores y su eje medial presenta un ángulo $\alpha = 284^\circ$, el segundo

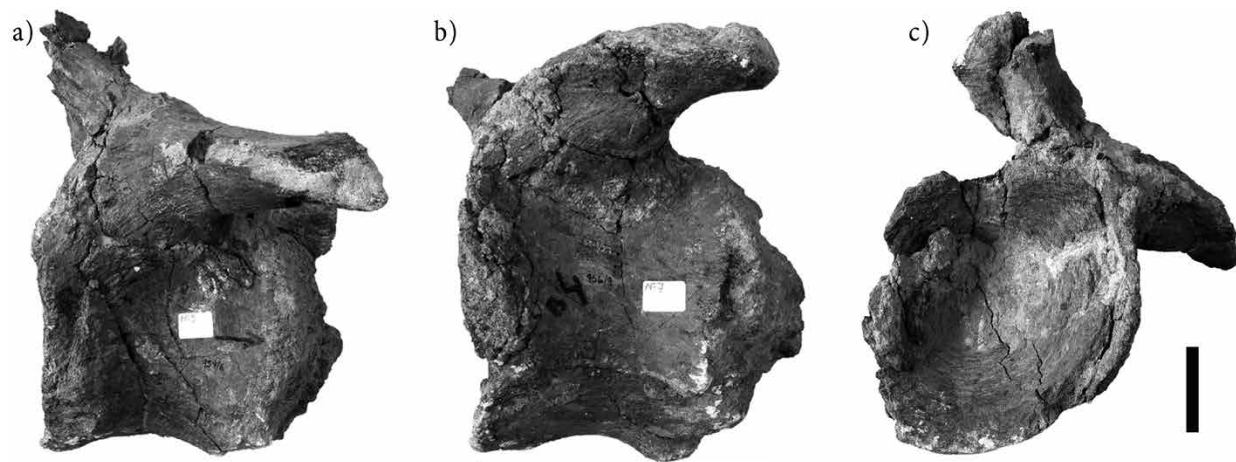


Figura 4. Estriamiento y fracturación en vértebras caudales de *Aeolosaurus colhuehuapensis*, a) UNPSJB-Pv 959/6 en vista lateral, b) UNPSJB-Pv 959/9 en vista lateral y c) UNPSJB-Pv 959/9 en vista anterior. Escala 5 cm.

tercio (B-B') con siete vértebras posee un ángulo $\beta = 322^\circ$ y el último tercio (C-C') con ocho vértebras y un ángulo $\gamma = 0^\circ$, todos respecto del norte. En relación al primer segmento, que corresponde a la parte más anterior de la serie caudal, el segundo se incrementa en 38° , mientras que el tercer segmento también lo hace en 38° respecto del segundo y 76° en relación al primer segmento (Figura 8).

Grado de bioerosión

En la serie caudal no se han registrado marcas de bioerosión por efectos mecánicos (Tabla 1), como las producidas por dientes o garras de carroñeros y predadores. También están ausentes las bioerosiones producidas por raíces, insectos u otros microorganismos.

Deformación plástica

La deformación plástica pudo ser reconocida macroscópicamente en la vértebra UNPSJB-Pv 959/22 (Figura 9). En vista posterior, el contorno subcircular original de la vértebra se modificó a un diseño elipsoidal (Figura 9a) y el eje mayor se dispone diagonalmente desde la posición dorso-lateral derecha hacia la ventro-lateral izquierda. Este cambio de forma se manifiesta por una variación en los ángulos entre los ejes del hueso, lo que determina una deformación angular (Ψ) que es posible dimensionar a partir del ángulo de cizalla (ψ) y del valor de la cizalla (γ). Este ángulo se calcula a partir de dos ejes que inicialmente eran normales entre sí (Figura 9b), considerando la desviación experimentada por ese ángulo recto original. Después de la deformación, el centro vertebral presenta un ángulo de cizalla de 52° (Figura 9c), por lo tanto, el valor de la cizalla es la tangente del ángulo de cizalla: $\gamma = \tan\psi$, $\gamma = \tan 52^\circ$, $\gamma = 1.279$.

Permineralización

Mediante un análisis químico cualitativo (Skoog et al., 2005), se aplicó una solución de tiocianato de potasio sobre un fragmento de material fósil molido y en medio ácido. Como resultado se obtuvo un color rojo en la solución, que, de acuerdo a los autores mencionados, determina la presencia del catión Fe^{+3} en la composición del fósil. Sobre otro resto fósil, también finamente molido, se aplicó ácido clorhídrico (HCl) 2M y se detectó la presencia de carbonato de calcio ante la fuerte efervescencia. Estas características fueron corroboradas a partir de la observación de cortes delgados al microscopio petrográfico (Figura 10).

La permineralización de las cavidades vasculares de los osteones del tejido óseo se produjo en dos etapas. Inicialmente, los óxidos de hierro

precipitaron a partir de circulación de fluidos en esa estructura porosa como primera capa mineral, principalmente sobre los bordes de las cavidades. Sin embargo, en algunos casos estos óxidos rellenaron por completo las cavidades vasculares, así como también los osteoplastos. En otros casos, en un evento permineralizador posterior, la calcita relleno la parte central de los osteones y los canales de Volkmann (Figura 10).

Encostramiento

Sobre la cara lateral derecha de algunas vértebras (35.71%) se observa una costra de 1 a 2 mm de espesor, de color gris y fuertemente adherida al fósil. La misma posee una composición carbonática, con fuerte efervescencia ante el ácido clorhídrico, y en algunos sectores se observan pequeñas oolitas de la misma composición química. En ningún caso este precipitado químico está relleno de fracturas.

