



FACULTAD DE CIENCIAS  
EXACTAS Y NATURALES  
Y AGRIMENSURA

Tafonomía y bioestratigrafía de los vertebrados  
del Pleistoceno tardío de las provincias de  
Corrientes (Formación Toropí/Yupoí) y Formosa  
(Formación Río Bermejo), Argentina

Lic. Méndez, Cecilia Romina

Tesis Doctor en Biología

Directora: Dra. Montalvo, Claudia Inés

Co-Director: Dr. Zurita, Alfredo Eduardo

Sub-Director: Dr. Tomassini, Rodrigo Leandro

Corrientes

2022

Argentina

## ÍNDICE

ÍNDICE	I
AGRADECIMIENTOS	III
RESUMEN	V
<b>CAPÍTULO 1- INTRODUCCIÓN</b>	
FUNDAMENTACIÓN DEL ANÁLISIS TAFONÓMICO	1
OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO	8
<b>CAPÍTULO 2 – MATERIALES Y MÉTODOS</b>	
TRABAJO DE CAMPO	11
TRABAJO DE LABORATORIO	12
TRABAJO DE GABINETE	13
<b>CAPÍTULO 3 – ANTECEDENTES GEOLÓGICOS Y MARCO ESTRATIGRÁFICO</b>	
ANTECEDENTES GEOLÓGICOS	26
PROVINCIA GEOLÓGICA DE LA LLANURA CHACO-BONAERENSE	28
FORMACIÓN RÍO BERMEJO, PROVINCIA DE FORMOSA	30
PROVINCIA GEOLÓGICA DE LA MESOPOTAMIA	32
FORMACIÓN TOROPÍ/YUPOÍ, PROVINCIA DE CORRIENTES	34
MARCO ESTRATIGRÁFICO Y SEDIMENTOLÓGICO	37
FORMACIÓN RÍO BERMEJO	37
FORMACIÓN TOROPÍ/YUPOÍ	41
<b>CAPÍTULO 3 – ANTECEDENTES PALEONTOLÓGICOS Y TAXONOMÍA</b>	
ANTECEDENTES PALEONTOLÓGICOS	49
FORMACIÓN RÍO BERMEJO	49
FORMACIÓN TOROPÍ/YUPOÍ	50
REPRESENTACIÓN TAXONÓMICA Y ANATÓMICA	53
ASOCIACIÓN FAUNÍSTICA DE LA FORMACIÓN RÍO BERMEJO	53
ASOCIACIÓN FAUNÍSTICA DEL ARROYO TOROPÍ Y EL PLANCHÓN (FORMACIÓN TOROPÍ/YUPOÍ)	61
<b>CAPÍTULO 5 – RESULTADOS Y DISCUSIONES</b>	
CÁLCULO DEL NÚMERO DE RESTOS RECUPERADOS (NR)	77

REPRESENTACIÓN ANATÓMICA Y TAXONÓMICA	77
NÚMERO DE ESPECÍMENES IDENTIFICADOS POR TAXÓN (NEIT) Y NÚMERO MÍNIMO DE ELEMENTOS ESQUELÉTICOS (NME)	78
NÚMERO MÍNIMO DE INDIVIDUOS (NMI)	80
MASA CORPORAL ESTIMADA	86
ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD DE ELEMENTOS ESQUELÉTICOS EN BASE A LA SELECCIÓN HIDRÁULICA	90
ESPECTRO DE EDAD	93
MODIFICACIONES ÓSEAS DURANTE LA ETAPA PRE-ENTERRAMIENTO	96
METEORIZACIÓN	96
ABRASIÓN	103
MODIFICACIONES ÓSEAS OCURRIDAS DURANTE LAS ETAPAS PRE-ENTERRAMIENTO Y POST-ENTERRAMIENTO	107
FRACTURACIÓN: GRADO Y TIPO DE ROTURA. INTENSIDAD DE LA FRACTURA, TIPOS DE FRACTURA Y ÁNGULOS DE ROTURA EN HUESOS LARGOS	107
GRADO DE DESARTICULACIÓN	125
MODIFICACIONES ÓSEAS DURANTE LA ETAPA POST-ENTERRAMIENTO	130
DEFORMACIÓN POR COMPRESIÓN	130
MODIFICACIONES EN RELACIÓN A LA EVOLUCIÓN DE LOS NIVELES HOSPEDANTES	135
PRESENCIA DE ENCOSTRAMIENTOS CALCÁREOS Y RELLENOS SEDIMENTARIOS	135
IMPREGNACIONES POR ÓXIDOS	142
GRADO DE BIOEROSIÓN	150
GRADO DE DISPERSIÓN	161
ACUMULACIÓN Y REMOCIÓN TAFONÓMICA	163
CARACTERÍSTICAS DE LOS MODOS TAFONÓMICOS REPRESENTADOS EN LOS DEPÓSITOS FLUVIALES DE LAS FORMACIONES RÍO BERMEJO Y TOROPÍ/YUPOÍ.	166
<b>CAPÍTULO 6 – CONCLUSIONES TAFONÓMICAS Y SÍNTESIS FINAL</b>	
CONCLUSIONES TAFONÓMICAS	170
SÍNTESIS FINAL	182
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	185

## **AGRADECIMIENTOS**

La realización de este trabajo de tesis doctoral fue posible gracias a la colaboración y apoyo de numerosas personas, cuya ayuda ha sido, en muchas ocasiones, imprescindible para la prosecución de las actividades propuestas para la realización del mismo.

