AMEGHINIANA - 2013 - Tomo 50 (6): 571 – 592 ISSN 0002-7014

TAFONOMÍA DEL DINOSAURIO TERÓPODO *ANIKSOSAURUS DARWINI*, FORMACIÓN BAJO BARREAL, CRETÁCICO TARDÍO DE PATAGONIA (ARGENTINA)

GABRIEL A. CASAL[1], RUBÉN D. MARTÍNEZ[1], LUCIO M. IBIRICU[2], BERNARDO GONZÁLEZ RIGA[3] y NICOLÁS FOIX[4]

[1]Laboratorio de Paleovertebrados, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Ruta Prov. n° 1, km 4, 9005 Comodoro Rivadavia, Argentina. *paleogac@yahoo.com.ar* (Casal); *rdfmartinez@yahoo.com* (Martínez).

[2]Centro Nacional Patagónico-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Blvd. Alte. Brown 2915, Puerto Madryn, Argentina. *ibiricu@cenpat.edu.ar*

[3]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, Avda. Ruiz Leal s/ n, Parque Gral. San Martín, 5500 Mendoza, Argentina. *bgonriga@yahoo.com.ar*

[4]Dpto. de Geología (Facultad de Ciencias Naturales), Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Ruta Prov. n° 1, km 4, 9005 Comodoro Rivadavia, Argentina-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina. *nicofoix@unpata.edu.ar*

Resumen. *Aniksosaurus darwini* es un terópodo celurosaurio procedente de la Formación Bajo Barreal, en el sur de Chubut, Patagonia, Argentina, y su edad se asigna al Cretácico Tardío. Los fósiles incluyen restos post craneales de 5 individuos y se preservaron en un depósito de desbordamiento en manto vinculado a un sistema fluvial de baja sinuosidad. Un análisis detallado sobre los aspectos bioestratinómicos, fosildiagenéticos y paleoambientales del sitio permitió reconocer dos estadios de meteorización y su probable vinculación con la acumulación de los elementos esqueletales. Asimismo, marcas de dientes preservadas en un fémur se asignan preliminarmente a un pequeño crocodiliforme. El estudio tafonómico también brinda nuevas evidencias anatómicas referidas a los tejidos blandos. El holotipo MDT-Pv 1/48 corresponde a un miembro posterior derecho con fémur, tibia, fíbula metatarsos y falanges articulados. Las evidencias de meteorización y abrasión por transporte sobre el fémur contrastan marcadamente con la preservación del resto de los huesos de la extremidad, sugiriendo la presencia de un tejido blando protector del tipo podoteca similar al de las aves. La presencia de esta morfología en *Aniksosaurus* indicaría la temprana aparición de este carácter en coelurosaurios basales.

Palabras clave. Bioestratinomía. Fosildiagénesis. Tejidos blandos. Theropoda. Cretácico.

Abstract. TAPHONOMY OF THE THEROPOD DINOSAUR *ANIKSOSAURUS DARWINI*, BAJO BARREAL FORMATION, LATE CRETACEOUS OF PATAGONIA (ARGENTINA). *Aniksosaurus darwini* is a coelurosaurian theropod from the Bajo Barreal Formation (Upper Cretaceous), south of Chubut Province, Patagonia, Argentina. The fossils include postcranial remains of 5 individuals and they were preserved in a overbank mantle deposit associated to a low-sinuosity fluvial system. A detailed analysis on the biostratinomic, fossildiagenetic, and paleoenvironmental aspects of the site of occurrence of *Aniksosaurus* allows us to recognize two meteorization stages and their possible association with the origin of accumulation of the skeletons. Moreover, tooth marks in one of the femora are preliminarily assigned to a small crocodyliform. The taphonomic study adds new anatomic evidence related to soft tissues. The holotype, MDT-Pv 1/48, is represented by an articulated right hindlimb including, femur, tibia, metatarsals and phalanges. The subaerial weathering and abrasion of the femur due to transport strongly contrast with the preservation of the rest of the hindlimb bones, suggesting the presence of a protecting soft tissue resembling the podoteca seen in extant birds. The presence of this soft tissue in *Aniksosaurus*, could support the early occurrence of this feature in basal coelurosaurians.

Key words. Biostratinomy. Fossildiagenesis. Soft tissue. Theropoda. Cretaceous.

El registro y conocimiento de los tetrápodos continentales del Cretácico de Argentina se ha incrementado notablemente en las últimas décadas, especialmente el de la Patagonia (Powell, 2003; Leanza *et al*., 2004; Bonaparte *et al*., 2006; Gasparini *et al*., 2007; Calvo y Porfiri, 2010; Filippi *et al*., 2011; entre otros). Muchos de estos hallazgos han sido efectuados en la Cuenca del Golfo San Jorge, en estratos del Grupo Chubut (Lesta y Ferello, 1972; Martínez *et al*., 2004; Casal *et al*., 2007; Ibiricu *et al*., 2012). También se han efectuado reestudios de antiguos materiales fósiles (Prieto-Marquez y Salinas, 2010; Mannion y Otero, 2012) que contribuyeron al entendimiento de la fauna. Dentro del Grupo Chubut se destaca la Formación

Bajo Barreal (Teruggi y Rosetto, 1963) como una de las unidades patagónicas más relevantes por su diversidad y abundancia paleontológica (Lamanna *et al*., 2001; Martínez *et al*., 2001; Casal *et al*., 2009). En este trabajo se estudia el sitio de procedencia del dinosaurio terópodo *Aniksosaurus darwini* Martínez y Novas, 2006, el cual se denomina Cañadón Las Horquetas y se ubica en la Estancia Laguna Palacios, unos 30 km al noroeste de la localidad de Buen Pasto, en el anticlinal Sierra Nevada, en la provincia de Chubut (44º53′14″S–69º24′35″W) (Fig. 1). Estratigráficamente, procede de areniscas finas de color verde claro ubicadas en la parte baja del Miembro Inferior de la Formación Bajo Barreal, cuya edad se asigna al Cretácico Tardío (Bridge *et al*., 2000). Este sitio forma parte del yacimiento de vertebrados cretácicos más importante de la cuenca del Golfo San Jorge por su abundancia y diversidad en fósiles de saurópodos, terópodos y ornitópodos, y fue dado a conocer inicialmente por Sciutto y Martínez (1994). A pesar de la relevancia de estos hallazgos, y en particular de *Aniksosaurus*, no existen en este sitio estudios tafonómicos de detalle que complementen los estudios sistemáticos y filogenéticos (Martínez, 1998; Lamanna *et al*., 2002, 2004; Martínez y Novas, 2006; Ibiricu *et al*., 2012), y que contribuyan a la interpretación y valoración de nuevos caracteres anatómicos. Hasta el momento sólo se dispone de un estudio tafonómico parcial del sitio (Ibiricu *et al*., 2013). Por ello, el objeto de este trabajo es analizar los aspectos bioestratinómicos, fosildiagenéticos y paleoambientales del sitio de procedencia de *Aniksosaurus* y brindar nuevas evidencias referidas a los tejidos blandos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales preservados de *Aniksosaurus darwini* (Martínez y Novas, 2006) incluyen restos post craneales de 5 individuos recuperados de un único lugar de aproximadamente 8

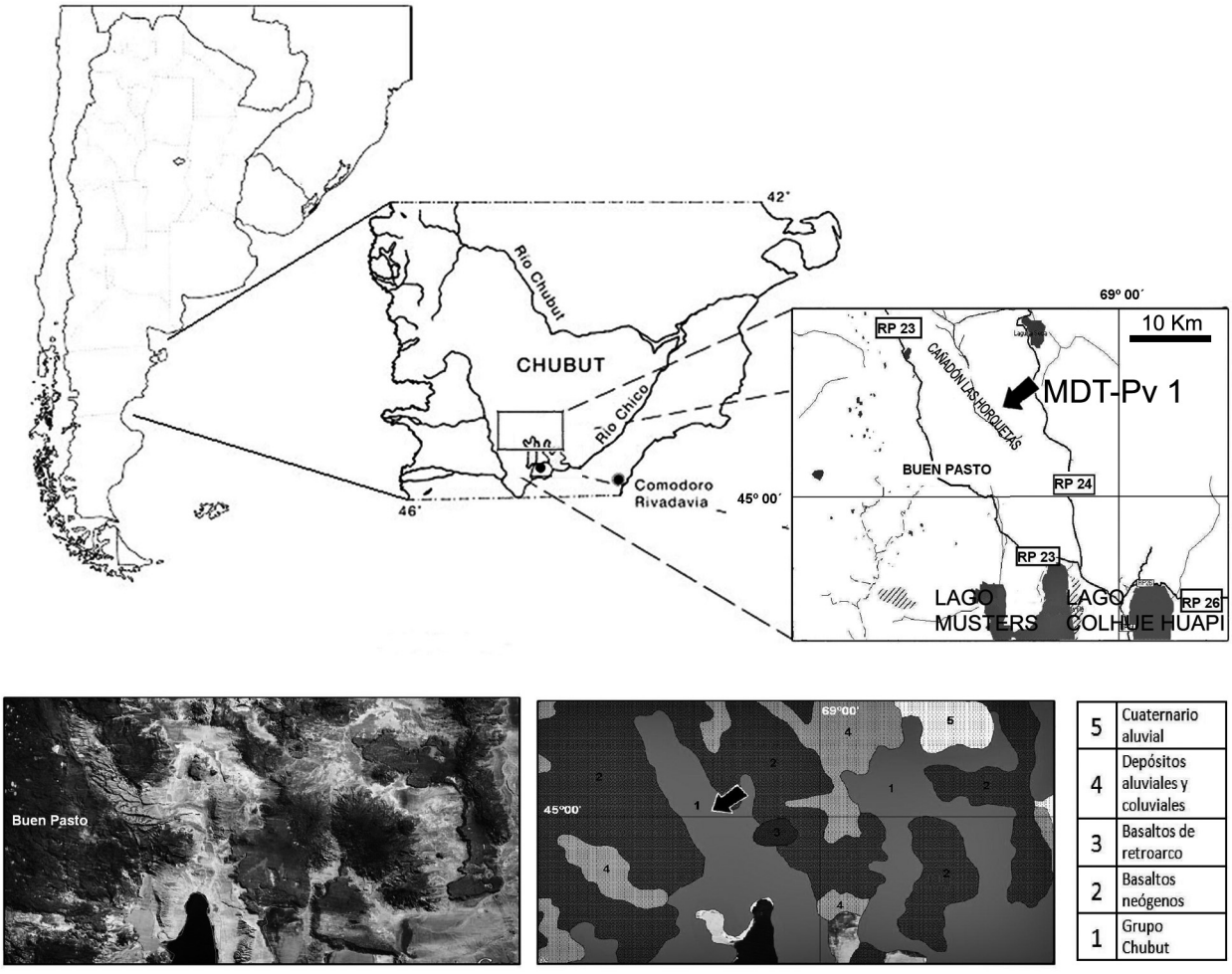

Figura 1. Mapa de ubicación geográfica del yacimiento Cañadón Las Horquetas, estancia Laguna Palacios, de donde proviene *Aniksosaurus darwini*.

m^2 de superficie. El holotipo corresponde a un miembro posterior derecho MDT-Pv 1/48 con fémur, tibia, fíbula, metatarsos y falanges articulados (Fig. 2) y como hipodigma se incluyen los siguientes materiales asociados al holotipo: 1 vértebra cervical (MDT-Pv 1/14), 2 vértebras dorsales (1/6, 1/18), 1 vértebra caudal proximal (1/32), 1 vértebra caudal media (1/13), 6 vértebras indeterminadas (1/7, 1/8, 1/9, 1/15, 1/47, 1/52), 3 arcos neurales indeterminados (1/21, 1/30, 1/46), 3 húmeros izquierdos (1/29, 1/37, 1/42), 2 húmeros derechos (1/16, 1/36), 1 ulna izquierda (1/17), 1 falange ungueal manual (1/40), 3 iliones izquierdos (1/24, 1/33, 1/35), 1 ilion derecho (1/5), 1 isquion izquierdo (1/41), 2 fémures izquierdos (1/23, 1/26), 2 fémures derechos (1/3, 1/27), 3 tibias izquierdas (1/1, 1/22, 1/34), 4 tibias derechas (1/2, 1/10, 1/28, 1/44), 2 metatarsos indeterminados (1/4, 1/45), 1 falange indeterminada (1/43), otros fragmentos (1/11, 1/12, 1/19, 1/20,

Figura 2. Miembro posterior derecho de *Aniksosaurus darwini*, hallado articulado y que corresponde al holotipo (MDT-Pv 1/48). **1,** Fémur, en vista medial; **2,** Tíbia, en vista lateral; **3,** Fíbula, en vista medial; **4,** Pie articulado en vista posterior. Escala= 3 cm.

1/25, 1/31, 1/38, 1/39, 1/49, 1/50 y 1/51). Debido a que la mayoría de los huesos fueron hallados desarticulados, la numeración asignada a cada hueso se basó en el orden de extracción y no a una relación por individuos.

Las secciones estratigráficas en la Formación Bajo Barreal fueron medidas en detalle con báculo de Jacob. Mediante el uso de brújula tipo Brunton se determinaron paleocorrientes y orientación de huesos, base para la realización de un plano tafonómico. 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. Para el estudio tafonómico, sobre la totalidad de los restos recuperados se analizaron los siguientes atributos tafonómicos: grado de meteorización, integridad y tipo de fracturas, orientación, abrasión, desarticulación y dispersión, bioerosión, relleno sedimentario, color e impregnaciones, empaquetamiento; deformación plástica, deformación frágil, permineralización y efectos de exhumación. El material óseo fue caracterizado siguiendo las metodologías de Alcalá (1994), Lyman (1994) y Fernández-López (2000), y se utilizaron los índices de intemperismo propuestos por Behrensmeyer (1978) y de transportabilidad de Voorhies (1969). El estudio de marcas de abrasión producidas por partículas sedimentarias, se realizó sobre las propuestas de Fernández-Jalvo y Andrews (2003) y de Gutiérrez y Kaufmann (2007). El análisis de los tipos de fractura se realizó sobre los huesos largos de las extremidades, considerándose el ángulo formado entre el eje de mayor dimensión próximo-distal y la fractura y reconociéndose 3 tipos: fracturas longitudinales, oblicuas y transversales. Para evaluar las modificaciones en el color de los elementos preservados se realizaron observaciones macroscópicas y también sobre cortes delgados al microscopio petrográfico. Para determinar el grado de impregnación de los huesos, se utilizó la propuesta de Tomassini *et al*. (2010) (modificada de López-González *et al*., 2005), con cinco categorías, que varían entre ausencia total de impregnación (categoría 0) e impregnación completa (categoría 4). La permineralización primaria en los huesos se determinó mediante un análisis químico cualitativo, que incluye la molienda de un fragmento de hueso, acidificación del medio con HCl 1:1 y la aplicación de KSCN (tiocinato de potasio) 0,1M (Skoog *et al*., 2005). Se realizaron cortes delgados en dos tibias (MDT-Pv 1/1 y 1/28) a fin de observar procesos de permineralización primaria y secundaria.