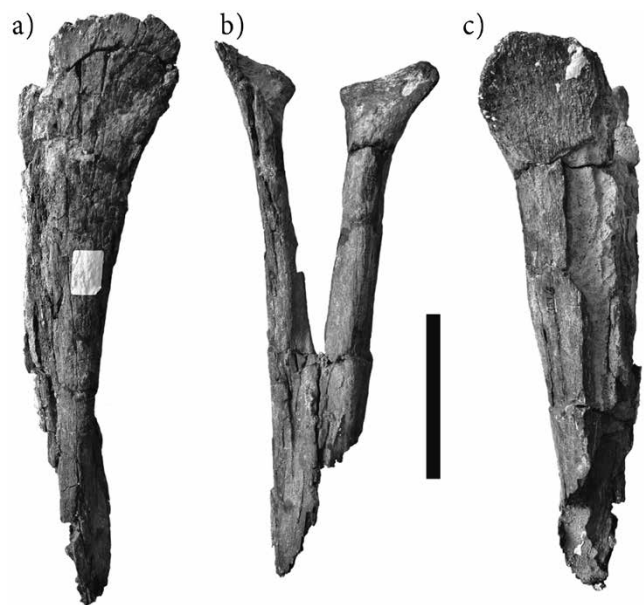


Figura 5. Estriamiento y fracturación en la hemapófisis UNPSJB-Pv 959/5 de *Aeolosaurus colhuehuapensis*, a) en vista lateral izquierda, b) en vista posterior y c) en vista lateral derecha. Escala 10 cm.

Tabla 1. Atributos tafonómicos presentes en los restos de *Aeolosaurus colhuehuapensis*.

Atributo	Descripción
Número de huesos	21 vértebras caudales y 7 hemapófisis
Número de taxa	1
Número de individuos	1
<i>Meteorización</i>	
Categoría 1	100%
<i>Integridad</i>	
Elementos rotos	100%
<i>Número de fracturas</i>	
Una fractura	3.57%
Dos o más fracturas	96.43%
<i>Tipo de fracturas lateral izquierdo</i>	
Longitudinales	56.85%
Transversales	17.65%
Oblicuas	25.50%
<i>Tipo de fracturas lateral derecho</i>	
Longitudinales	35.90%
Transversales	38.45%
Oblicuas	25.65%
<i>Abrasión</i>	
Categoría 1	100%
<i>Articulación</i>	
Articulados	100%
Deformación plástica	1 resto (3.57%)
Permineralización	óxidos de hierro y calcita (CaCO_3)
<i>Encostramiento</i>	
Costra superficial CaCO_3	35.71%

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La conservación de un esqueleto depende de factores como la intensidad de transporte, la acción de carroñeros y la tasa de sedimentación, entre otros (Faux y Padian, 2007). Además, la mayoría de los esqueletos de vertebrados se desarticula antes del sepultamiento y raramente grandes esqueletos son transportados en forma articulada (Davis y Briggs, 1998). De esta manera, el conocimiento generado sobre estos fósiles es parcial y limitado. Esto queda evidenciado en los depósitos fluviales de la Formación Bajo Barreal, donde existe un predominio de hallazgos de restos asignados a saurópodos desarticulados y aislados (Casal e Ibiricu, 2010). Esto resalta la importancia del análisis tafonómico realizado en este trabajo, a partir del hallazgo de 21 vértebras caudales con siete hemapófisis articuladas correspondientes al titanosaurio *Aeolosaurus colhuehuapensis*.

En general, los fósiles de dinosaurios se encuentran en facies fluviales (Martínez *et al.*, 2004; Calvo *et al.*, 2007; Filippi *et al.*, 2011; Casal *et al.*, 2013, entre muchos otros) y en menor medida en facies lacustres (González Riga *et al.*, 2008, entre otros). Como se mencionó, la presencia de restos articulados es poco frecuente, principalmente en grandes saurópodos, y su hallazgo revelaría la presencia de tejidos blandos ricos en colágeno en las articulaciones al momento del sepultamiento. Estos elementos así preservados, permiten realizar inferencias relativas sobre la tasa de sedimentación, ya que un esqueleto tiene más posibilidades de preservarse articulado si existe un rápido enterramiento debido a que queda menos tiempo expuesto a la acción de agentes físicos y bióticos que desarticulen y dispersen los elementos esqueléticos. En

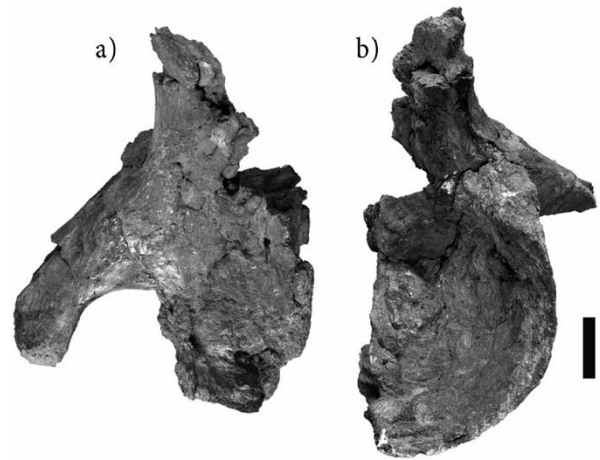


Figura 6. Deformación frágil y erosión por exhumación del lateral derecho de la vértebra caudal UNPSJB-Pv 959/6 de *Aeolosaurus colhuehuapensis*, a) en vista dorsal, b) en vista anterior. Escala 5 cm.

particular, el depósito de desbordamiento portador de los restos de *Aeolosaurus colhuehuapensis*, con alta tasa de sedimentación y baja energía del medio, habría favorecido la preservación de elementos esqueléticos articulados. Estas propiedades permiten caracterizar a los subambientes de la planicie de inundación proximal como sitios apropiados para la preservación de restos de vertebrados con poca exposición subaérea, escaso transporte y alto grado de articulación. Para casos similares, en facies de desbordamiento, se han definido distintos modos tafonómicos (Behrensmeyer, 1988; Behrensmeyer y Hook, 1992) en los que los factores sedimentológicos son decisivos en la preservación de los fósiles. Por ejemplo, el titanosaurio *Mendozasaurus neguyelap* (González Riga, 2003) fue hallado en facies de *crevasse splay*, y vinculado a un modo tafonómico denominado “asociación ósea de desbordamiento (*overbank*)” (González Riga y Astini, 2007).