En primer lugar, quiero agradecer a aquellas personas que me acompañaron en el trabajo, tanto de campo como de laboratorio.

Expreso mi agradecimiento al Dr. Alfredo Zurita quien orientó mi trabajo de investigación durante muchos años y me alentó para la realización de esta tesis.

A la Dra. Claudia Montalvo y el Dr. Rodrigo Tomassini, quienes ayudaron a la concreción de este trabajo, alentándome, pero a la vez discutiendo y corrigiendo mis escritos incansablemente. Quiénes además me ayudaron a comprender mejor la problemática de esta tesis y respondieron siempre rápidamente a mis consultas.

A los guías del Yacimiento Paleontológico Toropí, Jorge Maidana y Luis Romero y a la museóloga Fanny Soler por acompañarme en cada una de mis campañas.

A los hermanos Juan y José “Tatín” Fiedrichs por recibirnos cálidamente y asistirnos en el Museo Provincial de Ciencias Naturales de la provincia de Formosa.

A los técnicos Carlos Luna y Pedro Cuaranta quienes colaboraron en la determinación de los ejemplares, tanto anatómica como taxonómicamente.

A Carlos Luna por la realización de gran parte de la estratigrafía y enseñarme en el campo a comprenderla.

A mis compañeros de laboratorio, Silvina Contreras, Francisco Cuadrelli, Sofia Quiñones, Daniel Barasoain, Humberto Smichowski quienes participaron en algunas tareas de campo.

A la Dra. Nieves Talavera-Prieto por el asesoramiento y la preparación de muestras para procesar.

A la Lic. Victoria Jimenez por su asesoramiento y orientación en relación a los análisis químicos.



Al Dr. Pellerano y a la técnica Lucrecia Bogado por el procesamiento de muestras realizadas en el Laboratorio de Química Analítica de la FaCENA Instituto de Química Básica y Aplicada del NEA UNNE – CONICET.

A Silvina Contreras e Ignacio Contreras por sus aportes y ayuda cada vez que los necesité.

A Ignacio Contreras por su asistencia en la realización de algunas láminas.

A Pedro Cuaranta por la realización de las láminas ilustrativas.

A mi pareja, Fernando siempre presente, acompañándome a cada campaña y encontrando mejores registros.

A mis hijos Renata y Lautaro.

A mi familia que me acompañó y apoyó en todo momento.

A todos ellos, mi más sincero agradecimiento

## **RESUMEN**

Las provincias de Formosa y Corrientes ocupan dos grandes regiones claramente diferenciadas de Argentina. Formosa forma parte de la llanura Chaco-Pampeana y, junto a la provincia del Chaco, integra la región natural Chaco. En Formosa se desarrollan, bajo climas semiáridos, mega-abanicos fluviales, originados en las cadenas montañosas del Oeste. Corrientes integra el territorio denominado Mesopotamia, modelado en superficie por la acción de grandes ríos en un ambiente tropical a subtropical. El límite entre las regiones Mesopotamia y Chaco lo constituye el río Paraná. En este contexto, se estudiará la génesis de las formaciones Río Bermejo (Formosa) y Toropí/Yupoí (Corrientes), ambas depositadas en distintos momentos del Pleistoceno tardío, y se evaluarán los atributos tafonómicos registrados en asociaciones de vertebrados originadas en los ambientes fluviales representados en dichas unidades. En Formosa, las áreas con registro de fósiles cuaternarios se encuentran en diferentes puntos entre las localidades de General Mansilla y El Colorado, en las márgenes del río Bermejo. Las dataciones OSL y C14 efectuadas en los alrededores de Villa Escolar sugieren, al menos para esta localidad, un rango temporal correspondiente al Pleistoceno tardío - Holoceno temprano. Para el Cuaternario de la provincia de Corrientes se reconoce la Formación Toropí/Yupoí, con una amplia distribución. Dataciones OSL (Optically Stimulated Luminescence) sugieren que esta unidad se depositó en el Pleistoceno tardío. En este escenario, los resultados del análisis tafonómico realizados durante este trabajo de tesis doctoral, sumado a la información taxonómica y estratigráfica previa, sirvieron para ajustar las consideraciones paleoambientales y paleoecológicas sobre ambas formaciones bajo estudio.