Abreviaturas institucionales. **MDT-Pv**, Museo Desiderio Torres, Paleontología de vertebrados, Sarmiento, Provincia del Chubut, Argentina.

Todos los materiales fósiles están depositados en el Museo Desiderio Torres de la localidad de Sarmiento, Chubut.

MARCO GEOLÓGICO

En la región centro-sur de la provincia del Chubut, República Argentina, están expuestos amplios afloramientos de unidades que conforman el relleno de la cuenca del Golfo San Jorge. Las secuencias sedimentarias cretácicas se reúnen en el Grupo Chubut (Lesta y Ferello, 1972) y corresponden a las formaciones D-129, Matasiete, Castillo, Bajo Barreal y Laguna Palacios. Entre ellas, adquiere especial interés paleontológico y bioestratigráfico la Formación Bajo Barreal. La edad asignada a esta unidad litoestratigráfica ha variado según diversos autores, si bien se cuenta con dataciones absolutas. Inicialmente, Bonaparte y Gasparini (1979) la asignaron al Senoniano sobre la base de la fauna de vertebrados fósiles. Posteriormente, a partir del estudio de esporas y granos de polen en rocas del subsuelo equivalentes al Miembro Inferior de la Formación Bajo Barreal (Formación Cañadón Seco, Miembro Caleta Olivia), Archangelsky *et al*. (1994) la asignaron al Albiano tardío–Cenomaniano. Finalmente, sobre la base de dataciones radimétricas (Ar/Ar) en tobas, Bridge *et al*. (2000) obtuvieron valores de 94,2 ±0,63 Ma para el Miembro Inferior de la Formación Bajo Barreal y 91 ±0,49 Ma para el Miembro Superior, lo que permite ubicar la unidad en el Cenomaniano medio–Turoniano tardío.

Respecto a la potencia total de la Formación Bajo Barreal, en el yacimiento fosilífero Cañadón Las Horquetas, Sciutto y Martínez (1996) midieron 166 m y Umazano *et al*. (2008) 175 m. Nuevas mediciones efectuadas para este trabajo arrojaron valores de 49 m para el Miembro Inferior en el sitio de procedencia de los ejemplares de *Aniksosaurus darwini* y 190 m para toda la formación (Fig. 3).

La Formación Bajo Barreal suprayace a la Formación Castillo, siendo la relación entre ambas de tipo transicional, e infrayace a la Formación Laguna Palacios con similar relación entre unidades. El miembro inferior está dominado por areniscas verdes y grises, con estructuras cruzadas producto del depósito de canales de baja sinuosidad (Figari *et al*., 1999), pelitas grises de planicie de inundación y bancos tobáceos intercalados (Sciutto, 1981). El sector más alto del miembro in-

ferior presenta una importante concentración de restos fósiles de saurópodos y otros terópodos representados por huesos y dientes (Casal *et al*., 2009), evidenciando condiciones tafonómicas y sedimentarias apropiadas para su preservación (Rodríguez, 1993). El miembro superior fue interpretado como una planicie de inundación limo arcillosa por Sciutto (1981). Está integrada por bancos de fangolitas grises a castañas, los que predominan marcadamente sobre las areniscas de canales que forman lentes de poca potencia. En este miembro, la presencia de restos de vertebrados fósiles es escasa, destacándose la presencia del titanosaurio *Drusilasaura deseadensis* Navarrete, Casal y Martínez, 2011.

Paleoambiente sedimentario

A partir del perfil estratigráfico realizado en el sitio del hallazgo de *Aniksosaurus darwini* se reconocieron facies epiclásticas y piroclásticas originadas por procesos tractivos y suspensivos, y por acumulación de cenizas volcánicas respectivamente (Tab. 1). Se reconocen tres asociaciones de litofacies (AF), las que corresponden a subambientes de canales fluviales (AF 1), depósitos de planicie de inundación proximal (AF 2a y AF 2b) y depósitos de planicie de inundación distal (AF 3) (Tab. 2; Fig. 3).

En el primer tercio del perfil estratigráfico hay una dominancia relativa de AF 1, la cual se atribuye a sistemas de canales de baja sinuosidad (CH). Esta asociación está constituida por la superposición de cuerpos tabulares arenosos (~1–2 m de potencia), con base erosiva y arreglo interno granodecreciente. Se inician en la base con areniscas conglomerádicas y areniscas gruesas en la base e intraclastos pelíticos o tobáceos (depósitos de *lag*) y en esta asociación de litofacies (Gt, St, Sm, Sh) las condiciones de flujo disminuyen hacia el techo de los cuerpos arenosos. La relación arena:pelita en este tramo inferior del perfil es de 10:1, ya que prevalecen marcadamente las acumulaciones de canales fluviales por sobre los depósitos de planicie de inundación proximal (DPP). Los restos óseos preservados en estos canales son fragmentarios y con signos de abrasión por transporte. Los huesos de *Aniksosaurus darwini,* objeto de este trabajo, se han preservado en la asociación de litofacies AF 2b, la cual corresponde a depósitos de desbordamiento en manto de los sistemas fluviales principales. Los fósiles se hallaron incluidos en un estrato de geometría tabular de 0,9 m de potencia, en facies de areniscas macizas (Sm) en la base y areniscas laminadas (Sh) hacia el techo. La geometría tabular y la ausencia de estructuras de bajo régimen indican la presencia de flujos no canalizados (depósitos en manto), desarrollados dentro de la planicie de inundación proximal.

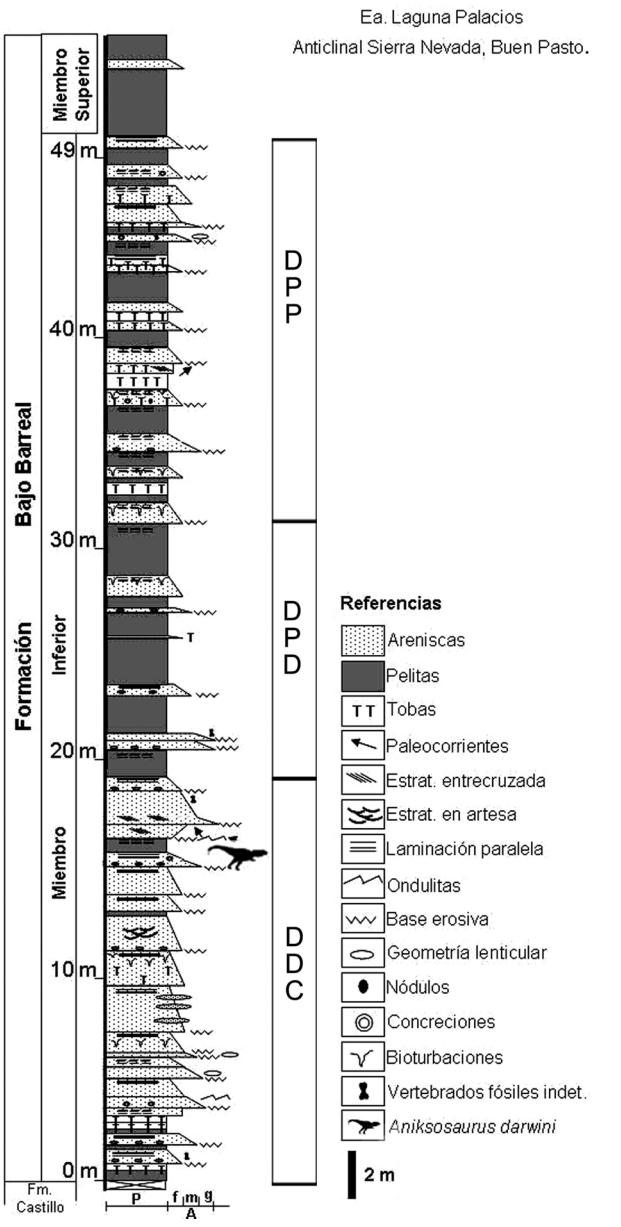

Figura 3. Columna estratigráfica de la Formación Bajo Barreal realizada en el cerro de donde proviene *Aniksosaurus darwini,* en el yacimiento Cañadón Las Horquetas.

En la sección media del perfil, la asociación de litofacies 3 (AF 3) se caracteriza por la dominancia de facies pelíticas con participación piroclástica, las que constituyen cuerpos tabulares macizos o laminados (Fm, Fl), con ocasionales intercalaciones de niveles tobáceos (T) de hasta 0,5 m de potencia.

***Tabla 1. Litofacies reconocidas en la Formación Bajo Barreal, en el cerro donde se extrajo a* Aniksosaurus darwini.**

Código	Descripción	Interpretación
Gt o St	Arenisca gruesa a conglomerádica que grada a mediana. Arreglo granodecreciente y geometría tabular. Con base erosiva y presencia de intraclastos arcillosos o tobáceos y líticos. Colores verde a gris. Maciza o con estratificación entrecruzada tangencial y en artesas. En ocasiones con participación tobácea en la matriz y restos óseos fósiles. Escasos nódulos y concreciones. Escasa a nula bioturbación.	Depositada por flujos turbulentos, diluidos, unidireccionales, en condiciones de bajo régimen. Originada por la migración de dunas de crestas sinuosas (dunas 3D).
Sh o Sm	Arenisca mediana a fina. Moderada selección. Arreglo granodecreciente y geometría tabular. Con base erosiva o neta, y presencia de intraclastos arcillosos o tobáceos en la base. Colores verde a gris. Maciza o con laminación paralela hacia el techo. En ocasiones con participación tobácea en la matriz y restos óseos fósiles incluidos. Presencia de concreciones. Escasa bioturbación.	Depositada por flujos turbulentos diluidos, unidireccionales, en condiciones de alto régimen.
Sp	Arenisca gruesa a mediana con base erosiva y presencia de intraclastos arcillosos o tobáceos en la base. Con matriz fina. Pobre selección. Geometría lenticular. Presencia de concreciones. Color verde a gris. Maciza o con estratificación entrecruzada planar. Extensión lateral desde pocos metros a algunas decenas de metros.	Depositada por flujos turbulentos, diluidos, unidireccionales, en condiciones de bajo régimen. Originada por la migración de dunas de crestas rectas (dunas 2D).
Fl	Pelitas de color gris a castaño. Con participación variable de tobas. Base transicional. Geometría tabular a lenticular. Con laminación paralela horizontal y difusa hacia el tope del depósito. Potencias desde 0,4 hasta 2 m.	Originada por la decantación de sedimentos finos en suspensión bajo condiciones subácueas.
Fm	Pelitas de color gris a castaño. Con participación variable de tobas. Base transicional a St, Sp, Sh o Sm. Geometría tabular. Maciza. Potencias desde 0,3 hasta 2 m.	Originada por la decantación de sedimentos finos en suspensión bajo condiciones subácueas
T	Tobas de color blanco a verde, con presencia variable de vidrio en algunos casos. Escasa Bioturbación. Base transicional a Fm o Fl. Maciza. Potencias entre 0,2 y 0,5 m.	Caída de cenizas volcánicas.

***Tabla 2. Asociaciones de litofacies reconocidas en el perfil estratigráfico del sitio de procedencia de* Aniksosaurus darwini *en la Formación Bajo Barreal. Abreviaturas:* DDC*, Depósitos de canal;* DPP*, Depósitos de planicie de inundación proximal;* DPD*, Depósitos de planicie de inundación distal*.**

Código	Facies	Descripción	Interpretación
AF 1	Gt+St o Sm o Sh	Sucesión granodecreciente, de base erosiva, que se inicia con conglomerados finos (Gt) o areniscas verdes gruesas, macizos (Sm) o con estructuras tractivas de tipo estratificación entrecruzada en artesas en la fracción gruesa (St) y en ocasiones con laminación paralela en las areniscas finas (Sh). Presencia de intraclastos arcillosos o tobáceos en la base. Presencia de superficies de reactivación. En ocasiones con restos óseos fósiles incluidos. Escasa bioturbación. Geometría generalmente tabular u ocasionalmente lenticular. Potencia 1 a 2 m.	Depósitos fluviales de relleno de canales, de tipo multiepisódicos. El relleno interno de los cuerpos canalizados tuvo lugar en sucesivas etapas de erosión/acumulación y evidencia alternancia de condiciones de alto y bajo régimen. Subambiente: depósitos de canal (DDC).
AF 2a	Sm o Sp+Sh+T	Arenisca gruesa a mediana con base erosiva y con moderada a poca selección. Generalmente con Sm o Sp en la base y transicionalmente pasa a Sh. Con eventuales niveles tobáceos (T) intercalados. Geometría lenticular y tendencia granodecreciente. Extensión lateral desde pocos metros a algunas decenas de metros. Potencia de 0,5 a 1 m.	Se interpretan como cursos fluviales de desbordamiento, desarrollados dentro de la planicie de inundación proximal. Subambiente: depósitos de desbordamiento en planicie de inundación proximal (DPP).
AF 2b	Sm+Sh	Arenisca mediana con base erosiva y moderada selección. Generalmente con Sm en la base y Sh hacia el techo. Presencia de intraclastos arcillosos o tobáceos en la base. Con restos de huesos de dinosaurios incluidos. Geometría tabular y tendencia granodecreciente. Extensión lateral de centenares de metros. Potencia 1 m.	Se interpreta como depósitos de desbordamiento en manto del tipo sheet food en planicie de inundación proximal (DPP).
AF 3	Fm+Fl+T	Depósitos de pelitas grises o castañas macizas (Fm) en la base y laminadas (Fl) hacia el techo, con eventuales niveles tobáceos (T) intercalados. Alguna puede estar ausente por erosión. En general, poseen un contacto neto con el techo de las facies más gruesas. La potencia es de aproximadamente 0,3 m a 2 m.	Depósitos agradacionales de desbordamiento en planicie de inundación distal. Incluye depósitos en cuerpos de agua poco profundos (lagunas someras). Subambiente: depósitos de planicie de inundación distal (DPD).