La serie caudal aquí estudiada presenta una orientación dominante

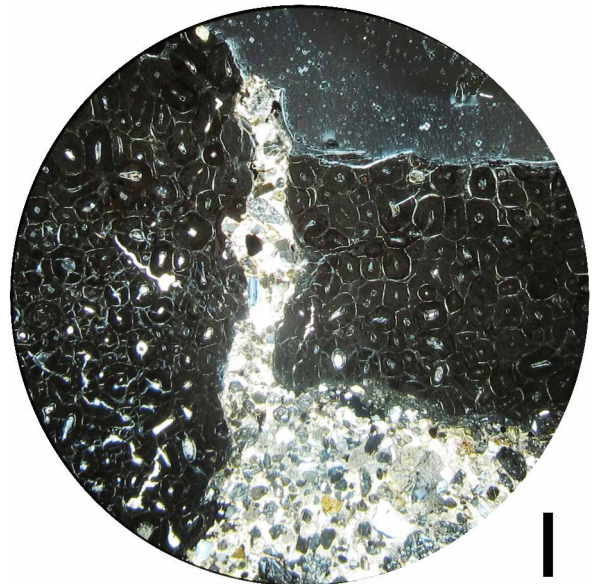


Figura 7. Sección transversal de la hemapófisis UNPSJB-Pv 959/5 al microscopio petrográfico bajo luz polarizada. Fracturación y relleno sedimentario con cemento carbonático. Escala 1 mm.

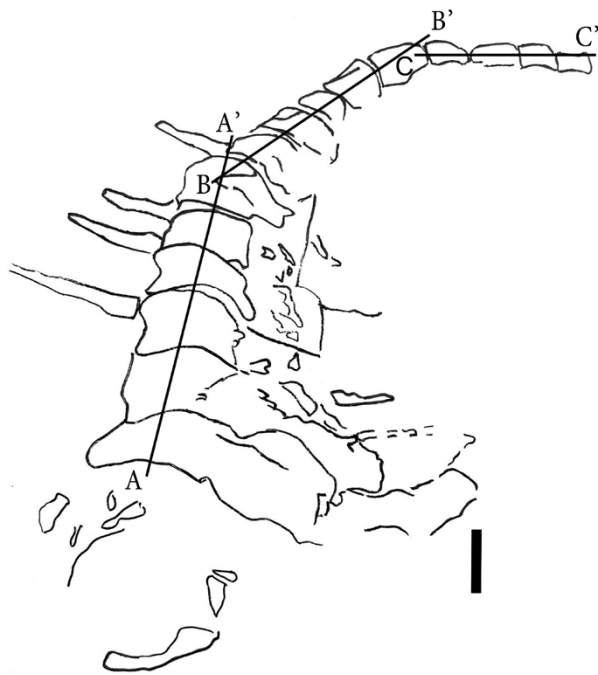


Figura 8. Arqueamiento dorsal de la serie de vértebras caudales articuladas de *Aeolosaurus colhuehuapensis* (Casal et al., 2007) donde se indican los segmentos (A-A', B-B' y C-C') en que se dividió la misma para el estudio. Escala 10 cm.

este-oeste, aproximadamente perpendicular a las paleocorrientes (N 141°) de los procesos hidráulicos de desbordamiento que la soterraron. Esto indicaría que los flujos hidráulicos no tenían la suficiente profundidad y energía como para orientar los materiales según la dirección de la corriente (Voorhies, 1969; Behrensmeyer, 1990), teniendo en cuenta también las dimensiones de estos fósiles.

Las escasas evidencias de meteorización pre-sepultamiento, la ausencia de abrasión, el grado de articulación, la ausencia de marcas de bioerosión mecánica y las características del depósito sedimentario, sugieren que los restos no fueron muy movilizados y que el tiempo de exposición subaérea fue relativamente breve (Behrensmeyer, 1978; Alcalá, 1994; Lyman, 1994). En consecuencia, se considera que los materiales correspondientes a *Aeolosaurus colhuehuapensis* serían autóctonos (*sensu* Fernández-López, 2000). De acuerdo con Kidwell et al. (1986), los restos autóctonos pueden tener un cierto grado de retrabajo pero sin ser transportados fuera de su hábitat original. Además, la presencia de elementos articulados sugiere que no existió reelaboración tafonómica (Alcalá, 1994; Fernández-López, 2000).