En la Formación Río Bermejo se registra una asociación constituida principalmente por restos de mamíferos proveniente de los tres niveles fosilíferos, que se caracterizan por representar ambientes de pantanos. La mayoría de los registros estuvieron dados por Mammalia, siendo los más diversos los Xenarthra Cingulata; también se registraron artiodáctilos, carnívoros y en menor medida peces. Los taxones registrados mostraron una amplia gama de masas corporales, desde pequeños mamíferos a megamamíferos. La diversidad en el tamaño de los diferentes elementos registrados sugiere que los flujos esporádicos, producto de los desbordes del canal en eventos de crecida,

podrían haber influido mínimamente en los restos, originando asociaciones con bajo grado de selección. Predominaron los restos desarticulados pero asociados por sobre los articulados, lo cual determina que estuvieron expuestos por cortos períodos de tiempo y se desarticularon, y luego se enterraron. El grado de dispersión de los restos indica asociaciones constituidas por elementos autóctonos o parautóctonos. Los estadios de meteorización predominantes fueron el 1 y 2, indicando en la mayoría de los casos que el período de exposición a los efectos de la meteorización fue relativamente corto, pero lo suficiente para provocar modificaciones en la superficie de los restos. La ausencia de evidencias de abrasión se debe principalmente al ambiente donde fueron depositados, un ambiente de baja energía. Los procesos post-enterramiento afectaron de forma diferencial a los restos que componen estas asociaciones. El predominio de fracturas transversales y de bordes lisos permite inferir que las mismas se produjeron tardíamente durante esa etapa, producto de la presión ejercida por el sedimento debido a la contracción-expansión de las arcillas de los niveles hospedantes. La deformación plástica que presentan algunos de los restos demuestra que éstos no estaban completamente fosilizados cuando el sedimento se acumuló sobre ellos. El cambio de coloración de los restos fue causado por la depositación de óxidos de hierro y manganeso indicando, la existencia de un entorno alcalino y oxidante, vinculado a climas áridos. Todas estas características llevan a definir a esta asociación en el marco del Modo Tafonómico de Relleno de Canal o *Channel-fill*. En Corrientes, la Formación Toropí/Yupoí se encuentra conformada por dos miembros que se interpretan como ambientes de llanura de inundación. Los taxones que componen la asociación faunística son diversos, con una importante diversidad de masas corporales. Se registraron desde micromamíferos a megamamíferos, y también ejemplares asignados a testudines, una boa y un ave. En la asociación se reconocieron los distintos estados de articulación (desarticulados pero asociados, articulados y aislados). La presencia y frecuencia de estas categorías permite inferir que los elementos esqueléticos estuvieron expuestos en superficie durante lapsos diferentes antes de su enterramiento. Los restos registrados en la asociación presentan una amplia distribución espacial, característico de las llanuras de inundación, las cuales no presentan habitualmente grandes concentraciones de restos. Los efectos del intemperismo se reflejan en la diversidad de estadios registrados, conformados por un porcentaje bajo de elementos sin evidencias de meteorización o

con evidencias extremas lo cual sugiere que los restos fueron incorporados gradualmente a través del tiempo en la llanura de inundación. Esto se puede vincular con sucesivos eventos de desbordamiento del canal fluvial e inundación de la llanura, donde se puede inferir que las tasas de acumulación de sedimentos eran lo suficientemente rápidas como para enterrar los restos antes de que se alteraran demasiado por meteorización. En el total de la asociación, la evidencia de abrasión presentó escasos registros. El elevado registro de fracturas transversales, asociado con la presencia de fracturas de bordes lisos y/o escalonados permitió establecer que durante la etapa post-enterramiento predominaron los procesos que provocaron las fracturas. Teniendo en cuenta las interpretaciones previas realizadas, es coherente interpretar que el proceso de evolución de los niveles hospedantes ha afectado a los restos de forma gradual y diferencial. La mayoría de los elementos en los que se registran concreciones o presentan rizoconcreciones provienen del Miembro Inferior, lo cual se encuentra en estrecha relación con el gran desarrollo del paleosuelo que presenta este miembro. Las características tafonómicas registradas en la asociación permiten definir el Modo Tafonómico de Llanura de Inundación o *Floodplains* (*sensu* Behrensmeyer y Hook, 1992) y dentro de las variables que esta presenta Llanura de Inundación bien drenada o *Well-Drained Floodplains*.

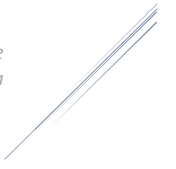
La realización e interpretación de nuevos perfiles estratigráficos mejoró las descripciones sedimentológicas y los fósiles recuperados con adecuado control estratigráfico presentan atributos tafonómicos que están relacionadas con los niveles portadores. La reconstrucción de la génesis de las asociaciones faunísticas se complementó con análisis sistemáticos de los taxones presentes en estas formaciones. El análisis de las características tafonómicas y el contexto estratigráfico de las asociaciones de la Formación Río Bermejo (Formosa) y de la Formación Toropí/Yupoí (Corrientes) en conjunto permitió una interpretación más precisa sobre la génesis de estos dos yacimientos y de las diferentes historias tafonómicas, como así también la identificación de diferentes Modos Tafonómicos.



# CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

OBJETIVOS E HIPÓTESIS



## **INTRODUCCIÓN**

### **FUNDAMENTACIÓN DEL ANÁLISIS TAFONÓMICO**

La Tafonomía se define como la disciplina que estudia los procesos de fosilización y la formación de los yacimientos fosilíferos (Fernández-López, 2000). El término fue establecido por Efremov (1940) en su obra *“Taphonomy: new branch of Paleontology”*, para definir la disciplina paleontológica encargada de analizar los procesos de fosilización y la transición de los restos orgánicos desde la biósfera a la litósfera. Posteriormente, otros autores definieron a la tafonomía como *“(…) la reconstrucción de las historias de vida de los fósiles desde el momento en el que un animal muere hasta que sus restos son recuperados”* (Shipman, 1981: 6), *“(…) el estudio de los procesos de preservación y como ellos afectan la información en el registro fósil”* (Behrensmeyer y Kidwell, 1995: 105) o *“el estudio de los procesos que afectan a la transición de los restos de organismos vivos del pasado y sus rastros en la litosfera como se ve en el registro prehistórico”* (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016: 1). En sentido estricto, la Tafonomía aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil en las distintas etapas pre-enterramiento y post-enterramiento de la historia tafonómica (Fernández-López, 2000) (Figura 1-1).

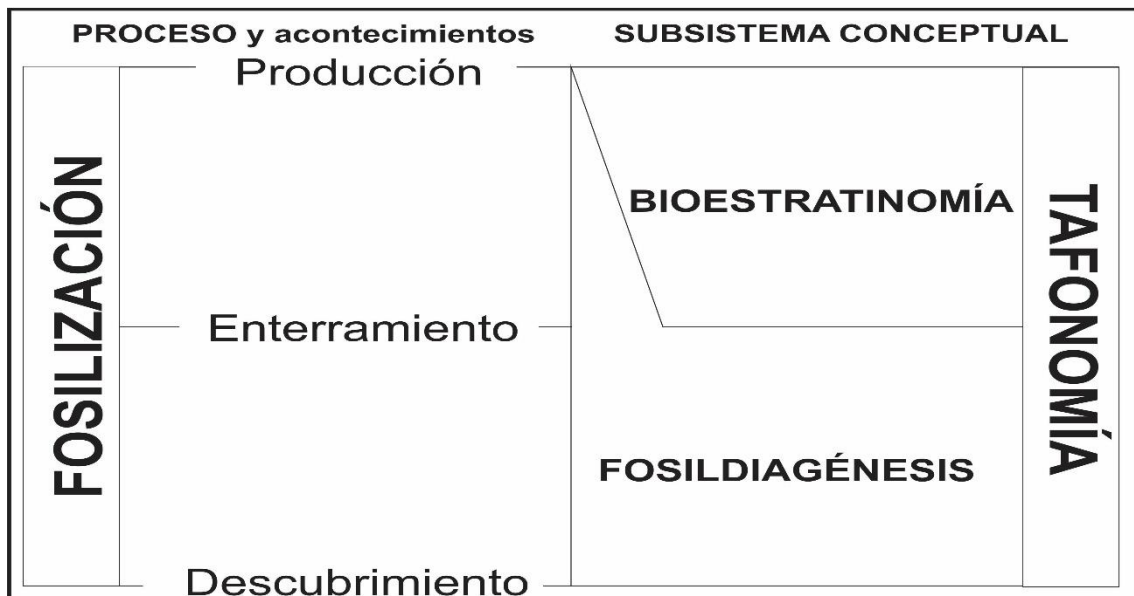


Figura 1-1. Esquema de subdisciplinas de la tafonomía referidos a la fosilización y sus etapas (tomado de Fernández-López 2000).

En este contexto, y para el desarrollo de este trabajo de tesis doctoral, se considera a la Tafonomía como un subsistema conceptual de la Paleontología, que se ocupa de estudiar y explicar los procesos de fosilización, la formación de los yacimientos fósiles y los mecanismos de producción y modificación del registro fósil, mediante la evaluación de distintos atributos tafonómicos presentes en los elementos conservados, siguiendo los lineamientos de Fernández-López (2000 y bibliografía allí citada).

El énfasis de una investigación tafonómica reside en comprender cómo se ha modificado la información paleobiológica y paleoecológica durante la transición biósfera-litósfera, para poder establecer vínculos entre las tafocenosis y las paleobiocenosis (Fernández-López, 2000). Esta transición está marcada por procesos que alteran las características físico-químicas de los restos orgánicos, condicionados por la naturaleza del ambiente depositacional. Por lo tanto, las alteraciones *post-mortem* observadas en los fósiles son también una herramienta para el reconocimiento de aspectos paleoecológicos, paleoambientales y paleoclimáticos (Brett y Baird, 1986).