Esporádicamente, se encuentran cuerpos de pelitas laminadas (Fl) con extensiones laterales inferiores a 4 m, potencia inferior a los 0,5 m, y que son interpretados como lagunas someras desarrolladas en la planicie de inundación o sobre los canales abandonados. Entre estas facies finas, que constituyen facies de *overbank* (FF), se encuentran intercalados delgados depósitos de areniscas de 0,5 a 1 m de potencia generados por desbordamientos canalizados (AF 2a). En esta sección del perfil estratigráfico, dominado por depósitos de planicie de inundación distal con participación piroclástica, la relación arena:pelita es de 1:3.

En la sección superior del perfil domina la asociación de litofacies 2 (AF 2) que se caracteriza por la presencia dominante de facies psamíticas de relleno de canal (Sm o Sp y Sh), alternando con facies pelíticas originadas por procesos de decantación, con escasas bioturbaciones. Las facies clásticas mencionadas conforman cuerpos arenosos con geometría lenticular principalmente y poca potencia (0,5 a 1 m), originados por desbordamientos canalizados (AF 2a) o en manto (AF 2b), sobre la planicie de inundación proximal. Algunos de estos canales de desbordamiento alcanzaron la planicie de inundación distal (DPD) y se presentan como pequeños cuerpos de areniscas lenticulares intercalados entre las pelitas de la AF 3. En este tramo del perfil, donde dominan los depósitos interpretados como pertenecientes a una planicie de inundación proximal, la relación arena:pelita es de 2:1. Durante la sedimentación fluvial se reconocen eventos piroclásticos vinculados a caída de cenizas (T). Todas las asociaciones de facies se desarrollan en continuidad y se interpretan como originadas por un sistema de canales fluviales de baja sinuosidad de diseño entrelazado, similar a los modelos descritos por Figari *et al*. (1990) y Bridge *et al*. (2000).

Tabla 3. Atributos tafonómicos presentes en los restos de* Aniksosaurus darwini *(Martínez y Novas, 2006).

Atributo	***Descripción***
Número de huesos	*52*
Número de taxa	*1 (sensu Martínez y Novas, 2006)*
Número de individuos	*5 (sensu Martínez y Novas, 2006)*
Ontogénia	*adultos y juveniles*
Articulación	
Desarticulados	*91,33%*
Articulados	*8,77% [Miembro posterior derecho (MDT-PV 1/48)]*
Huesos representados (incompletos y completos)	*42,30% -huesos largos- 26,92% -vértebras- 9,61% - huesos pélvicos- 21,17% -otros-*
Grupo de Voorhies dominante (Voorhies, 1969)	*51,92% Grupo III*
Área de acumulación	*8 m^2*
Densidad de huesos/Superficie	*6,5 restos/m^2*
Densidad de huesos/Volumen	*7,22 restos/m^3*
Meteorización (Behrensmeyer, 1978)	
Estado 2	*17,86%*
Estado 3	*82,14%*
Integridad	
Elementos enteros	*16,40%*
Elementos rotos	*83,60%*
Números de fracturas	
Una fractura	*4%*
Dos o más fracturas	*96%*
Abrasión (Alcalá, 1994)	
Categoría 1 (intacto)	*6,67%*
Categoría 2 (redondeado)	*93,33%*
Categoría (pulido)	*0%*
Bioerosión (rasguños, mordeduras, perforaciones, otros)	*1 hueso (MDT-Pv 1/23)= 1,7%*
Color	
Cambios de color	*2 huesos (3,57%)*
Impregnaciones	*0%*
Meteorización por exhumación	*2 huesos (3,57%)*

RESULTADOS

En general, la preservación de restos fósiles depende de factores intrínsecos a los organismos como son la existencia de partes duras, las características fisiológicas propias del organismo y su nicho ecológico entre otros; y a factores extrínsecos como el ambiente depositacional y su historia diagenética (Fernández-López, 2000).

En este estudio, el análisis tafonómico se subdivide en una etapa bioestratinómica y otra fosildiagenética. La primera, implica los procesos a los que los ejemplares de *Aniksosaurus darwini* fueron sometidos en la biosfera luego de la muerte, y que incluyen procesos de biodegradación, la descomposición de tejidos, la desarticulación del esqueleto, la fragmentación, el desgaste o abrasión, transporte, reorientación y la acumulación de partes esqueléticas. En la desarticulación y fragmentación tiene especial preponderancia la acción de otros organismos y la meteorización, mientras que en el transporte, desgaste, reorientación y acumulación participan fenómenos hidráulicos y gravitatorios. Posteriormente, luego del sepultamiento, intervienen los procesos fosildiagenéticos. Éstos, son de larga duración y frecuentemente comprenden la precipitación de minerales y la fracturación de los huesos. Los atributos tafonómicos se encuentran sintetizados en la Tabla 3.

Número de individuos

El número mínimo de individuos (NMI) se estima en base a la repetición de un mismo elemento esqueletal, si bien existen discrepancias sobre cómo debe ser calculado (Alcalá, 1994; Cladera *et al.*, 2004). Martínez y Novas (2006) determinaron este NMI en base al hallazgo de 5 tibias derechas (MDT-Pv 1/2, MDT-Pv 1/10, MDT-Pv 1/28, MDT-Pv 1/44 y MDT-Pv 1/48).

Martínez y Novas (2006) argumentaron la pertenencia de todos los especímenes a un mismo taxón en base a que: (1) todos los huesos hallados, y que pueden ser comparados con el hototipo, son anatómicamente idénticos y de tamaño similar; (2) otros huesos disponibles exhiben sinapomorfías de terópodos, tetanuros y coelurosaurios; y (3) no hay evidencias, hasta el momento, de otros dinosaurios preservados en el sitio de excavación.

Ontogenia

En las vértebras recuperadas de *Aniksosaurus* no hay evidencia de la sutura neurocentral, con la excepción del centro vertebral indeterminado MDT-Pv 15, donde la irregularidad de su margen dorsal sugiere la presencia de una sutura no osificada. Por lo tanto, la fusión completa entre la mayoría de los centros y sus respectivos arcos neurales, indica que dichos elementos corresponden a individuos adultos (Brochu, 1996), mientras que la vértebra MDT-Pv 15 a un juvenil o subadulto.

Recientemente, Ibiricu *et al*. (2013) basados en cortes histológicos de dos tibias de dimensiones diferentes (MDT-Pv 1/1 y MDT-Pv 1/28) concluyen también que en el grupo de *Aniksosaurus* algunos de los especímenes serían juveniles/subadultos. Algunas de las evidencias paleohistológicas que reflejan inmadurez en ambas tibias incluyen: la ausencia de capa circunferencial externa, la ausencia de osteones secundarios y la presencia de pocos ciclos de crecimiento (ver Ibiricu *et al.*, 2013).

Las dimensiones del individuo de mayor tamaño fueron estimadas en base a las proporciones de los huesos de las extremidades. Se interpreta que fueron animales de unos 2 m de largo, 0,70 m de altura hasta la cadera y una masa corporal de 50 kg aproximadamente (Martínez *et al*., 2008). Sin embargo, nuevos métodos (ver Seebacher, 2001; Hone, 2012) como así también extrapolación con otros dinosaurios terópodos, indicarían que la masa corporal sería levemente menor (entre 35 y 45 kg) según Ibiricu *et al.* (2013).

Meteorización

Este proceso se produce por exposición directa a la intemperie previo al enterramiento y comprende insolación, desecación, alternancia de fases húmedas y secas, etc. (Polonio y López-Martínez, 2000). Todos los materiales fósiles recuperados en la excavación de los *Aniksosaurus*, exhiben indicios de exposición subaérea (Tab. 3), y se reconocen dos conjuntos diferentes que se vinculan directamente con un aumento en dicha exposición. Un grupo de huesos, está integrado por MDT-Pv 1/22 (Fig. 4.1) y MDT-Pv 1/44 (Fig. 4.2) el cual muestra un menor grado de meteorización (estadio 2, *sensu* Behrensmeyer, 1978). Se caracterizan por presentar un escaso estriamiento longitudinal, un descamado superficial y la completa preservación de los extremos distales articulares.

El otro grupo de huesos muestra un mayor grado de meteorización (estadio 3, *sensu* Behrensmeyer, 1978) y se observa en los huesos MDT-Pv 1/14, 1/6, 1/18, 1/32, 1/13, 1/7, 1/8, 1/9, 1/15, 1/47, 1/52, 1/21, 1/30, 1/46, 1/29, 1/37, 1/42, 1/16, 1/36, 1/17, 1/40, 1/24, 1/33, 1/35, 1/5, 1/41, 1/23,

1/26, 1/27, 1/1, 1/22, 1/34, 1/2, 1/10, 1/28, 1/4, 1/45, 1/43, 1/11, 1/12, 1/19, 1/20, 1/25, 1/31, 1/38, 1/39 y 1/48 (fémur del holotipo). Se caracteriza por un estriamiento más profundo y con relleno de sedimento arcilloso, y una exfoliación pronunciada con desprendimiento de capas periféricas irregulares y concéntricas, la que alcanza 3 mm de espesor como en la tibia MDT-Pv 1/22 (Fig. 4.1). En ambos estadios, las estrías se disponen en forma subparalela al eje axial del hueso largo y no alcanzan en ningún caso las epífisis. Las escamas poseen contorno subcuadrangular, con bordes angulosos y son algo más notorias en las tibias.

Se destaca la marcada diferencia en el grado de meteorización que presenta el holotipo MDT-Pv 1/48 (extremidad posterior derecha articulada), en el cual el fémur presenta un profundo estriado y exfoliación (Fig. 2.1), mientras que en los demás elementos estos signos de meteorización están mucho más atenuados (Fig. 2.2–4).

Integridad y tipo de fracturas

Se analizó la integridad de cada elemento óseo preservado, diferenciando si los mismos estaban enteros o rotos. Solamente el 16,4% se computan como enteros mientras que 83,6% están rotos con presencia de fracturas (Tab. 3). No existe una distribución zonal y diferenciada de elementos rotos y de los enteros en la excavación, sino que se encuentran mezclados como se observa en el plano tafonómico del sitio (Fig. 5.1). Únicamente los metatarsos y falanges que integran el pie articulado del holotipo MDT-Pv 1/48 presentan un solo tipo de fractura, mientras el resto de los materiales, que representan el 96% del total recuperado, posee dos o más. Los tipos de fracturas presentes se clasificaron en transversales y oblicuas. En los huesos largos un 66,67% de las fracturas son transversales, apareciendo el resto combinadas con las oblicuas. Se interpreta que estas fracturas transversales se generaron durante la etapa fosildiagenética, principalmente por presión litostática, siguiendo criterios de reconocimiento de Fernández-López y Fernández-Jalvo (2002). Las fracturas oblicuas sin combinar se detectaron únicamente en elementos vertebrales y sobre su origen existen controversias (Cladera *et al.*, 2004). Se presume que la diversidad morfológica y microestructural de los huesos apendiculares con respecto a las vértebras, se ve reflejado en diversos patrones de fractura, según si se producen en etapas bioestratinómicas o fosildiagenéticas. No obstante, no se dispone de estudios actualistas de detalle que analicen y vinculen las diferentes clases de fracturas con los tipos de huesos y procesos tafonómicos.

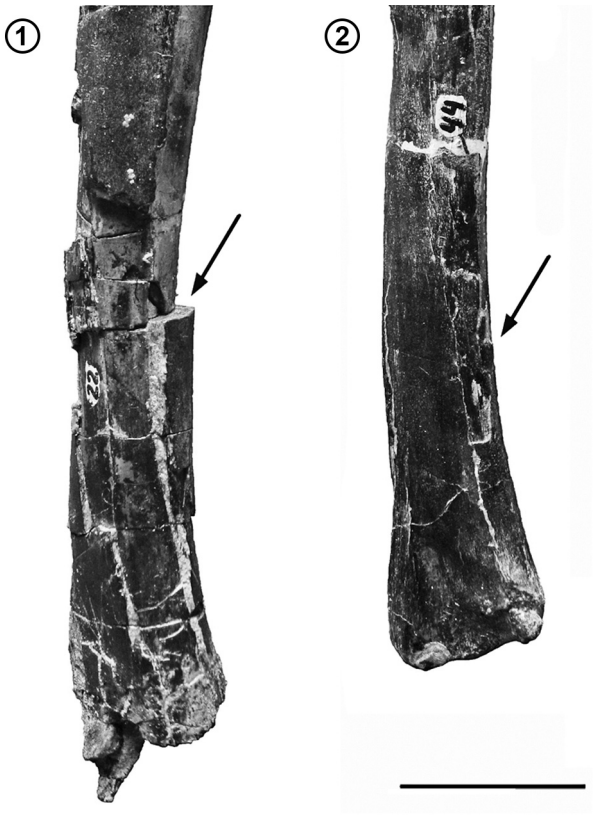

Figura 4. 1, Tibia izquierda MDT-Pv 1/22 de *Aniksosaurus darwini* con descamado profundo. **2,** Tibia derecha MDT-Pv 1/ 44 de *Aniksosaurus darwini* con descamado leve. Escala= 3 cm.

Transporte y orientación

Según el análisis de facies, los restos de *Aniksosaurus darwini* se depositaron en un ambiente fluvial de desbordamiento en manto, de tipo unidireccional y de moderada a baja energía. La orientación de las estructuras sedimentarias indica direcciones de flujo noroeste-sureste.