El desarrollo de estrías y fracturas longitudinales se vincula a la disposición de las fibras de colágeno y del tejido blando, y se interpreta como un proceso propio del hueso fresco producido durante la etapa bioestratinómica o diagenética muy temprana (Haynes, 1980; Polonio y López-Martínez, 2000). Por su parte, las fracturas oblicuas y transversales presentes en las caras laterales y en las superficies articulares de las vértebras, así como en las hemapófisis, se atribuyen a un origen fosildiagenético, por acción de elevadas presiones litostáticas y compactación diferencial (Polonio y López-Martínez, 2000). Esto se fundamenta en el hecho de que las fracturas se producen en ángulos aproximadamente rectos respecto a la dirección principal de las fibras de colágeno. Este comportamiento frágil de los restos ante un esfuerzo, requiere que los mismos presenten propiedades isotropas propias de la etapa fosildiagenética, distintas de las marcadamente anisotropas iniciales (Shipman et al., 1981; Alcalá Martínez y Martín Escorza, 1988,

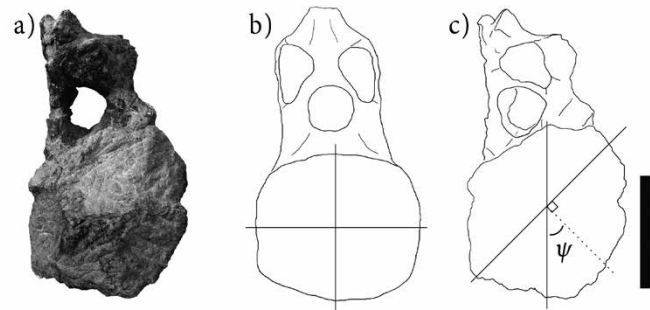


Figura 9. Deformación plástica en la vértebra caudal distal UNPSJB-Pv 959/26, a) vértebra recuperada, b) reconstrucción al estado original, c) deformación angular, Ψ , ángulo de cizalla, ψ . Escala 5 cm.

Alcalá y Escorza 1998; Polonio y López-Martínez, 2000; Fernández-López y Fernández-Jalvo, 2002).

Por su parte, la carga litostática también puede provocar la deformación permanente de las rocas y, por lo tanto, de los restos contenidos en ellas. Esto se ha reconocido macroscópicamente y dimensionado en la vértebra caudal distal UNPSJB-Pv 959/26. El comportamiento dúctil habría ocurrido antes del reemplazo total por mineral, etapa durante la cual los huesos poseen cierta plasticidad ante la presencia de una fuerza externa (Polonio y López-Martínez, 2000). De esta manera, en el campo dúctil el hueso se deforma sin romperse o fallarse, acomodando su forma plásticamente a un estado de menor tensión. La existencia de una sola vértebra con este tipo de deformación, probablemente se debe a una variación litológica local limitada al sector donde se encontró el material afectado. No obstante, la falta de información de campo con la que se cuenta impide interpretar con mayor precisión este fenómeno.

Respecto a la permineralización de las cavidades vasculares de los osteones del tejido óseo, se diferenciaron dos etapas. En la primera se detectó la presencia de óxidos de hierro sobre los bordes de las cavidades o rellenando completamente las mismas, y en la segunda se encontró la precipitación de calcita en la parte central de los osteones que no fueron rellenados por completo con los óxidos. Una secuencia de permineralización similar fue descrita por González Riga y Astini (2007) en restos del saurópodo titanosaurio *Mendozasaurus neguyelap* (González Riga, 2003).

Se ha mencionado que la serie caudal estudiada presenta evidencias de una intensa meteorización reciente. Esto está vinculado a la eliminación de la pila sedimentaria por efectos de la erosión y la consecuente modificación de los elementos preservados por factores meteorológicos recientes, tales como la variación térmica y la acción del agua dentro de las fracturas (crioclastia), lo que generó nuevas fracturas y el aumento de tamaño de las ya existentes. A su vez, el arrasamiento de diferentes estructuras luego de que las vértebras fueran exhumadas constituye una evidencia de procesos de erosión intensos. Esto último sería consecuencia de la acción conjunta de agentes erosivos externos como el viento y la acción del oleaje de acuerdo al nivel del agua del lago Colhué Huapi. Se infiere que el encostramiento presente en las vértebras corresponde a una precipitación química reciente de soluciones carbonáticas disueltas en el agua del lago. Al descender su nivel, el menor volumen de agua presente se satura en este soluto provocando la precipitación.

Una discusión particular requiere el arqueamiento dorsal que presenta la serie caudal, algo no documentado hasta el momento en otros ejemplares recuperados de los "estratos del lago Colhué Huapi", de la Formación Bajo Barreal y del Grupo Chubut en general. Al respecto, la disposición de un esqueleto fósil responde a la anatomía y modo de muerte del organismo como factores intrínsecos, y al ambiente de

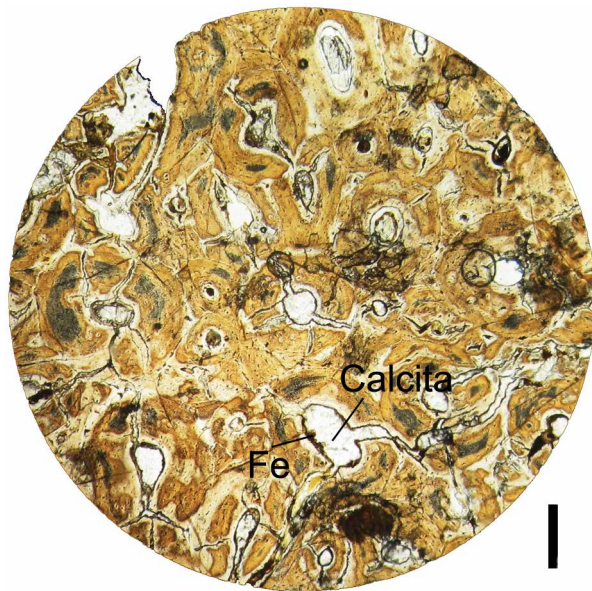


Figura 10. Sección transversal de la hemapófisis UNPSJB-Pv 959/5 al microscopio petrográfico bajo luz polarizada. Se observa el relleno de los canales vasculares, incluyendo óxidos de hierro en los bordes y calcita (CaCO_3) en el centro de las cavidades. Escala 1 mm.

acumulación y sepultamiento como factores extrínsecos (Fernández-López, 2000).