Se denomina producción a los procesos generadores de restos o señales fósiles, los cuales no necesariamente están relacionados con la muerte del organismo, ya que cualquier resto o señal fósil pudo haber sido producido al morir un organismo, cuando una entidad biológica realizaba alguna actividad o a partir de otros restos o señales preexistentes (Fernández-López, 2000). Los restos y/o señales se modifican por procesos pre y post-enterramiento debido al accionar de diferentes agentes y procesos. La Figura 1-2 grafica las etapas de la formación y modificación de las asociaciones de organismos. La base para interpretar los agentes y procesos que afectaron a los conjuntos es la identificación de las modificaciones producidas en los restos de los organismos. En este sentido, las modificaciones observadas en los restos individuales brindan información general sobre la asociación fósil, generando así la evidencia necesaria para reconstruir la historia tafonómica del conjunto (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

La alteración tafonómica se produce a medida que las entidades tafonómicas se ajustan a los cambios de su ambiente externo, aumentando así la información tafonómica que se obtiene de cada entidad (Figura 1-3). En este sentido, la formación de los yacimientos fosilíferos suele ser interpretada como el resultado final de la transformación de la biocenosis

original, distinguiéndose así tanatocenosis (conjunto de restos de organismos que murieron juntos), tafocenosis (conjunto de restos de organismos que fueron enterrados juntos) y orictocenosis (conjunto de fósiles que están juntos en un cuerpo rocoso) (Fernández-López, 2000). Por lo tanto, se debe tener en cuenta que el potencial de fosilización de una entidad en un ambiente particular depende de factores biológicos, ecológicos, biogeográficos y evolutivos, así como también de factores climático-ambientales, de producción y tafonómicos (Fernández-López, 2005). De esta manera el registro fósil es entendido como una entidad tafonómica de mayor nivel de organización donde se agrupan todos los restos y señales de entidades biológicas del pasado (Fernández-López, 2000).

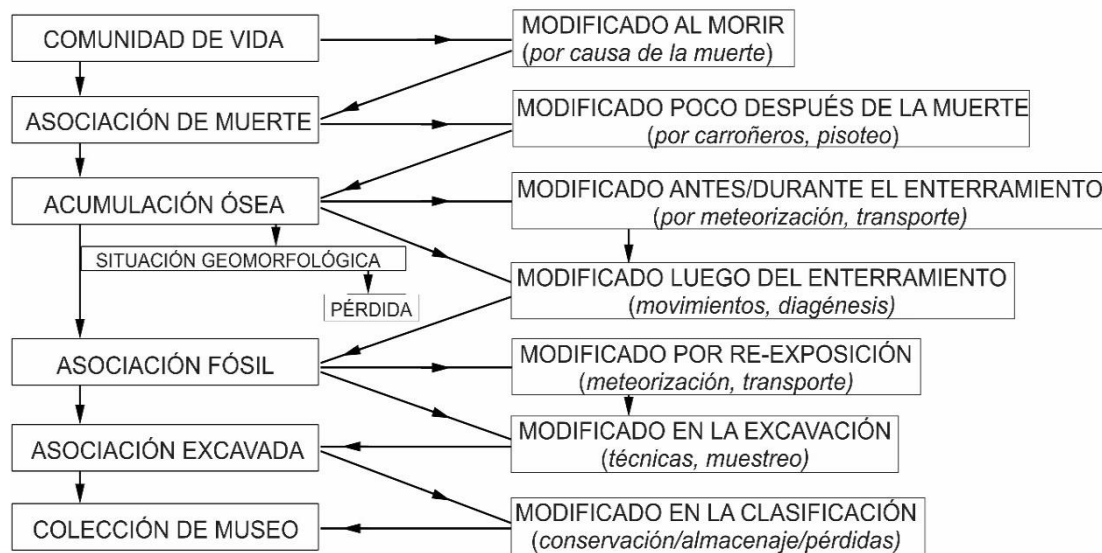


Figura 1-2. Etapas de la formación y modificación de las asociaciones de animales. A la izquierda se muestran las etapas. A la derecha los procesos que pueden ocurrir en cada etapa. Las flechas señalan caminos alternativos que conectan tanto las etapas en sí como los procesos entre etapas (modificado de Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

El marco temporal para un estudio tafonómico abarca desde la producción de las entidades tafonómicas (fósiles) hasta la actualidad (Clark *et al.*, 1967; Morlan, 1980; Fernández-López, 1984, 1988, 1989, 2000; Behrensmeyer y Kidwell, 1995; Hesse y Wapnish, 1985; Wilson, 1988; Dauphin *et al.*, 1994; Fernández-Jalvo y Marin-Monfort, 2008). Estudios más recientes evalúan las condiciones y alteraciones de los restos depositados en colecciones, ya que, durante la excavación y preparación de los fósiles las herramientas utilizadas pueden producir marcas en su superficie imitando en gran medida las marcas producidas antes de la excavación, conduciendo así a interpretaciones y conclusiones erróneas, por lo tanto, todos los



procesos y actividades cuya finalidad es extraer, conservar o incluso analizar los fósiles también pertenecen a su historia tafonómica (Marín-Monfort y Fernández-Jalvo, 2017).