Para determinar la distribución espacial de los huesos se realizó un análisis de dispersión con la totalidad de los elementos preservados, los completos y los fragmentos, y que está representado por el histograma circular de frecuencia (Fig. 5.2). Otro análisis se realizó utilizando únicamente los huesos largos, discriminando entre fémures (blanco) y tibias (gris) (Fig. 5.3). En base a estos análisis, se determina que la orientación principal de los restos es noreste-suroeste, y perpendicular a la dirección dominante noroeste-sureste indicada por las paleocorrientes del desbordamiento. Esto es congruente con otros registros de Voorhies (1969) y Behrensmeyer (1990),

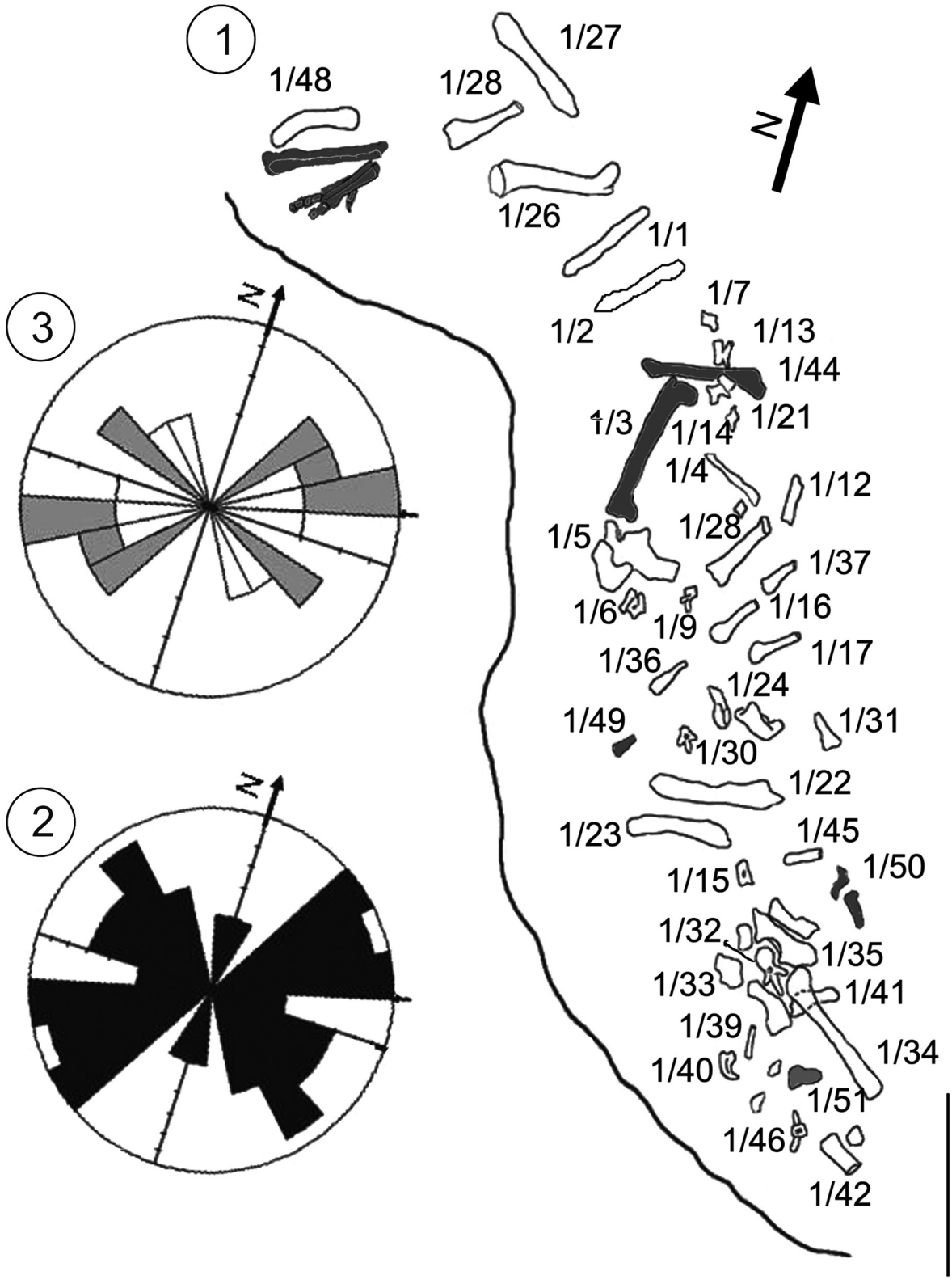

Figura 5. Plano tafonómico realizado en la excavación de *Aniksosaurus darwini* donde se indica el grado de meteorización en los huesos. **1,** En gris: estadio 2 y en blanco: estadio 3 (Berhensmeyer, 1978). **2,** Rosa de dispersión que incluye todos los huesos hallados en la excavación. **3,** Rosa de dispersión que incluye solo huesos largos: fémures (blanco) y tibias (gris). La línea de trazo continuo indica el borde de la excavación. Escala= 30 cm.

quienes indican que para corrientes de baja energía los huesos se orientarían transversalmente.

Es decir, que los huesos de *A. darwini* han sido transportados por rolido y tracción sobre el fondo del lecho por acción de un fluido unidireccional, por lo tanto su reorientación se debe a la energía y dirección del paleoescurrimiento.

A partir de estudios y numerosas experiencias sobre esqueletos de mamíferos, Voorhies (1969) estableció tres grupos de huesos de un esqueleto, de acuerdo al grado de selección en un flujo unidireccional. Los grupos de Voorhies son utilizados para inferir el grado de transporte y selección fluvial en una acumulación de huesos (Shipman, 1981) y se han aplicado en diferentes acumulaciones de vertebrados no mamíferos como en rincosaurios (Mukherjee y Ray, 2012), en anfibios (Lucas *et al*., 2010), en dinosaurios ornitisquios (Lauters *et al*., 2008; Fiorillo, 1990), en saurópodos (Pérez *et al*., 2009), y en terópodos (Pereda-Suberbiola *et al*., 2000), entre otros. Está claro que cada grupo de vertebrados, según el tamaño, densidad y forma de sus huesos tendría un comportamiento particular durante el transporte hidráulico, pero las características de los huesos de los pequeños tetanuros aquí estudiados, permiten aplicar las interpretaciones del autor mencionado.

El grupo I de Voorhies (1969) incluye costillas, vértebras y sacro, que serían los primeros elementos en ser removidos, determinando una concentración de alta selección. En el grupo II se encuentran fundamentalmente fémures, tibias, húmeros, metápodos, pelvis y radios; una condición intermedia entre los grupos I y II presentan la escápula, las falanges y la ulna; mientras el grupo III sería el último en ser transportado e incluye el cráneo y las mandíbulas. En la excavación de *A. darwini* el grupo II está representado por el 51,92% de la totalidad de los huesos, el 26,92% corresponde al grupo I, el 5,76% al intermedio grupo I–II y otros fragmentos indeterminados (15,4%) no se integraron a ningún grupo.

Finalmente, en cuanto al transporte hidráulico, el plano tafonómico de la excavación (Fig. 5.1) permite observar el entrampamiento causado por huesos largos y otros elementos del grupo II, que por su mayor peso, dejaron de ser transportados por el flujo al perder éste capacidad de carga o por alguna irregularidad del sustrato. La disposición de los huesos largos sobre el fondo del cauce, constituyó barreras hidráulicas que inte-

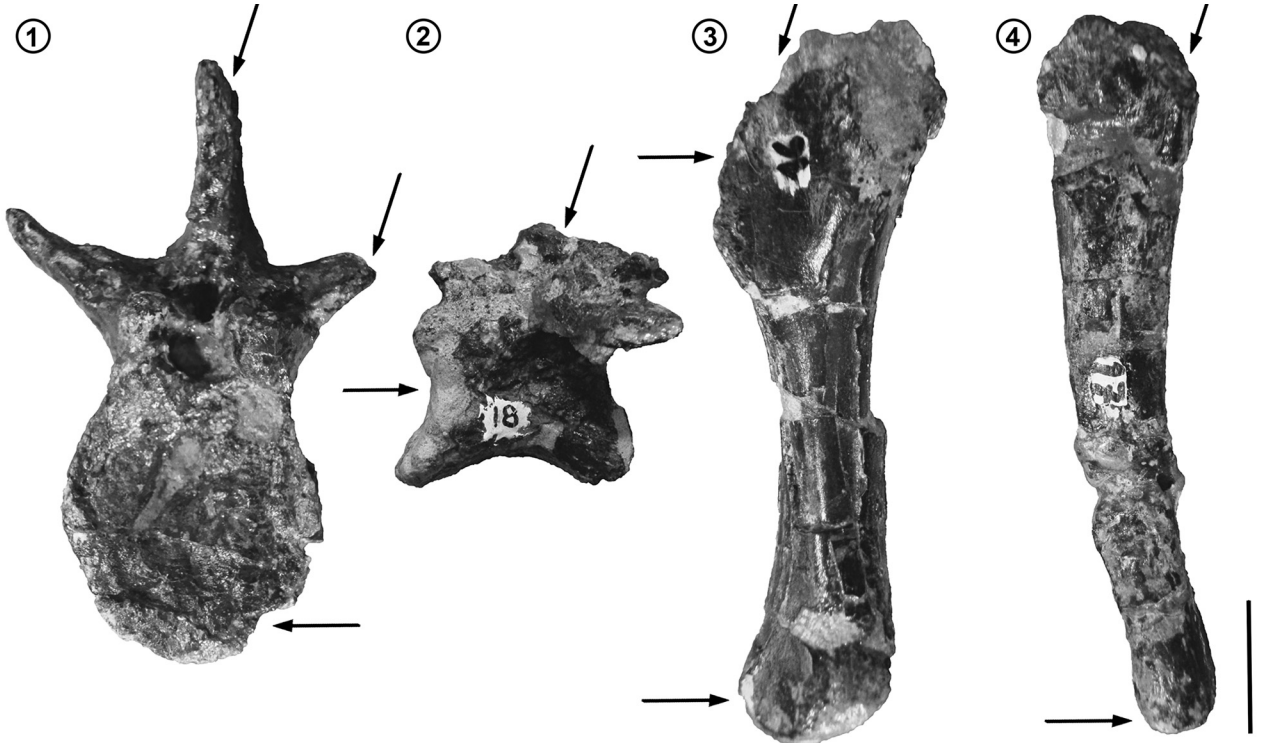

Figura 6. Las flechas indican las evidencias de abrasión por transporte hidráulico sobre: **1,** Vértebra caudal anterior MDT-Pv 1/32 en vista cranial. **2,** Vértebra dorsal MDT-Pv 1/18 en vista lateral. **3,** Húmero derecho MDT-Pv 1/16 en vista cranial. **4,** Ulna izquierda MDT-PV 1/17 en vista cranial. Escala= 2 cm.

rrumpieron el transporte de algunos huesos más pequeños del grupo I y del grupo intermedio I–II, y provocaron su acumulación. Son ejemplos de estas barreras, la tibia MDT-Pv 1/34 que se encontraba yuxtapuesta con el ilion MDT-Pv 1/41 en el sector izquierdo de la excavación, y la barrera causada por la tibia MDT-Pv 1/2 en el sector central del plano tafonómico (Fig. 5.1).

Abrasión

Es el proceso de desgaste mecánico debido al impacto de partículas de sedimento y por rozamiento contra el sustrato, provocando la suavización de aristas y procesos existentes en los huesos (Fernández-López, 2000). De los elementos preservados y recuperados, el 93,33% de los huesos está afectado por desgaste y abrasión. El transporte hidráulico que afectó a los esqueletos de los *Aniksosaurus* generó sobre los huesos una abrasión por acción de rolido contra el sustrato arenoso. En las vértebras se manifiesta en el desgaste y redondeamiento de los márgenes de las superficies articulares (MDT-Pv 1/32) (Fig. 6.1) y la rotura parcial del arco neural (MDT-Pv 1/18, 1/14, 1/15, 1/52, 1/9) (Fig. 6.2). Asimismo, esta condición se observa en los extremos de húmeros (MDT-Pv 1/16, 1/37) (Fig. 6.3), ulna (MDT-Pv 1/17) (Fig. 6.4) y de fémures (MDT-Pv 1/26, 1/27, 1/48) con la ausencia total o parcial de las superficies articulares y del cuarto trocánter (Fig. 2.1), y la ausencia parcial en algunas tibias de la *crista fibularis* (MDT-Pv 1/28, 1/1, 1/10, 1/22) (Fig. 7.1). Esto indica que la abrasión durante un transporte por rolido es más intensa en las estructuras salientes o prominentes de los huesos, ya que serían los que impactarían con mayor presión sobre el sustrato.

De acuerdo con la propuesta de Gutiérrez y Kaufmann (2007), los huesos de *Aniksosaurus* se asignan en su mayoría (93,33%) a un estadio medio a severo, según la intensidad de las marcas de abrasión causadas por partículas sedimentarias. Son excepciones la tibia, fíbula y metatarsos articulados que integran la extremidad posterior derecha MDT-Pv1/48 (Fig. 2.2, 2.3, 2.4) definida como del holotipo del taxón, la tibia MDT-Pv 1/44 y el fémur MDT-Pv 1/3, que representan el 6,67% de los huesos y se asignan al estadio leve de Gutiérrez y Kaufmann (2007).

Desarticulación y dispersión

En la excavación de los *A. darwini*, casi todos los especímenes recuperados se hallaron incompletos, desarticulados y con una dispersión lateral en un área de aproximadamente 8 m^2 (Fig. 5.1). No se observó una dispersión vertical ya que los huesos están en un mismo nivel. Los únicos elementos articulados corresponden al miembro posterior derecho MDT-Pv 1/48 (holotipo) (Fig. 2). El grado de desarticulación y la mezcla de huesos observados en el sitio de *Aniksosaurus,* sugiere que la gran mayoría de los elementos esqueletales fueron transportados y acumulados sin presencia de ligamentos o tejidos blandos que los mantuvieran unidos. En contraste, la extremidad posterior MDT-Pv 1/48 se preservó articulada, lo que indica la persistencia de tejidos blandos durante el transporte y su posterior soterramiento.