Para interpretar las posibles causas del arqueamiento en la serie caudal de *Aeolosaurus colhuehuapensis*, la misma se dividió en tres segmentos considerando los cambios más notorios de flexión dorsal (Figura 8). El primer segmento (A-A') incluye desde la vértebra caudal número tres a la ocho, el segundo (B-B') desde la nueve a la quince y el último (C-C') desde la dieciséis hasta la veintitrés según lo interpretado por Casal *et al.* (2007) en la descripción de los materiales. Cada segmento incrementa dorsalmente su curvatura de manera gradual en 38° respecto del anterior. Ibiricu *et al.* (2013c) proponen que el músculo *caudofemoralis longus*, se extiende en diferentes secciones de la serie caudal dependiendo del grupo al que pertenezca dentro de Titanosauria. En este sentido y siguiendo la propuesta planteada por estos autores, en *A. colhuehuapensis* el músculo *caudofemoralis longus* se extendería hasta las vértebras caudales nueve o doce como máximo, coincidiendo con el inicio del segundo segmento definido en este trabajo. Por lo tanto, la ausencia parcial y total del músculo mencionado en los segmentos B-B' y C-C' respectivamente, podría estar vinculado con el incremento en la flexión de los mismos.

Esta uniformidad en el aumento de la curvatura se corresponde con la propuesta de Faux y Padian (2007), quienes indican que la adquisición de una postura opistótoma implica que los sucesivos segmentos vertebrales se flexionen aproximadamente en igual número de grados, a diferencia de lo que ocurre si el curvamiento es producto de corrientes fluviales, acción de carroñeros o predadores, u otros efectos perturbadores.

La postura opistótoma está registrada con mayor frecuencia en pterosaurios, aves, dinosaurios saurópodos, y en mamíferos placentarios (Weigelt, 1927). Es especialmente común en dinosaurios terópodos, menos frecuente en ornitisquios y no hay citas para cocodrilos (Faux y Padian, 2007). Para dinosaurios de Patagonia (Argentina), son ejemplos el ornitópodo *Talenkauen santacrucensis* (Novas *et al.*, 2004), los juveniles prosaurópodos *Mussaurus* (Bonaparte y Vince, 1979), el abelisaurio *Skorpiovenator bustingorryi* (Canale *et al.*, 2009) y también

es mencionado para una serie de pocas vértebras caudales correspondientes al titanosaurio *Bonitasaura salgadoi* (Pérez *et al.*, 2009).

Autores como Moodie (1923), Weigelt (1927) y más recientemente Eberth y Currie (2005), proponen que el arqueamiento opistótomo responde a procesos de desecación, envenenamiento, enfermedades o ahogamiento. Sin embargo, Hennig (1915) sugiere que el curvamiento dorsal es independiente del modo de muerte. Para Schäfer (1972) no ocurriría el arqueamiento si el organismo está húmedo. También, esta postura se ha atribuido a la deshidratación de tejidos en ambientes hipersalinos (Schäfer, 1972; Seilacher *et al.*, 1985; Wellnhofer *et al.*, 1991; Davis, 1996), lo que fue contrastado por experiencias de laboratorio de Faux y Padian (2007). Para Krauss *et al.* (2005) esta postura debería establecerse durante un corto tiempo posterior a la muerte y poco antes de ser enterrado.

Por su parte, el *rigor mortis* o rigidez cadavérica, fue utilizado también para explicar la postura opistótoma de otros tetrápodos como aves, reptiles y mamíferos (Gillette, 1994; Laws, 1996; Pérez *et al.*, 2009). Sin embargo, para Faux y Padian (2007) el *rigor mortis* no causa contracción muscular sino sólo endurecimiento, por lo tanto no produce por sí mismo arqueamiento opistótomo. En este sentido, el *rigor mortis* puede preservar esta postura si ya ha sido adquirida previamente por el organismo. Otra argumentación, por factores extrínsecos al organismo, es que el desplazamiento *post mortem* de un esqueleto causado por una corriente de agua tendría una influencia importante en su postura final (de Buissonjé, 1985; Frey y Martill, 1994). De esta manera, si la disposición del organismo es perpendicular a la dirección de la paleocorriente, la cola y el cuello podrían arquearse, aunque el curvamiento sería aleatorio y no se incrementaría de manera gradual (Faux y Padian, 2007).

A partir de experimentos y observaciones en vertebrados actuales, Faux y Padian (2007) concuerdan con la propuesta de Moodie (1918, 1923), quien propuso que la postura opistótoma en vertebrados fósiles refleja una condición patológica que provoca un posterior mal funcionamiento del sistema nervioso central (SNC). Las causas que podrían generar un daño en el SNC son numerosas y entre ellas se encuentran las infecciosas, congénitas, enfermedades adquiridas, lesiones traumáticas, colapso del sistema circulatorio, ahogamiento, insuficiencia respiratoria, ingestas tóxicas con posterior envenenamiento, deshidratación y deficiencias nutricionales (Faux y Padian, 2007). No obstante, la información disponible hasta el momento no permite vincular fehacientemente la muerte de *Aeolosaurus colhuehuapensis* con ninguna de las planteadas anteriormente. En definitiva, si bien hay un espectro importante de causas que provocarían el daño del SNC, para Faux y Padian (2007) no hay dudas de que esta postura se inicia durante los últimos momentos de vida del organismo y cerca de su muerte, no después de la muerte como proponen Krauss *et al.* (2005); es decir, que sería *perimortem* y no *postmortem*. La posterior aparición del *rigor mortis* fijaría el esqueleto en esta posición y, si no es perturbado por factores hidráulicos o de carroñeros, se sepulta con esa postura y se preserva con el arqueamiento opistótomo. Esto sería coherente con lo observado en *Aeolosaurus colhuehuapensis*, donde a partir de las evidencias presentes en los restos y en los depósitos sedimentarios se interpreta un enterramiento rápido vinculado a un breve tiempo de exposición subaérea, sin actividad de predadores y/o carroñeros y con un transporte escaso o nulo.