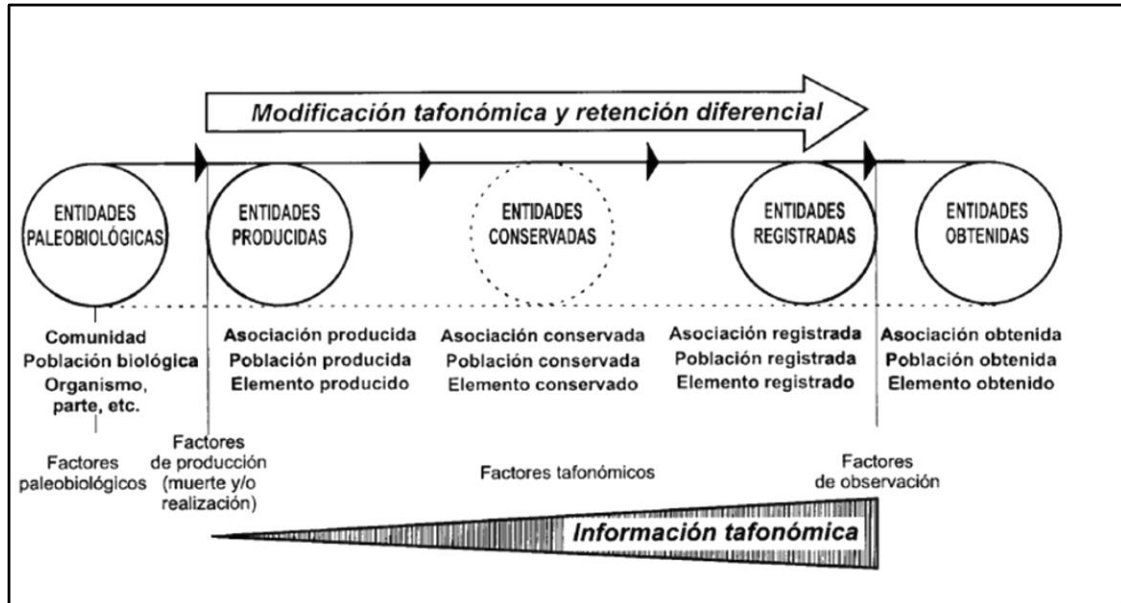


Figura 1-3. Representación gráfica de la ganancia de información tafonómica (tomado de Fernández-López, 2000).

En los mecanismos de alteración tafonómica intervienen diferentes procesos por los cuales se modifican la composición, la estructura y/o la ubicación de los elementos conservados. En este sentido, el análisis tafonómico-paleoecológico de una asociación registrada y su ambiente permite indagar sobre las modificaciones que la misma ha experimentado durante la fosilización (Fernández-López, 2000). Con el fin de inferir la historia tafonómica, tanto individual como de la asociación, se deben identificar los procesos y los agentes responsables de los atributos registrados. El realizar un análisis tafonómico implica la identificación y/o cuantificación de las modificaciones tafonómicas y, sobre esa base, la identificación y/o medición de la magnitud de los efectos de los procesos y agentes tafonómicos involucrados (Lyman, 1994).

La historia tafonómica de una entidad tafonómica puede interpretarse como un conjunto de eventos sucesivos, contruidos a partir de agentes, procesos y atributos tafonómicos característicos (Lyman, 1994). Un agente tafonómico es el productor de la modificación generada en un resto y/o en un conjunto de restos. Estos agentes pueden ser de origen biológico, físico-mecánico o químico (e.g. agua, viento, enzimas, carnívoros). Un proceso tafonómico es el accionar dinámico de un agente sobre una entidad tafonómica. Estos

procesos (e.g. meteorización, corrosión, pisoteo, abrasión) pueden dejar huellas en los restos. Un atributo tafonómico es la modificación originada a partir de la alteración sufrida por un proceso tafonómico (e.g. pulido, redondeamiento, agrietamiento); así pues, la correcta identificación de un atributo permite, en algunos casos, inferir tanto el proceso como el agente involucrado (Tomassini, 2012). En este trabajo, en particular, se evaluarán los atributos registrados en asociaciones de vertebrados continentales depositadas en ambientes fluviales del Pleistoceno superior de las provincias de Corrientes y Formosa. Se buscará determinar los posibles agentes y procesos ocurridos, y sobre esta base reconstruir la historia tafonómica de cada una de las asociaciones.

Al proceso de entrada de información en la litósfera desde la biosfera, como resultado de fenómenos geológicos y biológicos entrelazados, se lo denomina acumulación (Lyman, 1994; Fernández-López, 2000). La acumulación es un proceso único e irrepetible al cual está sometida cualquier entidad tafonómica (Fernández-López, 2000). Luego de la acumulación, los elementos conservados pueden ser desplazados. Este mecanismo se denomina remoción e incluye dos procesos que ocurren en diferentes momentos; la correcta identificación de los mismos permite establecer relaciones espacio-temporales entre los elementos conservados y los cuerpos rocosos en los que se encuentran. La remoción que tiene su origen antes del enterramiento se denomina resedimentación, mientras que si ocurre luego del enterramiento se denomina reelaboración. La remoción no es un evento único, si no que puede ocurrir reiteradas veces en la historia tafonómica de un elemento conservado (Fernández-López, 2000).