El registro de elementos esqueletales desarticulados junto con algunos otros articulados es frecuente en ambientes flu-

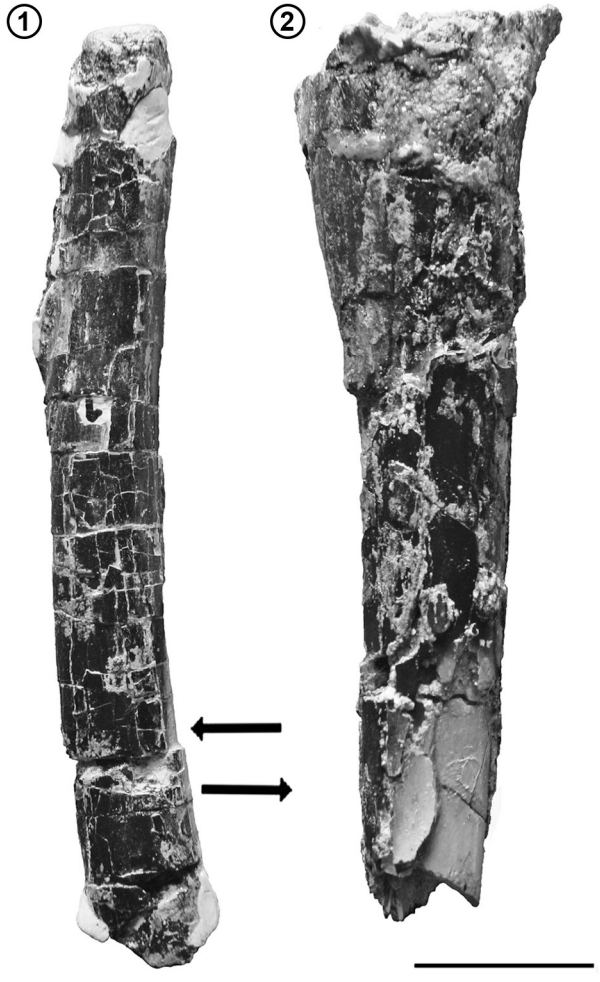

Figura 7. Fracturación transversal al eje principal del hueso en la tibia izquierda MDT-Pv 1/1. **1,** Cizalla simple indicado por las flechas. **2,** Cambio de coloración en la tibia derecha MDT-Pv 1/10 por efectos de la radiación solar durante la exhumación. Escala= 3 cm.

viales y se registran ejemplos en el Cretácico de Argentina, tanto vinculados a corrientes de desbordamiento de sistemas meandriformes (González Riga y Astini, 2007) como en sistemas fluviales efímeros (González Riga *et al.*, 2013).

Color e impregnaciones

La totalidad de los elementos conservados presenta un color negro uniforme, que puede observarse externamente y también internamente a través de secciones delgadas. Son excepciones los extremos distales de dos huesos largos (tibias MDT-Pv 1/1 y 1/10), que estaban expuestos al momento del hallazgo. Estos huesos sufrieron una modificación en el color original presentando un gris claro causado por efectos de la radiación solar actual principalmente (Fig. 7.2).

No se observan impregnaciones minerales que modifiquen el color de los huesos, tanto en observaciones macroscópicas como microscópicas en cortes delgados, lo que se describe como categoría 0 (ausencia de impregnación) de acuerdo a Tomassini *et al*. (2010). En este caso, el color negro responde a la presencia de óxidos de hierro de la permineralización primaria, como se explicará más adelante.

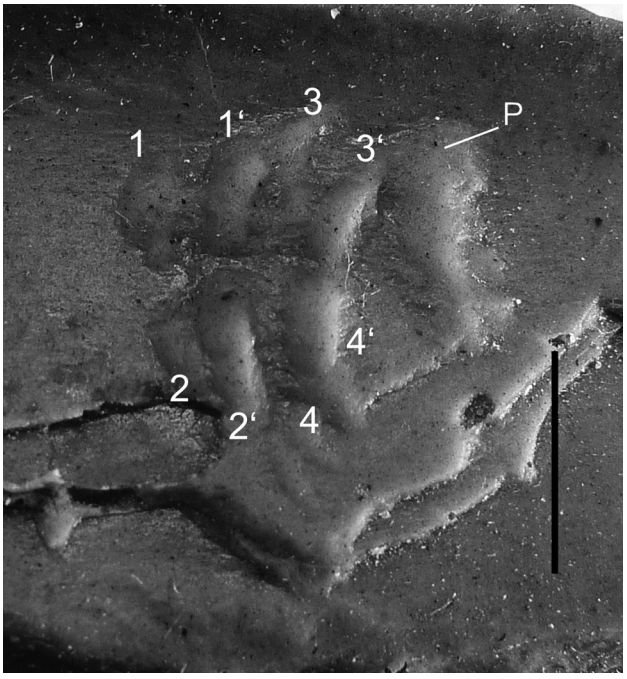

Figura 8. Marcas de bioerosión efectuadas posiblemente por un pequeño crocodiliforme sobre el fémur MDT-Pv 1/23 de *Aniksosaurus darwini*. **1, 3, 2, 4,** corresponden a una mordida. **1′, 3′, 2′, 4′,** a otra mordida. **P**, Perforación por diente. Escala= 1 cm.

Bioerosión

La bioerosión es un mecanismo de alteración tafonómica a través del cual los restos óseos pueden presentar arañazos, rasguños, mordeduras, etc., generados por otros organismos. En los huesos estudiados se observan pequeñas marcas de dientes en el fémur MDT-Pv 1/23 (Martínez y Novas, 2006; Martínez, 2007; Martínez *et al.*, 2008) (Fig. 8). Cada mordida consta de cuatro surcos que exhiben un contorno subtriangular y levemente curvado, con un ápice que indica un punto de presión producido por un elemento punzante, tal como el que produce un diente. Cada surco posee una longitud aproximada de 4 mm. Su desplazamiento sobre el fémur habría sido próximo-distal y el diámetro máximo de los dientes habría alcanzado 2 mm (Fig. 8). Se interpreta que existen dos mordidas, cada una de ellas dejando la impresión de cuatro surcos. Los surcos 1 y 3 corresponderían a los dientes superiores, y 2 y 4 a los inferiores de una mordida. De igual manera, los surcos 1′ y 3′, 2′ y 4′, para la segunda mordida. De ser así, el espacio interdentario es de aproximadamente 2 mm. No es posible determinar la secuencia de las mordidas, ya que no se observa superposición de surcos. La morfología de los surcos sugiere cúspides cónicas, ya que terminan en forma bastante abrupta.

Relleno sedimentario

El húmero MDT-Pv 1/37, las tibias MDT-Pv 1/28, 1/10, 1/1 y 1/23, el fémur MDT-Pv 1/48, la vértebra cervical MDT-Pv 1/14 y la vértebra dorsal MDT-Pv 1/18 presentan en el interior de su diáfisis y de su centro vertebral respectivamente, un relleno sedimentario constituido por areniscas finas similares a las del depósito fluvial que los contiene y de igual consolidación. En pequeños sectores en que el hueso no está presente por rotura reciente, se puede observar como el relleno sedimentario que ocupa el interior del hueso reproduce el relieve de tal cavidad, generando un molde interno. La superficie de estos moldes es totalmente lisa y no se observan ningún tipo de irregularidades o estructuras. Para Cladera *et al*. (2004) la presencia de sedimentos en fracturas indica que los huesos sufrieron exposición subaérea antes o durante el enterramiento. Un mecanismo de relleno podría ser causado por corrientes hidráulicas aspiradas, para lo cual es necesario que las cavidades estén comunicadas con el exterior por alguna abertura y en sus proximidades haya un régimen turbulento (Fernández-López, 2000). La cavidad medular, también puede rellenarse a través de forámenes nutricios (Arribas y Palmqvist, 1998). Sin embargo, dado el pequeño tamaño de los escasos forámenes

observados en los huesos largos de *Aniksosaurus* y la granulometría del sedimento presente en el relleno, se considera más probable que el mismo haya ingresado a través de fracturas.

Empaquetamiento

Se refiere al modo en que los elementos conservados se encuentran distribuidos dentro del depósito sedimentario, y para determinar este atributo se utiliza la densidad de restos (Fernández-López, 2000; Behrensmeyer, 1991). Las dimensiones estimadas en la excavación para el depósito que contenía los huesos son de 8 m^2 de superficie y 0,90 m de potencia del estrato. Por otro lado, la totalidad de elementos analizados que provienen de ese área fue n= 52, considerando al miembro posterior articulado MDT-Pv 1/48 como un solo elemento. Con estos datos se determinó que la densidad por unidad de superficie es de 6,50 restos/m^2, y si el volumen del sitio considerando la potencia del estrato es de 7,2 m^3, la densidad por unidad de volumen es de 7,22 restos/m^3.

Deformación plástica

La actuación de campos de esfuerzos suficientemente grandes y de forma prolongada en el tiempo, como es la carga litostática, puede provocar la deformación permanente de las rocas y de los huesos. La deformación es un cambio de forma producido a lo largo de un tiempo y que puede analizarse y calcularse, comparando el estado inicial con el estado final del hueso. En el campo dúctil el hueso se deforma sin romperse o fallarse, acomodando su forma a un estado de menor tensión. Esta deformación plástica y permanente puede ser reconocida macroscópicamente en la vértebra dorsal MDT-Pv 1/18 y en la vértebra caudal media MDT-Pv 1/13 (Fig. 9). En esta última, el cambio de forma se manifiesta por una variación en los ángulos entre los ejes del hueso, lo que determina una deformación angular, y es posible dimensionarla a partir del ángulo de cizalla y del valor de la cizalla. El ángulo mencionado se determina a partir de dos ejes que inicialmente eran normales entre si (Fig. 9.1), como la desviación experimentada por ese ángulo recto original. Después de la deformación, el centro, el canal neural y las diapófisis de la vértebra muestran un ángulo de cizalla de 37° (Fig. 9.2), por lo tanto el valor de la cizalla es la tangente del ángulo de cizalla: $\gamma = tg\ \psi$, $\gamma = tg\ 37°$, $\gamma = 0{,}753$. La asimetría de la deformación presente en la vértebra caudal MDT-Pv 1/13 (Fig. 9.3) podría deberse, de acuerdo a lo observado en el campo al momento de su extracción, a que la misma yacía originalmente contra el sustrato sobre su lateral derecho.

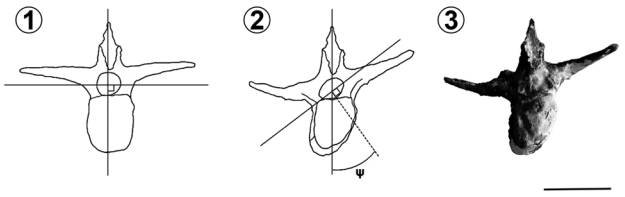

Figura 9. Deformación plástica en la vértebra caudal distal MDT-Pv 1/13. **1,** Reconstrucción al estado original. **2,** Deformación angular. **3,** Vértebra original. **Ψ,** Ángulo de cizalla. Escala= 3 cm.

Permineralización primaria

Mediante un análisis químico cualitativo, basado en el método del indicador específico KSCN (Skoog *et al*., 2005), se aplicó esta solución sobre un fragmento de hueso molido y en medio ácido. Como resultado se obtuvo un color rojo en la solución aplicada, que, de acuerdo a los autores mencionados, determina la presencia del catión Fe^{+3} en la composición del hueso. La permineralización primaria se produjo por el relleno de cavidades vasculares de los osteones del tejido óseo, con posterioridad a la descomposición y biodegradación de la materia orgánica que se aloja en esa estructura. La hematita precipitó a partir de circulación de fluidos en esa estructura porosa, como primera capa mineral sobre las cavidades.

Deformación frágil

En la totalidad de los huesos largos se observan profundas fracturas transversales al eje principal del hueso. Estas son paralelas entre si, simétricas y equidistantes en la diáfisis de los huesos largos, donde el espesor de los mismos es bastante uniforme, y se hacen más espaciadas hacia los extremos distal y proximal donde los huesos son más robustos. La fracturación transversal del hueso sería de origen diagenético (Cladera *et al*., 2004), y estaría causada posiblemente, por compactación diferencial (Polonio y López-Martínez, 2000). Esto se fundamenta en el hecho de que las fracturas se producen en ángulos rectos respecto a la dirección principal de las fibras de colágeno, por lo que se requiere que el hueso presente propiedades isótropas propias de la etapa fosildiagenética, distintas de las marcadamente anisótropas iniciales (Shipman *et al*., 1981; Alcalá y Escorza, 1988, 1998; Polonio y López-Martínez, 2000). En algunos casos, como en la tibia MDT-Pv 1/1 y el fémur 1/48, se evidencian pequeños esfuerzos de cizalla sim-

ple (Fig. 7.1). Esto indica un comportamiento frágil del hueso ante la presencia de un esfuerzo o carga, probablemente ocurrido con posterioridad al reemplazo mineral. Polonio y López-Martínez (2000) sugieren que muchos huesos muestran una mayor dureza y resistencia debido al estado de mayor cristalinidad que adquiere durante la fosilización el hidroxiapatito que forma los huesos, consecuentemente responderían de manera frágil ante un esfuerzo.

Permineralización secundaria

Se reconoce una permineralización secundaria de calcita (CO_3Ca) que rellenan fracturas, alcanzando en algunos casos, la cavidad medular, donde también aparece una fracción clástica que ha llegado esta el interior del hueso (Fig. 10). Las fracturas rellenas con calcita decrecen su espesor hacia la cavidad medular, permitiendo suponer que el sentido de migración de los fluidos fue desde afuera hacia adentro del hueso.

La estructura ósea original formada por hidroxiapatita, sufre en general, pocos cambios, siendo frecuente una sustitución iónica del hidroxilo (OH) por fluoruro (F), dando lugar a una fluorapatita (Lucas y Prévôt, 1991). En el caso estudiado, el estudio microscópico solo permite reconocer que la estructura se compone mineralógicamente de colofana, lo que indica la presencia de fosfatos.