AGRADECIMIENTOS

A E. Ivany por su permanente colaboración. A N. Foix por las enriquecedoras discusiones sobre la geología de la región y su constante colaboración. A D. Codega por la celeridad en la realización de los cor-

tes petrográficos y a C. Navarrete por su colaboración en la descripción de los mismos. A I. Casal por la preparación de las imágenes. A los revisores (anónimos) y editores que permitieron mejorar el manuscrito.

REFERENCIAS

- Alcalá, L., 1994, Macromamíferos Neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel: Instituto de Estudios Turolenses y Museo Nacional Ciencias Naturales, Madrid, 554 pp.
- Alcalá, L., Escorza, C.M., 1998, Modelling diagenetic bone fractures: Bulletin Société Géologique de France, 169, 101-108.
- Alcalá Martínez, L., Martín Escorza, C., 1988, Fracturación en los metápodos de Hipparion: Geogaceta, 5, 41-44.
- Allard, J.O., Casal G.A., 2013, Análogos de afloramientos del Cretácico Superior en las nacientes del río Chico: sedimentología, paleoambiente, características geométricas y heterogeneidades intra-reservorio, en Paredes, J.M., Foix, N. (eds.), Resúmenes Primeras Jornadas Geológicas de la Cuenca del Golfo San Jorge: Comodoro Rivadavia, Argentina, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Editorial Universitaria de la Patagonia, 17-18.
- Behrensmeyer, A.K. 1978, Taphonomic and ecologic information from bone weathering: Paleobiology, 4, 150-162.
- Behrensmeyer, A.K., 1988, Vertebrate preservation in fluvial channels: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 63, 183-189.
- Behrensmeyer, A.K., 1990, Taphonomy, en Briggs, D., Crowther, P. (Eds.), Palaeobiology, a synthesis: Blackwell Scientific Publications, p. 232-235.
- Behrensmeyer, A.K., 1991, Terrestrial vertebrate accumulations, en Allison, P.A., Briggs, D.E.G. (eds.), Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record: New York, Plenum Press, 291-335.
- Behrensmeyer, A.K., Hook, R.W., 1992, Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes, in Behrensmeyer, A., Damuth, J., Di Michele, W., Potts, R., Sues, H.-D., Wings, S. (eds.), Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals: University of Chicago Press, Chicago, 15-136.
- Bonaparte, J.F., 1992, Una nueva especie de Triconodonta (Mammalia), de la Formación Los Alamitos, provincia de Río Negro y comentarios sobre su fauna de vertebrados: Ameghiniana, 29, 99-110.
- Bonaparte, J.F., Vince, M., 1979, El hallazgo del primer nido de dinosaurios triásicos (Saurischia, Prosauropoda), Triásico Superior de Patagonia, Argentina: Ameghiniana, 16, 173-182.
- Bridge, J.S., 2003, Rivers and Floodplains: Forms, Processes and Sedimentary Record: Wiley-Blackwell, 504 pp.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., González Riga, B.J., Kellner, A.W., 2007, A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur: Anais da Academia Brasileira de Ciências, 79(3), 529-541. doi:10.1590/0001-37652007000300013.
- Canale, J.L., Scanferla, C.A., Agnolin, F.L., Novas, F.E., 2009, New carnivorous dinosaur from the Late Cretaceous of NW Patagonia and the evolution of abelisaurid theropods: Naturwissenschaften, 96, 409-414.
- Candeiro, C.R.A., 2010, Record of the genus *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauria) in the Late Cretaceous of South America: paleogeographic implications: Estudios Geológicos, 66(2), 243-253, doi:10.3989/egool.40338.081.
- Casal, G., Luna, M., Martínez, R., Lamanna, M., Sciutto, J.C., Ivany, E., 2006, La fauna Campaniana-Maastrichtiana? de la Formación Bajo Barreal en el E-SE del Lago Colhué Huapi, Provincia de Chubut, Argentina: Ameghiniana, 40(4), 61R.
- Casal, G.A., Ibiricu, L.M., 2010, Materiales asignables a *Epachthosaurus* Powell, 1990 (Sauropoda, Titanosauria) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior, Chubut, Argentina: Revista Brasileira de Paleontologia, 13, 1-10.
- Casal, G., Martínez, R., Luna, M., Sciutto, J.C., Lamanna, M., 2007, *Aeolosaurus colhuehuapensis* sp. nov. (Sauropoda, Titanosauria) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior de Argentina: Revista Brasileira de Paleontologia, 10, 53-62.
- Casal, G., Candeiro, C.R.A., Martínez, R., Ivany, E., Ibiricu, L.M., 2009, Dientes de Theropoda (Dinosauria: Saurischia) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior, Provincia del Chubut, Argentina: Geobios, 42, 553-560.