Las características del ambiente tienen un rol fundamental en la preservación de los restos. Particularmente dentro del medio continental, los ambientes fluviales han jugado un papel importante en la preservación de los organismos y han sido tradicionalmente el centro de las investigaciones paleontológicas y tafonómicas de vertebrados (incluyendo yacimientos de Argentina) ya que son abundantes en el registro fósil y suelen incluir una gran cantidad y diversidad de restos (e.g. Voorhies, 1969; Behrensmeyer, 1975, 1982, 1988; Badgley, 1986a, b; Behrensmeyer y Hook, 1992; Smith, 1993; Aslan y Behrensmeyer, 1996; Lopes *et al.*, 2001; Tomassini, 2012; Araújo-Júnior *et al.*, 2013 a, b, c; Tomassini y Montalvo, 2013; Tomassini *et al.*, 2013, Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2017; Montalvo *et al.*, 2017, 2019; Wantowsky y

Weinschütz, 2018; Méndez *et al.*, 2015, 2017, 2021). Los ambientes fluviales incluyen una gran diversidad de subambientes, cada uno de los cuales presentan características particulares. Esta heterogeneidad está dada principalmente por las características del curso fluvial, como la forma y tamaño del canal, la carga sedimentaria y el grado de descarga (Behrensmeyer y Hook, 1992; Bridge, 2003), dando origen a peculiaridades sedimentológicas y tafonómicas.

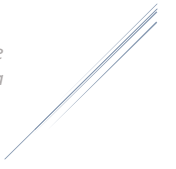
Behrensmeyer (1988), con la finalidad de proporcionar una base para comparar faunas con historias de preservación similares en el registro geológico, definió dos modos tafonómicos para ambientes fluviales: *fondo de canal* y *relleno de canal abandonado*. Posteriormente Behrensmeyer y Hook (1992) describieron otros modos para ambientes fluviales (*e.g.* llanura de inundación, diques, depósitos de abanico, depósitos de desbordamiento) según el contexto de preservación de los restos, donde se desarrollan condiciones sedimentológicas, y agentes y procesos pre- y post-enterramiento particulares, dando lugar a atributos tafonómicos característicos. Cada modo tafonómico, definido por Behrensmeyer y Hook (1992), puede subdividirse en otros contextos con características tafonómicas más específicas (*e.g.* las llanuras de inundación pueden clasificarse en bien drenadas y mal drenadas), lo cual resulta de gran utilidad al comparar conjuntos fósiles particulares.

Los principales tipos de sistemas fluviales en cuanto a los patrones de canales que presentan (morfología y sinuosidad), son meandriformes, anastomosados, entrelazados y rectilíneos (Ramonell, 2000). En este sentido, la correcta identificación del subambiente y los procesos tafonómicos actuantes son fundamentales para determinar el origen de la asociación conservada, interpretar su historia tafonómica y comparar con otros sitios de similares características. Behrensmeyer y Hook (1992) definieron el concepto de isotafonomía, indicando que depósitos con el mismo tipo de preservación pueden ser comparados a lo largo del tiempo.

Por otra parte, los términos autóctono y alóctono indican si los restos se preservaron en el lugar de muerte o si sufrieron algún tipo de movilización o transporte (Behrensmeyer y Hook, 1992; Fernández-López, 2000). Los restos autóctonos son aquellos que se preservan en el lugar de muerte del organismo, es decir, en su lugar de producción. El término alóctono se utiliza para los restos que han sido movilizados del sitio de muerte o producción por transporte lateral. Por su parte, los restos parautóctonos son aquellos restos que han sido movilizados cerca de su sitio de producción.

El *time-averaging* o promedio temporal, es el proceso de mezcla de elementos conservados que representan entidades biológicas cronológicamente sucesivas (Fernández-López, 2000). Teniendo en cuenta la dinámica de los sistemas fluviales, el *time-averaging* es muy variable de acuerdo al contexto de preservación (Behrensmeyer, 1988; Behrensmeyer y Hook, 1992), esto se debe a la reelaboración de restos desde niveles más antiguos y su posterior depositación en canales fluviales más modernos. La consideración del tiempo involucrado para generar un depósito resulta de gran utilidad al momento de evaluar biocronológica y bioestratigráficamente a las asociaciones faunísticas.

En los últimos años, los estudios tafonómicos han empezado a ser adoptados para analizar diferentes asociaciones de vertebrados continentales del Cenozoico de Argentina (Tauber, 1997a, b; Cladera *et al.*, 2004; Montalvo, 2004; Montalvo *et al.*, 2008, 2012, 2017, 2019a, b; Tomassini, 2012; Tomassini *et al.*, 2014a, 2016; entre otros) debido a la importante cantidad de datos que aportan acerca de los organismos, su relación con el medio y los procesos que han sufrido los restos en las etapas posteriores a la muerte de los individuos. Sin embargo, esta temática ha sido aun escasamente considerada en el análisis de las asociaciones de megamamíferos cuaternarios (e.g. Pomi, 2009; Tomassini y Montalvo, 2010; Tomassini *et al.*, 2013, 2014, 2020; Méndez *et al.*, 2017).