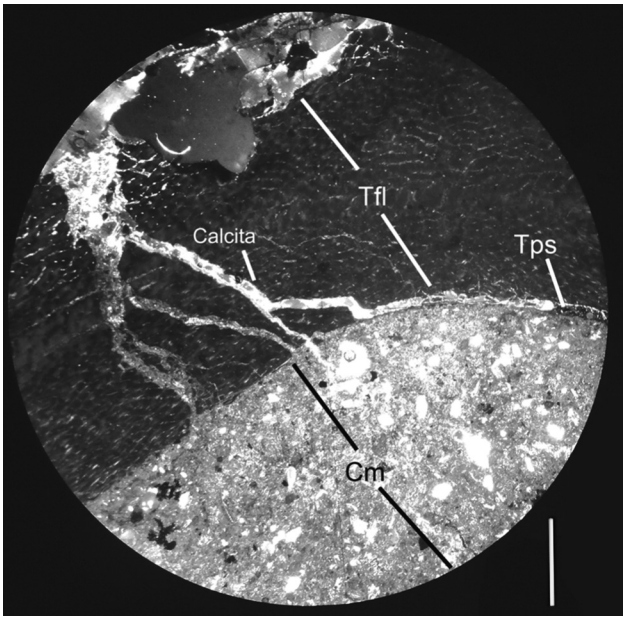

Figura 10. Permineralización secundaria con calcita (CO_3Ca) en una sección delgada transversal al microscopio y bajo luz polarizada. Corte realizado en la tibia izquierda MDT-Pv 1/1. **Cm,** Cavidad medular; **Tps,** Tejido pseudolamelar; **Tfl,** Tejido fibrolamelar. Escala= 0,5 cm.

Exhumación

Cuando comienza la eliminación de la pila sedimentaria por efectos de la erosión, los elementos preservados se ven afectados por los factores meteorológicos recientes al aproximarse el estrato con huesos a la superficie. Estos factores incluyen efectos de variación térmica con expansión y contracción del material por episodios diarios o estacionales, y por la presencia de agua en las grietas y fracturas, que se expande al pasar al estado sólido con las bajas temperaturas invernales de la zona, proceso denominado crioclastación. De esta manera, el estriamiento longitudinal y fracturamiento transversal generados en la etapa bioestratinómica y fosildiagenética respectivamente, pueden modificarse y acentuarse. Además, la expansión de piezas fracturadas y la ampliación de las grietas en los huesos podrían incrementarse por la liberación de tensión que genera la eliminación de carga sedimentaria que actuó durante millones de años. Asimismo, el ingreso de arcillas expansivas iluviales observadas en las grietas y fracturas de los huesos, como la montmorillonita presente en las rocas de la Formación Bajo Barreal (Sciutto, 1981), sufren un aumento marcado en su volumen por presencia de humedad que también incrementaría el tamaño de las mismas.

El cambio de color observado y descrito anteriormente en algunos huesos, sería causado por la radiación solar luego del proceso de exhumación (Fig. 7.2). Sobre estos materiales también se observa una erosión reciente de los extremos expuestos en el momento del hallazgo.

DISCUSIÓN

Los diferentes atributos y procesos tafonómicos reconocidos en los materiales recuperados de *Aniksosaurus darwini* permiten reconstruir una compleja historia bioestratinómica y fosildiagenética. Los 5 individuos del mismo taxón descritos por Martínez y Novas (2006) se preservaron en un depósito de desbordamiento en manto de poco menos de 1 m de potencia y sobre la planicie de inundación proximal. El depósito está integrado por areniscas finas macizas en la base (facies Sm) donde se incluyen los huesos desarticulados de los *Aniksosaurus*, y areniscas finas con laminación paralela de su techo (Sh). El desbordamiento, con paleocorriente dominante en dirección noroeste-sureste, estaría vinculado a un sistema fluvial entrelazado de baja sinuosidad y variabilidad temporal en la descarga (Figari *et al.*, 1990; Bridge *et al.*, 2000).

Al respecto, la orientación de la totalidad de los huesos re-

cuperados en la excavación está marcadamente controlada por los factores hidráulicos, y arroja una dirección principal noreste-suroeste perpendicular a la dirección del paleoescurrimiento. Esto estaría en relación con lo descrito por autores como Voorhies (1969), Shipman (1981) y Behrensmeyer (1990), quienes indican que para corrientes de baja energía los huesos largos se orientan transversalmente a la dirección del flujo hidráulico.

Los elementos preservados y recuperados corresponden a un único taxón, e incluyen restos completos e incompletos de 14 vértebras, 22 huesos largos, 5 huesos pélvicos, 2 falanges pedales, 1 falange ungueal y 8 fragmentos indeterminados pero asignados al resto de los materiales de *Aniksosaurus* por Martínez y Novas (2006). Puede advertirse que existe una abundancia relativa de huesos largos (42,30%) y una escasez relativa de otros tipos de huesos, como por ejemplo las vértebras. Según Aslan y Behrensmeyer (1996) en los sistemas fluviales la selección de huesos afecta fundamentalmente a las vértebras, dado que son más fáciles de transportar por su forma isométrica.

De acuerdo con la distribución y acumulación de los huesos según los grupos de Voorhies (1969), en la excavación de los *Aniksosaurus* se observó una supremacía de elementos asignables al grupo II, con el 51,92% del total recuperado. Esto sugiere una selección de los huesos por el agente de transporte. La muy escasa presencia de elementos del grupo I (26,92%) respondería a un mayor transporte y una posible depositación en un sitio más alejado del sector de la excavación realizada. Los huesos del grupo I y del grupo intermedio I–II están fundamentalmente localizados en zonas de entrampamiento hidráulico causado por huesos largos del grupo II.

El 100% de restos recuperados presenta evidencias de meteorización por exposición subaérea, con estrías longitudinales y exfoliación concéntrica de escamas en diferente grado de intensidad. El desarrollo de estrías 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). Numerosas observaciones sobre huesos actuales, realizadas por uno de los autores (G.C.), permiten interpretar que el estriamiento longitudinal sería uno de los primeros indicios de meteorización durante la etapa bioestratinómica temprana. La exfoliación concéntrica de capas de hueso, generada durante la etapa bioestratinómica más avanzada, estaría vinculada al crecimiento detenido de los individuos (Chinsamy *et al*., 1995; Bybee *et al*., 2006; Cerda y Chinsamy, 2012), donde cada discontinuidad representa una superficie de debilidad y favorable para la rotura en escamas.

Según las propuestas de Behrensmeyer (1978) y Alcalá (1994) para definir el grado de meteorización actuante, el 82,14% de los restos recuperados se asigna al estadio 3 y el 17,86% al estadio 2. El alto porcentaje de huesos con estadio 3 es indicativo de que los factores climáticos contribuyeron activamente al deterioro de los huesos. Un estudio sobre el paleoclima de la Formación Bajo Barreal realizado por Pujana *et al*. (2007), a partir del estudio de maderas fósiles asignadas a *Agathoxylon* sp., indican la ausencia de estacionalidad sobre la base de anillos de crecimiento poco marcados. Este carácter generalmente se vincula a climas templados cálidos a tropicales. Sin embargo, como las maderas de Araucariaceae no desarrollan anillos de crecimiento demasiado marcados por su hábito perennifolio (Falcon Lang, 2000) y Brison *et al.* (2001) sugieren no realizar inferencias paleoclimáticas concluyentes a partir de ésta característica en el género mencionado. No obstante, Archangelsky *et al*. (1994), y Barreda y Archangelsky (2006) también determinan la presencia de un clima cálido y húmedo para el Cenomaniano de la cuenca del Golfo San Jorge, a partir de estudios palinológicos. Por lo tanto, la humedad y las altas temperaturas habrían participado activamente en la meteorización de los huesos.

Como un hueso expuesto a la intemperie se deteriora en un tiempo relativamente breve (5–10 años, Behrensmeyer y Hill, 1980), la presencia de una asociación de restos con diferentes estadios de meteorización podría indicar una acumulación diacrónica de los mismos, sea por predadores o bien porque cada individuo concurría a ese sitio y moría por alguna causa. Otra posibilidad seria una acumulación conjunta de los huesos pero con sepultamiento parcial, por sectores o en etapas antes del enterramiento final. En consecuencia, la primera opción implicaría una acumulación selectiva o estacional de esqueletos. De esta manera, quedarían los primeros esqueletos expuestos más tiempo a la intemperie que los últimos acumulados, y antes de ser transportados y sepultados definitivamente por el flujo de desbordamiento en manto donde se hallaron. A favor de esta hipótesis se encuentra la supremacía de huesos largos hallados ya que autores como Brain (1981) y Arribas y Palmqvst (1998) observaron que en las acumulacio-

nes actuales de huesos producidas por carnívoros, existe una ausencia significativa de costillas y vértebras mientras que los huesos largos son muy abundantes. No se encontraron evidencias que sustenten otra causa de acumulación diacrónica, como podría ser la concurrencia de cada individuo a ese sitio y una posterior muerte por envenenamiento por ejemplo.

Por su parte, una acumulación primaria realizada por predadores o carroñeros podría estar acompañada de un sepultamiento parcial y sectorizado realizado por estos mismos organismos. Por lo tanto, al producirse el desbordamiento monoepisódico en manto del canal, se produce el transporte de los huesos ya con estadios diferentes de meteorización, y el sepultamiento definitivo en un único episodio de sedimentación.

Otras acumulaciones de esqueletos son atribuidas a aves predadoras. Mayhew (1977) cita la presencia de acumulaciones de restos de mamíferos causada por aves, lo que fue determinado a partir de la presencia de sus fecas en el sitio. Si bien en la excavación de *Aniksosaurus* no hay ninguna evidencia directa o indirecta de la presencia de aves, como fecas o marcas de picotazos sobre los huesos, no puede descartarse esta posibilidad. Por su parte, la participación de un predador como agente de selección y acumulación, podría estar vinculada con la presencia en el fémur MDT-Pv 1/23 de marcas de mordeduras descritas anteriormente.

La segunda opción mencionada y referida a una acumulación conjunta de los huesos pero con sepultamiento parcial o en etapas, sugiere que luego de la muerte, desarticulación y la acumulación de los huesos, los elementos óseos con evidencias de meteorización del estadio 2 habrían sido más rápida y completamente cubiertos. Por su parte, los del estadio 3 quedaron más tiempo expuestos, lo que requiere que el desbordamiento haya sido al menos biepisódico. Sin embargo, la ausencia de evidencias sedimentológicas que justifiquen más de un episodio de depositación, le dan poco sustento a esta hipótesis para explicar la dicotomía presente en el grado de meteorización de los huesos.

El elevado porcentaje de huesos desarticulados (91,33%) y de abrasión (93,33%) observados en *Aniksosaurus* sugiere que los materiales fueron depositados sin tejido blando conectando articulaciones. La excepción sería la extremidad posterior articulada (MDT-Pv 1/48) que correspondería al individuo más pequeño del grupo, y que lo habría hecho con presencia de ligamentos, manteniendo la articulación durante el transporte y sepultamiento. Un análisis en particular de esta extremidad articulada MDT-Pv 1/48, revela la presencia de evidencias de meteorización y transporte hidráulico abrasivo e intenso sobre el fémur y extremos distales de las falanges ungueales. Esto contrasta marcadamente con el buen estado de preservación de la tibia, la delgada fíbula, los metatarsos y de las pequeñas falanges pedales articuladas, incluyendo la primera falange del dedo I de muy pequeño tamaño (Fig. 2.4). En base a esto, se interpreta que el coelurosaurio *Aniksosaurus darwini* debería haber poseído una cobertura de tejido blando resistente desde la articulación fémur–tibia hasta las últimas falanges pedales, sin incluir las falanges ungueales durante la meteorización y el transporte (Fig. 11). De esta manera, se evitó el deterioro y abrasión de los huesos protegidos, la rotura de la delgada fíbula que en su diáfisis posee un ancho máximo de 5 mm (Fig. 2.3) y la desarticulación de pequeños huesos del pie. Este carácter posiblemente similar a la podoteca presente en aves, ya fue propuesto en terópodos avianos de Patagonia como *Unenlagia* (Novas y Puerta, 1997; Calvo *et al*., 2004) y *Neuquenraptor* (Novas y Pol, 2005) procedentes de Formación Portezuelo (Turoniano–Coniaciano), y también en *Buitreraptor gonzalezorum* Makovicky, Apesteguía y Agnolín, 2005 de la Formación Candeleros (Cenomaniano temprano). Sin embargo, no se menciona si tal inferencia se fundamenta en caracteres anatómicos, tafonómicos o meramente especulativos por su proximidad evolutiva con las aves. Observaciones de campo y disecciones realizadas por uno de los autores (G.C.) sobre extremidades posteriores de choiques patagónicos (*Rhea pennata* d'Orbigny, 1834) expuestas al intemperismo, revelan la diferencia de meteorización que existe entre los huesos de la extremidad cubiertos por tejido blando y los que no están con tal protección (Fig. 11). Esto, permite realizar una analogía con lo observado sobre la extremidad MDT-Pv 1/48.