- Casal, G., Martínez, R., Luna, M., Ivany, E., Ibiricu, L.M., 2010, Un nuevo titanosaurio articulado de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior tardío del Sur de Chubut. Aspectos ambientales y tafonómicos: Ameghiniana, 47(4), 6R.
- Casal, G.A., Martínez, R.D., Ibiricu, L.M., González Riga, B.J., Foix, N., 2013, Tafonomía del dinosaurio terópodo *Aniksosaurus darwini*, Formación Bajo Barreal, Cretácico tardío de Patagonia (Argentina): Ameghiniana, 50(6), 571-592.
- Davis, P.G., 1996, The taphonomy of *Archaeopteryx*: Bulletin of the National Science Museum, 22C, 91-106.
- Davis, P.G., Briggs, D.E.G., 1998, Impact of decay and disarticulation on the preservation of fossil birds: Palaios, 13, 3-13.
- de Buisson, P.H., 1985, Climatological conditions during deposition of the Solnhofen limestones, en Hecht, M.K., Ostrom, J.H., Viohl, G., Wellnhofer, P. (eds.), The beginnings of birds: proceedings of the International Archaeopteryx Conference, 1984: Eichstätt, Freunde des Jura-Museums, 45-65.
- Eberth, D.A., Currie, P.J., 2005, Vertebrate taphonomy and taphonomic modes, in Currie, P.J., Koppelhus, E.B. (eds.), Dinosaur Provincial Park, A spectacular ancient ecosystem revealed: Indiana University Press, Bloomington, 453-477.
- Faux, C.M., Padian, K., 2007, The opisthonic posture of vertebrate skeletons: postmortem contraction or death throes?: Paleobiology, 33, 201-226.
- Fernández-López, S.R., 2000, Temas de tafonomía: Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, España, Madrid, 167 pp.
- Fernández-López, S.R., Fernández-Jalvo, Y., 2002, The limit between biostratigraphy and fossilization, en de Renzi, M., Pardo Alonso, M.V., Belinchon, M., Peñalver, E., Montoya, P., Marquez-Aliaga A., (eds.), Current topics on taphonomy and fossilization, 1º Congreso Internacional de Tafonomía: Valencia, España, Ajuntament de Valencia, 27-36.
- Filippi, L.S., García, R.A., Garrido, A.C., 2011, A new titanosaur sauropod dinosaur from the Upper Cretaceous of North Patagonia, Argentina: Acta Palaeontologica Polonica, 56(3), 505-520.
- Frey, E., Martill, D.M., 1994, A new pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Brazil: Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie: Abhandlungen, 194, 379-412.
- Gillette, D.D., 1994, *Seismosaurus* the earth shaker: New York, Columbia University Press, 205 pp.
- González Riga, B.J., 2003, A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza Province, Argentina: Ameghiniana, 40(2), 155-172.
- González Riga, B.J., Astini, R., 2007, Fossil preservation of large titanosaur sauropods in overbank fluvial facies: a case study in the Cretaceous of Argentina: Journal of South American Earth Sciences, 23(4), 290-303.
- González Riga, B.J., Calvo, J.O., Porfiri, J., 2008, An articulated titanosaur from Patagonia (Argentina): New evidence of neosauropod pedal evolution: Palaeoworld 17, 33-40.
- Haynes, G. 1980. Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and Recent mammalian bones. Paleobiology, 6, 341-351.
- Hennig, E., 1915, *Kentrosaurus aethiopicus*, der Stegosauride des Tendaguru Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin, 1915, 219-247.
- Ibiricu, L.M., Martínez, R.D., Lamanna, M.C., Casal, G., Luna, M., Harris, J., Lacovara, K.J., 2010, A medium sized Ornithomimid (Dinosauria: Ornithischia) from the Upper Cretaceous Bajo Barreal Formation of Lago Colhué Huapi, Southern Chubut province, Argentina: Annals of the Carnegie Museum, 79, 29-40.
- Ibiricu, L.M., Casal, G., Lamanna, M.C., Martínez, R.D., Harris, J., Lacovara, K.J., 2012, The southernmost records of Rebbachisauridae (Sauropoda: Diplodocoidea), from the early Late Cretaceous of central Patagonia: Cretaceous Research, 34, 220-232.
- Ibiricu, L.M., Martínez, R.D., Casal, G.A., Cerda I.A., 2013a, The behavioral implications of a multi-individual bonebed of a small theropod dinosaur: PLoS ONE, DOI: 10.1371/journal.pone.0064253.
- Ibiricu, L.M., Casal, G.A., Martínez, R.D., Lamanna, M.C., Salgado L., 2013b, *Katepensaurus goicocheai* gen. et sp. nov., a Late Cretaceous rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from central Patagonia, Argentina: Journal of Vertebrate Paleontology, 33(6), 1351-1366.

- Ibárcicu, L.M., Lamanna, M.C., Lacovara, K.J., 2013c, The influence of caudofemoral musculature on the titanosaurian (Saurischia: Sauropoda) tail skeleton: morphological and phylogenetic implications: *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, DOI: 10.1080/08912963.2013.787069.
- Kidwell, S.M., Fürsich, F.T., Aigner, T., 1986, Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations: *Palaos* 1, 228-238.
- Krauss, D., Petrucci, D., Lincoln, T., 2005, Results of an experiment in avian taphonomic processes reveal a mechanism for the sub-aqueous deposition of bird remains: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(3), 79A-80A.
- Lamanna, M.C., Luna, M., Casal, G., Martínez, R.D., Ibárcicu, L.M., Sciotto, J., 2003, New Crocodyliform and Dinosaur Discoveries From The Upper Cretaceous (Campanian-Maastrichtian?) Upper Member of the Bajo Barreal Formation, Southern Chubut Province, Argentina: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(3), 70A.
- Laws, R.R., 1996, Paleopathological analysis of a sub-adult *Allosaurus fragilis* (MOR 693) from the Upper Jurassic Morrison Formation with multiple injuries and infections: Bozeman, U.S.A., Montana State University, Master's thesis, 61 pp.
- Luna, M., Casal, G., Martínez, R., Lamanna, M., Ibárcicu, L.M., Ivany, E., 2003, La presencia de un Ornithopoda (Dinosauria: Ornithischia) en el Miembro Superior de la Formación Bajo Barreal (Campaniano-Maastrichtiano?) del sur del Chubut: *Ameghiniana*, 40(4), 61R.
- Lyman, R.L., 1994, *Vertebrate taphonomy*: Cambridge, Cambridge University Press, 524 pp.
- Lynds, R., Hajek, E., 2006, Conceptual model for predicting mudstone dimensions in sandy braided-river reservoirs: *AAPG Bulletin*, 90, 1273-1288.
- Martínez, R.D., Novas, F.E., 2006, *Aniksosaurus darwini* gen. et sp. nov., a new coelurosaurian theropod from the Early Late Cretaceous of Central Patagonia, Argentina: *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 8, 243-259.
- Martínez, R.D., Lamanna, M., Casal, G., Luna, M., Dodson, P., Tiedemann, C., Koprowski, A., 2001, Dinosaurios de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior Temprano del Sur del Chubut: *Ameghiniana*, 38(4), 12R.
- Martínez, R.D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M., Lamanna, M.C., 2004, An articulated specimen of the basal Titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the Early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24, 107-120.
- Miall, A.D., 1996, *The Geology of Fluvial Deposits*: Berlín, Springer, 582 pp.
- Moodie, R.L., 1918, Studies in paleopathology III. Opisthotonus and allied phenomena among fossil vertebrates: *American Naturalist*, 52, 384-394.
- Moodie, R.L., 1923, *Paleopathology: an introduction to the study of ancient evidences of disease*: Urbana, University of Illinois Press, 567 pp.
- Novas, F.E., Cambiaso, A.V., Ambrosio, A., 2004, A new basal iguanodontian (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Patagonia: *Ameghiniana*, 41, 75-82.
- Pérez, L.M., Otero, A., Apesteguía, S., Gallina, P., 2009, Estratigrafía y análisis tafonómico de *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía, en el sitio La Bonita (Cretácico Superior, Río Negro, Argentina): *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 11, 39-48.
- Polonio, I., López-Martínez, N., 2000, Análisis tafonómico de los yacimientos de Somosaguas (Mioceno medio, Madrid): *Coloquios de Paleontología*, 51, 235-265.
- Retallack, G.J., 1988, Field recognition of paleosoils, *en* Reinhardt, J., Sigleo, W.R. (eds.), *Paleosols and Weathering through Geologic Time: Principles and Applications: Special Paper*, Geological Society of America, 216, 1-20.
- Rodríguez, J.F.R., 1993, La depositación de las areniscas verdes (Formación Bajo Barreal, Cretácico Tardío) y sus implicancias tafonómicas, *en* 2º Congreso Geológico Argentino y 12º Congreso de Exploración de Hidrocarburos: Mendoza, Argentina, Actas, 1, 194-199.
- Salgado, L., Coria, R.A., Calvo, J.O., 1997, Presencia del género *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauridae) en la Formación Los Alamitos, Cretácico Superior de la Provincia de Río Negro, Argentina: *Revista Universidade de Guarulhos*, 2, 44-49.
- Santucci, R.M., de Arruda-Campos, A.C., 2011, A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationships of Aeolosaurini: *Zootaxa*, 3085, 1-33.
- Schäfer, W., 1972, *Ecology and paleoecology of marine environments*: Chicago, University of Chicago Press, 568 pp.
- Sciotto, J.C., Césari, O., Iantanos, N., 2001, Hoja geológica 4569-IV Escalante, escala 1:250000: Buenos Aires, Argentina, Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina, Secretaría de Minería de la Nación, Dirección Nacional del Servicio Geológico, 1 mapa.
- Seilacher, A., Reif, W.E., Westphal, F., 1985, Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 311, 5-23.
- Shipman, P., Bosler, W., Davis, K.L., 1981, Butchering of giant *Geladas* in an Acheulian site: *Current Anthropology*, 22, 257-268, doi:10.1086/202663.
- Skoog, D., West, D., Holler, F., Crouch, S., 2005, Valoraciones: valoración por precipitación, *en* *Fundamentos de química analítica*: International Thomson Editores, México, 341-371.
- Teruggi, M.E., Rosetto, H., 1963, Petrología del Chubutiano del Codo del Río Senguerr: Buenos Aires, Boletín de Informaciones Petroleras, 354, 18-35.
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Manera, T., Oliva, C., 2010, Estudio tafonómico de los mamíferos pleistocenos del yacimiento de Playa del Barco (Pehuen Co), provincia de Buenos Aires, Argentina: *Ameghiniana* 47, 137-152.
- Voorhies, M.R., 1969, Taphonomy and population dynamics of the early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska: *Contributions of the Geological Society, Special Papers* 1, 1-69.
- Weigelt, J., 1927 (1989), *Rezente Wirbeltierleichen und ihre palaobiologische Bedeutung* (Recent vertebrate carcasses and their paleobiological implications): Chicago, University of Chicago Press, 179 pp.
- Wellnhofer, P., Sibbick, J., Robinson, M., 1991, *The illustrated encyclopedia of pterosaurs*: London, Salamander, 54 pp.

Manuscrito recibido: Septiembre 24, 2013

Manuscrito corregido recibido: Febrero 28, 2014

Manuscrito aceptado: Marzo 2, 2014