Respecto a las marcas de bioerosión sobre el fémur MDT-Pv 1/23, es difícil determinar la identidad del vertebrado productor de estas mordidas, pero dado el pequeño tamaño, las opciones de análisis son limitadas. A partir de la edad y la procedencia de los fósiles, los productores de estas marcas de bioerosión sobre el hueso podrían ser dinosaurios terópodos, mamíferos o crocodiliformes. La morfología de los surcos y la ausencia de estrías, sugiere que las mismas no fueron hechas por terópodos (Farlow *et al*., 1991). Por su parte, existen evidencias de marcas de dientes dejadas por mamíferos que se

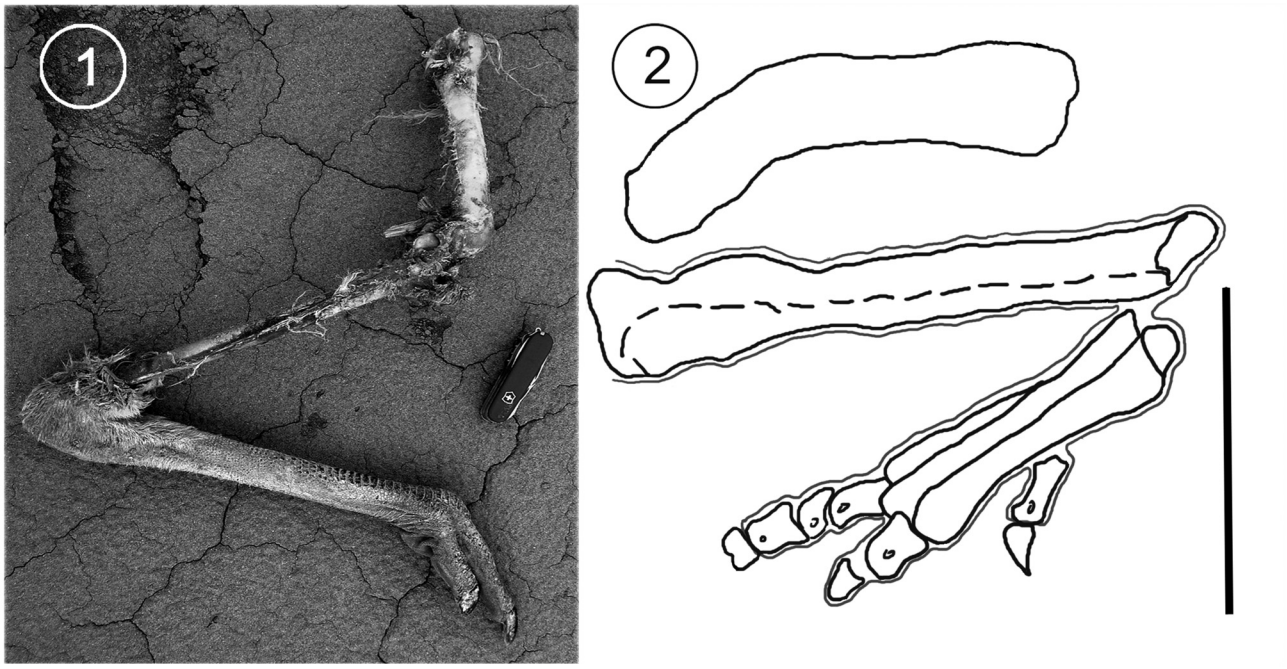

Figura 11. 1, Podoteca presente en el miembro posterior del choique patagónico (*Rhea pennata*). **2,** Reconstrucción de la podoteca propuesta en la extremidad posterior articulada de *Aniksosaurus darwini* tal cual fue hallada. Escala= 30 cm.

alimentaron de pequeños dinosaurios (Hu *et al*., 2005). En el caso de las marcas observadas en MDT-PV 1/23, la morfología de los surcos podría reflejar las cúspides principales de los premolares de un mamífero. No obstante, dado que el arco de la mordida predice un largo mandibular que es varias veces el diámetro de los dientes que produjeron los surcos, estos debiesen ser premolares de tratarse de mamíferos, los que estarían espaciados entre si por un diastema algo mayor a dos veces el diámetro del premolar. Diastemas semejantes son raros, pero se conocen en algunos mamíferos mesozoicos, como en *Cronopio dentiacutus* Rougier, Apesteguía y Gaetano, 2011, no obstante, la morfología de los premolares no corresponde con aquella que se espera de los dientes que han producido los surcos en el fémur MDT-Pv 1/23. Dientes cónicos, gráciles y espaciados al menos dos veces su diámetro, son comunes entre diversos grupos de cocodrilos, de los cuales existen evidencias en la misma localidad de *Aniksosaurus* (Martínez *et al*., 2001; Martínez *et al*., 2008). En esta línea, la presencia de marcas de dientes oblicuamente orientadas, con forma de gancho y en algunos casos bisectados o perforaciones causados por presión de los dientes, son morfologías claramente distintivas en mordidas de cocodrilos (Njau y Blumenschine, 2005; D'Amore y Blumenschine, 2009; Boyd *et al*., 2013). En este contexto, y analizando las evidencias, las mordidas reúnen varias características mencionadas para cocodrilos de pequeño tamaño (Fig. 8), donde la poca profundidad de la mordida no permite apreciar si los dientes eran bisectados.

En general, el estudio de marcas de mordeduras producidas sobre huesos de dinosaurios, revelan la participación de cocodrilos de gran talla (Schwimmer, 2002; Rivera-Sylva *et al*., 2009; Schwimmer y Harrell, 2010, entre otros). En el caso de las mordeduras observadas en el fémur de *Aniksosaurus*, el arco descrito por cada una de ellas posee el mismo centro de articulación, lo que junto a el tamaño de los dientes, sugiere un largo mínimo de la mandíbula de 4 a 6 cm desde la posición de los elementos dentario hasta la articulación mandibular (Rougier com. pers.). Consecuentemente se considera como más plausible que los surcos hayan sido producidos por algún cocodrilo de pequeño tamaño. Los crocodiliformes son importantes agentes tafonómicos, participando en la acumulación, dispersión y modificación de restos de vertebrados (Boyd *et al*., 2013). Por lo tanto, al menos una pequeña parte de la desarticulación de los esqueletos de *Aniksosaurus* podría adjudicárseles a estos reptiles. Finalmente, estas marcas de la mordedura aportan al conocimiento de las interacciones tróficas del ecosistema conservado en la Formación Bajo Barreal.

Entre los aspectos fosildiagenéticos descritos macroscópicamente, se destaca la deformación interna homogénea pre-

sente en la vértebra dorsal MDT-Pv 1/18 y en la vértebra caudal media MDT-Pv 1/13, que sería generada por esfuerzos verticales causados por la carga de la pila sedimentaria, cuando aún el hueso puede responder plásticamente dentro del campo dúctil. Este comportamiento dúctil habría ocurrido antes del reemplazo total por mineral, ya que los huesos, en general y sin ese reemplazo, poseen originalmente cierta plasticidad ante la presencia de una fuerza externa (Polonio y López-Martínez, 2000).

Se han reconocido también esfuerzos de cizalla simple en la tibia MDT-Pv 1/1 y el fémur MDT-Pv 1/48. Estos huesos son los representantes de menor tamaño dentro de su conjunto de huesos del mismo tipo, es decir la más pequeña de las tibias y el más pequeño de los fémures, respectivamente. Esto permite suponer que los esfuerzos de cizalla o corte fueron de escasa magnitud y solo afectaron huesos pequeños, y se vieron favorecidos por el fracturamiento transversal al eje axial del hueso largo que constituyó un plano de debilidad.

Finalmente, las dos etapas de permineralización se encuentran bien definidas en la evolución fosildiagenética. La primera fase produjo una precipitación de hematita en los canales vasculares y cavidades vinculadas a la propia estructura del hueso, a partir del ingreso de soluciones ricas en hierro bajo condiciones oxidantes. En una segunda etapa, luego de una deformación frágil de los huesos que ocasionaron una fracturación, ingresaron soluciones saturadas en carbonato que rellenaron con calcita las fracturas (Fig. 10). Procesos similares de precipitación inicial de hematites, fracturación y luego precipitación de calcita han sido descriptos en huesos de *Mendozasaurus* (González Riga y Astini, 2007).

Las características y cronología relativa de las dos fases de permineralización reconocidas permiten aproximar algunas inferencias en relación a la historia de enterramiento de los fósiles. Durante la permineralización primaria no se reconocieron fracturas asociadas al crecimiento de cristales de hematita, probablemente porque este proceso de relleno y reemplazo generalizado ocurrió a profundidades donde la presión de soterramiento fue lo suficientemente elevada para inhibir este proceso. En la segunda fase, el relleno tardío con calcita queda de manifiesto en forma de fracturas mineralizadas que cortan transversalmente al hueso reemplazado por hematita y también al relleno sedimentario de la cavidad medular (Fig. 10). Esto último indica que al momento de la permineralización secundaria, la roca sedimentaria ya había alcanzado un importante grado de litificación. Por último, a partir de las observaciones al microscopio petrográfico se infiere que las fracturas de los huesos habrían incrementado su tamaño por el crecimiento de cristales de calcita. Para Holtz y Schultz (1998) este proceso se produce a poca profundidad cuando la sobrepresión de soterramiento es escasa. De esta manera, la segunda y última fase de permineralización probablemente haya ocurrido durante una etapa diagenética tardía, antes de la exhumación de los restos óseos (telodiagénesis), cuando los procesos erosivos eliminaron gran parte de la pila sedimentaria y los huesos estuvieron nuevamente cerca de la superficie.

CONCLUSIONES

Los ejemplares de *Aniksosaurus darwini* se preservaron en un depósito de desbordamiento sobre la planicie de inundación proximal.

Las marcas de bioerosión manifestadas mediante pequeñas mordeduras en un hueso, se atribuyen preliminarmente a un cocodrilo contemporáneo de *Aniksosaurus*.

El transporte hidráulico y la acumulación de los huesos desarticulados, permiten determinar un origen parautóctono de los especímenes de *Aniksosaurus*.

Los estudios tafonómicos realizados sobre los materiales de *A. darwini*, permiten no solo complementar los estudios paleontológicos realizados por Martínez y Novas (2006), sino también contribuir a la interpretación de caracteres anatómicos y la presencia de tejidos blandos. El contraste en el grado de meteorización y de abrasión observados en diferentes elementos de extremidad posterior derecha MDT-Pv 1/48 (holotipo) de *Aniksosaurus darwini,* sugiere la presencia de una cobertura epidérmica, posiblemente del tipo podoteca presente en aves. Este representante basal de Coelurosauria, evidenciaría la temprana aparición del carácter mencionado en sus extremidades posteriores.

AGRADECIMIENTOS

A la familia Goicoechea de la estancia Laguna Palacios. A A. Llull del Museo Desiderio Torres de Sarmiento, Provincia del Chubut, por facilitar el acceso al material cada vez que fue requerido. A M. Luna por las fotografías e imágenes; a M. Krause y E. Ivany por su permanente colaboración. A J. Allard por las enriquecedoras discusiones sobre la geología de la región. A G. Rougier e I. Cerda por sus importantes contribuciones. A D. Codega por la celeridad en la realización de los cortes petrográficos y a C. Navarrete por su colaboración en la descripción de los mismos. A los alumnos J.I. Vargas, J.M. Turra, E. González y G. Mac Donald por su participación en los trabajos de campo. A I. Casal por su colaboración en la preparación de las imágenes. A M. Luiz, A. Marchiaro y A. Mangani por los análisis químicos. A los revisores (A. Mancuso y anónimo) que contribuyeron a mejorar el manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

Alcalá, L. 1994. *Macromamíferos Neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses y Museo Nacional Ciencias Naturales, Madrid, 554 p.

Alcalá, L. y Escorza, M.C. 1988. Fracturación en los metápodos de Hipparion. *Geogaceta* 5: 41–44.

Alcalá, L. y Escorza, M.C. 1998. Modelling diagenetic bone fractures. *Bulletin Société Géologique de France* 169: 101–108.

Archangelsky, S., Bellosi, E.S., Jalfin, G.A. y Perrot, C. 1994. Palynology and alluvial facies from the mid-Cretaceous of Patagonia, subsurface of San Jorge Basin, Argentina. *Cretaceous Research* 15: 127–142.

Arribas, A. y Palmqvst, P. 1998. Taphonomy and paleoecology of an assemblage of large Mammals: activity in the Lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza basin, Granada, Spain). *Geobios* 31: 3–47.

Aslan, A. y Behrensmeyer, A.K. 1996. Taphonomy and time resolution of bone assemblages in a contemporary fluvial system: The East Fork River, Wyoming. *Palaios* 5: 411–421.

Barreda, V. y Archangelsky, S. 2006. The southernmost record of tropical pollen grains in the mid-Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 27: 778–787.

Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4: 150–162.

Behrensmeyer, A.K. 1990. Taphonomy. En: D. Briggs y P. Crowther (Eds.), *Palaeobiology, a synthesis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 232–235.

Behrensmeyer, A.K. 1991. Terrestrial vertebrate accumulations. En: P.A. Allison y D.E.G. Briggs (Eds.), *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record.* Plenum Press, Nueva York, p. 291–335.

Behrensmeyer, A.K. y Hill, A.P. 1980. *Fossils in the making: vertebrate taphonomy and paleoecology*. University of Chicago Press, Chicago, 338 p.

Bonaparte, J.F. y Gasparini, Z.B. 1979. Los saurópodos de los Grupos Neuquén y Chubut, y sus relaciones cronológicas. *7° Congreso Geológico Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Neuquén), *Actas* 2: 393–406.

Bonaparte, J.F., González Riga, B. y Apesteguía, S. 2006. *Ligabuesaurus leanzai* gen. et sp. nov. (Dinosauria, Sauropoda), a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 27: 364–376.

Boyd, C.A., Drumheller, S.K. y Gates, T.A. 2013. Crocodyliform Feeding Traces on Juvenile Ornithischian Dinosaurs from the Upper Cretaceous (Campanian) Kaiparowits Formation, Utah. *PloS ONE* 8(2): e57605. doi:10.1371/journal.pone.0057605.

Brain, C.K. 1981. *The Hunters or the Hunted?. An Introducction to African Cave Taphonomy.* The University of Chicago Press, Chicago, 361 p.

Bridge, J., Jalfin, G. y Georgieff, S. 2000. Geometry, lithofacies and spatial distribution of Cretaceous fluvial sandstones bodies, San Jorge basin, Argentina: outcrop analog for the hydrocarbon-bearing Chubut Group. *Journal of Sedimentary Research* 70: 341–359.

Brison, A.L., M. Philippe y Thevenard, F. 2001. Are Mesozoic wood growth rings climate-induced? *Paleobiology* 27: 531-538.

Brochu, C.A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodilian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 49–62.

Bybee, P.J., Lee, A.H. y Lamm, E.T. 2006. Sizing the Jurassic Theropod dinosaur Allosaurus: assessing growth strategy and evolution of ontogenetic scaling of limbs. *Journal of Morphology* 267: 347–359.

Calvo, J.O. y Porfiri, J.D. 2010. *Panamericansaurus schroederi* gen. nov. sp. nov. Un nuevo Sauropoda (Titanosauridae-Aeolosaurini) de la Provincia del Neuquén, Cretácico Superior de Patagonia, Argentina. *Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities research medium* 1: 100–115

Calvo, J.O., Porfiri, J.D. y Kellner, A.W., 2004. On a new maniraptoran dinosaur (Theropoda) from the Upper Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional* 62: 549–566.

Casal, G., Candeiro, C.R.A., Martínez, R., Ivany, E. y 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.; Sciutto, J.C. y 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.

Cerda, I.A. y Chinsamy A. 2012. Biological implications of the bone microstructure of the Late Cretaceous ornithopod dinosaur *Gasparinisaura cincosaltensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 355–368.

Chinsamy, A., Chiappe, L.M. y Dodson, P. 1995. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications. *Paleobiology* 21: 561–574.

Cladera, G., Ruigomez, E., Ortiz-Jaureguizar, E., Bond, M. y López, G. 2004. Tafonomía de La Gran Hondonada (Formación Sarmiento, Edad-Mamífero Mustersense, Eoceno Médio), Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 41: 315–330.

D'Amore, D.C. y Blumenschine, R.J. 2009. Komodo monitor (*Varanus komodoensis*) feeding behavior and dental function reflected through tooth marks on bone surfaces, and the application to ziphodont paleobiology. *Paleobiology* 35: 525–552.

d'Orbigny, A. 1834. *Voyage dans l'Amerique meridionale (le Brézil, la République Oriental de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivia, la République du Pérou), executé pendant les années 1826-33, volume 2, part 4*. A. d'Orbigny, París, p. 1-67.

Falcon Lang, H. 2000. The relationship between leaf longevity and growth ring markedness in modern conifer woods and its implications for palaeoclimatic studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 160: 317–328.

Farlow, J.O., Abler, W.L., Currie, P.J. 1991. Size shape and serration density of theropod dinosaurs lateral teeth. *Modern Geology* 16: 161–198.

Fernández-Jalvo, Y. y Andrews, P. 2003. Experimental effects of water abrasion on bone fragments. *Journal of Taphonomy* 1: 147-163.

Fernández-López, S. 2000. *Temas de tafonomía*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 167 p.

Fernández-López, S. y Fernández Jalvo, Y. 2002. The limit between biostratinomy and fossildiagenesis. En: M. Renzi, M. Pardo Alonso, M. Belinchon, E. Peñalver, P. Montoya y A. Marquez-Aliaga (Eds.), *Current topics on taphonomy and fossilization. 1er Congreso Internacional de Tafonomía* (Valencia), p. 27–36.

Figari, E.G., Hechem, J. y Homovc, J. 1990. Arquitectura depositacional de las «areniscas verdes» de la Formación Bajo Barreal, Provincia de Chubut. *3° Reunión Argentina de Sedimentología* (San Juan), *Actas* 130–138.

Figari, E.G., Strelkov, E., Laffitte, G., Cid de La Paz, M.S., Courtade, S.F., Celaya, J., Vottero, A., Lafourcade, P., Martínez, R. y Villar, H.J. 1999. Los sistemas petroleros de la Cuenca del Golfo San Jorge: síntesis estructural, estratigráfica y geoquímica. *4° Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos*. (Mar del Plata), p. 197–237.

Filippi, L, Canudo, J.I., Salgado, L., Garrido, A., García, R., Cerda, I. y Otero, A. 2011. A new sauropod titanosaur from the Plottier Formation (Upper Cretaceous) of Patagonia (Argentina). *Geologica Acta* 9: 1–23.

Fiorillo, A.R., 1990. Taphonomy and depositional setting of Careless Creek Quarry (Judith River Formation), Wheatland County, Montana, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatolology, Palaeoecology* 81: 281–311.

Gasparini, Z., Salgado, L. y Coria, R.A. 2007. Reptilian faunal succession in the Mesozoic of Patagonia. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R. A. Coria (Eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Bloomington, p. 335–362.

González Riga, B.J. y 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: 290–303.

González Riga, B.J. Ortiz David, L., Londero, S., Calvo, J., Porfiri, J., y Dos Santos, D. 2013. Hallazgo de un gigantesco titanosaurio parcialmente articulado del Cretácico Tardío de Mendoza, Argentina. *1st Brazilian Dinosaur Symposium* (Ituitaba, Minas Gerais, Brasil), *Abstract Book*, p. 35.

Gutiérrez, M. y Kaufmann, C. 2007. Criteria for the identification of formation process in guanaco (*Lama guanicoe*) bone assemblages in fluvial-lacustrine environments. *Journal of Taphonomy* 5: 151–176.

Haynes, G. 1980. Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and Recent mammalian bones. *Paleobiology* 6: 341–351.

Holz, M. y Schultz, C.L. 1998. Taphonomy of the south Brazilian Triassic heryetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. *Lethaia* 31: 335–345.

Hone D.W.E. 2012. Variation in the tail length of non-avian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 1082–1089.

Hu, Y., Meng, J., Wang, Y.y Li, C. 2005. Large Mesozoic mammals fed on young dinosaurs. *Nature* 433: 149–152.

Ibiricu, L.M., Casal, G., Lamanna, M., Martínez, R., Harris. J. y Lacovara. 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. y Cerda I.A. 2013. The behavioral implications of a multi-individual bonebed of a small theropod dinosaur. *PloS ONE* 8(5): e64253. doi:10.1371/journal.pone.0064253.

Lamanna, M., Martínez, R., Luna, M., Casal, G., Dodson, P. y Smith, J. 2001. Sauropod faunal transition trough the Cretaceous Chubut Group of Central Patagonia. 61º Annual Meeting. Society of Vertebrate Paleontology. Bozeman, Montana, Estados Unidos. *Journal of Vertebrate Paleontology,* 3(21): 70A.

Lamanna, M., Martínez, R. y Smith, J. 2002. A definitive abelisaurid theropod dinosaur from the Early Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(1): 58–69.

Lamanna, M., Martínez, R., Luna, M., Casal, G., Ivany, E. y Ibiricu, L.M. 2004. New specimens of the problematic large theropod dinosaur Megaraptor from the Late Cretaceous of Central Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 3(24): 81A–82A.

Lauters, P., Bolotsky, Y.L., Van Itterbeeck, J. y Godefroit, P. 2008. Taphonomy and age profile of a latest Cretaceous dinosaur bone bed in far eastern Russia. *Palaios* 23: 153–162.

Lesta, P.J. y Ferello, R. 1972. Región extraandina del Chubut y norte de Santa Cruz. En: A.F. Leanza (Ed.), *Geología Regional Argentina.* Academia Nacional de Ciencias (Córdoba), p. 601–654.

Leanza, H.A., Apesteguía S., Novas, F.E. y de la Fuente, M. 2004. Cretaceous terrestrial beds from Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapods assemblages. *Cretaceous Research* 25: 61–87.

López-González, F., Grandal-d'Anglade, A. y Vidal-Romaní, J. 2005. Deciphering bone depositional sequences in caves through the study of manganese coatings. *Journal of Archaeological Science* 20: 1–11.

Lucas, S., Rinehart, L.F., Krainer, K., Spielmann, J.A. y Heckert A.B. 2010. Taphonomy of the Lamy amphibian quarry: A Late Triassic bonebed in Nuevo Mexico, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 298: 388 –398.

Lucas, J. y Prévôt, L.E. 1991. Phosphates and fossil preservation. En: P.A. Allison y D.E.G. Briggs (Eds.), *Taphonomy: Releasing the Data of the Fossil Record*. Plenum, Nueva York, p. 389–409.

Lyman, R.L. 1994. *Vertebrate taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge, 524 p.

Makovicky, P.J., Apesteguía, S. y Agnolin, F. 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437: 1007–1011.

Mannion, P.D. y Otero, A. 2012. A reappraisal of the Late Cretaceous Argentinean sauropod dinosaur *Argyrosaurus superbus*, with a description of a new titanosaur genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 614–638.

Martínez, R.D. 1998. *Notohypsilophodon comodorensis* gen. et sp. nov., un Hypsilophodontidae (Ornithischia: Ornithopoda) del Cretácico Superior de Chubut, Patagonia Central, Argentina. *Acta Geológica Leopoldensia* 21: 119–135.

Martínez, R.D. 2007. Los dinosaurios de la Fm. Bajo Barreal: Testimonios de un mundo desaparecido. *1° Jornadas de Arqueología y Paleontología* (Pico Truncado, Santa Cruz, Argentina), p. 88–104.

Martínez, R.D., Casal, G. y Luna, M. 2008. "*Los Dinosaurios del Chubut".* Secretaría de Cultura de la Provincia del Chubut, Rawson, 136 p.

Martínez, R.; Giménez, O.; Rodríguez, J.; Luna, M. y Lamanna, M. 2004. An articulated specimen of the basal Titanosaurian (Dinosauria: Saurópoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the Early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 107–120.

Martínez, R., Lamanna, M., Casal, G., Luna, M., Dodson, P., Tiedemann, C. y Koprowski, A. 2001. Dinosaurios de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior Temprano del Sur del Chubut. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 38: 12R.

Martínez, R. D. y 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.

Mayhew, D.F. 1977. Avian predators as accumulators of fossil mammal material. *Boreas* 6: 25–31.

Miall, A.D. 1996. *The geology of fluvial deposits. Sedimentary facies, basin analysis, and petroleum geology.* Springer, Berlin, 582 p.

Mukherjee, D.B y Ray, S. 2012. Taphonomy of an Upper Triassic vertebrate bonebed: A new rhynchosaur (Reptilia; Archosauromorpha) accumulation from India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 333–334: 75–91.

Navarrete, C.; Casal, G. y Martínez, R. 2011. *Drusilasaura deseadensis gen. et sp. nov*., un nuevo titanosaurio (Dinosauria-Sauropoda) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior del Norte de Santa Cruz, Argentina. *Revista Brasilera de Paleontología* 14: 1–14.

Njau, J.K.y Blumenschine, R.J. 2005. A diagnosis of crocodile feeding traces on larger mammal bone, with fossil examples from the Plio-Pleistocene Olduvai Basin, Tanzania. *Journal of Human Evolution* 50: 142–162.

Novas, F.E. y Pol, D. 2005. New evidence on deynonychosaurian dinosaurs from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 433: 858–861.

Novas, F.E. y Puerta, P.F. 1997. New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 387: 390–392.

Pereda-Suberbiola, X., Astibia, H., Murelaga, X., Elorza, J.J. y Gómez-Alday, J.J. 2000. Taphonomy of the Late Cretaceous dinosaur-bearing beds of the Laño Quarry (Iberian Peninsula) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 157: 247–275.

Pérez, L.M.; Otero, A., Apesteguía, S. y 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. y López-Martínez, N. 2000. Análisis tafonómico de los yacimientos de Somosaguas (Mioceno medio, Madrid). *Coloquios de Paleontología* 51: 235– 265.

Powell, J.E. 2003. Revision of South American titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum* 111: 1–173.

Prieto-Marquez, A. y Salinas, G. 2010. A re-evaluation of *Secernosaurus koerneri* and *Kritosaurus australis* (Dinosauria, Hadrosauridae) from the Late Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 813–837.

Pujana, R., Umazano, A. y Bellosi, E. 2007. Maderas fósiles afines a Araucariaceae de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Tardío de Patagonia central (Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 9: 161–167.

Rivera-Sylva, H.E., Frey, E., y Guzmán-Gutiérrez, J.R. 2009. Evidence of predation on the vertebra of a hadrosaurid dinosaur from the Upper Cretaceous (Campanian) of Coahuila, Mexico. *Carnets de Geólogie*, Letter 2.

Rodríguez, J.F.R. 1993. La depositación de las areniscas verdes (Formación Bajo Barreal, Cretácico Tardío) y sus implicancias tafonómicas. *2° Congreso Geológico Argentino* y *12° Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Mendoza), *Actas* 1: 194–199.

Rougier, G.W., Apesteguía, S. y Gaetano, L.C. 2011. Highly specialized mammalian skulls from the Late Cretaceous of South America. *Nature* 479: 98–102.

Schwimmer, D.R. 2002. *King of the crocodylians: the paleobiology of Deinosuchus*. Indiana University Press, Bloomington, 240 p.

Schwimmer, D.R.y Harrell, S.D. 2010. Trace fossils from both ends of *Deinosuchus*: Late Cretaceous estuarine crocodylian bite marks and coprolites from West Georgia. *Geological Society of America*, *Abstracts* 42: 104.

Sciutto, J.C. 1981. Geología del codo del Río Senguerr, Chubut, Argentina. *8º Congreso Geológico Argentino* (Buenos Aires), *Actas* 3: 203–219.

Sciutto, J.C. y Martínez, R. 1994. Un nuevo yacimiento fosilífero de la Formación Bajo Barreal (Cretácico tardío) y su fauna de saurópodos. *Naturalia Patagónica, Ciencias de la Tierra* 2: 27–47.

Sciutto, J.C. y Martínez, R.D. 1996. El Grupo Chubut en el anticlinal Sierra Nevada, Chubut, Argentina. *13er Congreso Geológico Argentino* y *3er Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos*. *Asociación Geológica Argentina* (Buenos Aires), *Actas*, p. 67–75.

Seebacher, F. 2001. A new method to calculate allometric length-mass relationships of dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 51–60.

Shipman, P. 1981. *Life history of a fossil: an introduction to taphonomy and paleoecology*. Harvard University Press, Cambridge, 222 p.

Shipman, P., Bosler, W. y Davis, K.L. 1981. Butchering of giant Geladas in an Acheulian site. *Current Anthropology* 22: 2572–68.

Skoog, D., West, D., Holler, F. y Crouch, S. 2005. Valoraciones: valoración por precipitación. En: Thomson (Ed), *Fundamentos de química analítica*. México, 1065 pp.

Teruggi, M.E. y Rosetto, H. 1963. Petrología del Chubutiano del codo del río Senguerr. *Boletín de Informaciones Petroleras* 354: 18–35.

Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Manera, T. y 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.

Umazano, A.M., Bellosi, E.S., Visconti, G. y Melchor, R.N. 2008. Mechanisms of aggradation in fluvial systems influenced by explosive volcanism: an example from the Upper Cretaceous Bajo Barreal Formation, San Jorge Basin, Argentina. *Sedimentary Geology* 203: 213–228.

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.

doi: 10.5710/AMGH.23.08.2013.617

Recibido: 18 de diciembre de 2012

Aceptado: 23 de agosto de 2013