## **OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO**

El objetivo principal de este trabajo de tesis doctoral es llevar a cabo un estudio tafonómico de las asociaciones faunísticas recuperadas de las formaciones Toropí/Yupoí (provincia de Corrientes) y Río Bermejo (provincia de Formosa), analizando los agentes y procesos que afectaron a los restos que las constituyen. El análisis se realizará sobre cada uno de los restos recuperados, así como sobre la asociación en su conjunto, de modo tal que las diferencias y similitudes en los atributos tafonómicos de los fósiles permitan ajustar sus características y contribuyan a mejorar el conocimiento de la fauna que habitó la región, así como interpretar los procesos que sufrieron desde su producción. La interpretación de los agentes y procesos involucrados, tanto antes como después del enterramiento de los restos, permitirá comprender las particularidades de las historias tafonómicas de cada asociación recuperada.

A partir de ello, se espera interpretar las posibles historias tafonómicas, buscando diferencias y similitudes entre las asociaciones de ambas formaciones. Mediante la evaluación de las características de preservación, se pretende también indagar en aspectos paleoambientales, paleoecológicos y bioestratigráficos de las comunidades de vertebrados que habitaron el área durante el Pleistoceno tardío - Holoceno.

### **OBJETIVOS PARTICULARES**

- Evaluar taxonómica y tafonómicamente los materiales recuperados de los niveles correspondientes a las dos formaciones consideradas.
- Analizar taxonómicamente los linajes mejor representados.
- Reconstruir la génesis de las asociaciones faunísticas recuperadas.
- Ajustar la edad de las asociaciones al esquema bioestratigráfico vigente.
- Inferir las condiciones paleoambientales y paleoecológicas. Identificar e interpretar las modificaciones ocurridas en las distintas etapas de la historia tafonómica. Evaluar los agentes y procesos tafonómicos involucrados en cada caso.

## HIPÓTESIS

✚ Las formaciones Río Bermejo (provincia de Formosa) y Toropí/Yupoí (provincia de Corrientes) se originaron a partir de la dinámica de sistemas fluviales con diferentes características. Por ello, las asociaciones recuperadas en cada una presentan diferentes atributos tafonómicos, y en consecuencia diferentes historias tafonómicas. Estas historias están directamente relacionadas al contexto en el que los restos fueron acumulados y preservados.

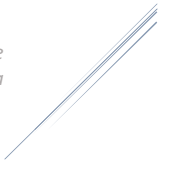
✚ Se espera que las historias tafonómicas interpretadas para cada asociación sean distintas, teniendo en cuenta que provienen de contextos ambientales diferentes. Por otro lado, tanto en los canales abandonados, como en las llanuras de inundación, los procesos y agentes que actúan en cada contexto son muy similares. En este sentido se espera encontrar:

- Variedad de características tafonómicas, con un predominio de materiales bien conservados, bajo grado de rotura en los elementos, ausencia de abrasión, esqueletos articulados y asociados, estadíos de meteorización variables.
- Restos en el sitio de muerte o transportados a cortas distancias, con marcado predominio de ejemplares autóctonos. Ausencia de materiales retrabajados. Evidencias de pisoteo.
- Asociaciones faunísticas originadas por la acumulación gradual de organismos, con un *time-averaging* bajo.
- A su vez dentro de un ambiente de llanura de inundación, tanto como en un ambiente de pantano, es esperable que el desarrollo de paleosuelos y las evidencias de trazas de invertebrados sean compatibles con eventuales períodos de estabilidad sedimentaria.



# CAPÍTULO 2

## MATERIALES Y MÉTODOS



## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **TRABAJO DE CAMPO**

Los restos provenientes de la Formación Río Bermejo cuentan con información sobre su nivel de procedencia estratigráfica y geográfica. Todos los materiales colectados en esta formación se encontraban *in-situ*, tanto aquellos determinados anatómicamente y taxonómicamente como los indeterminados. Para la Formación Toropí/Yupoí se recolectaron todos los restos de vertebrados que se hallaban *in situ* y *ex situ*, tanto los elementos esqueléticos identificables como los fragmentos indeterminables. La extracción de los ejemplares hallados *in situ* se llevó a cabo con un detallado control de su procedencia estratigráfica. Durante este trabajo se colectaron 239 restos provenientes de la Formación Toropí/Yupoí, en tanto que para la Formación Río Bermejo las campañas fueron realizadas exclusivamente para el levantamiento de perfiles, durante las cuales solo se recuperaron fragmentos de una coraza asignada a *Glyptodon* sp.; el resto de los materiales de esta unidad fueron recolectados en campañas previas al inicio de esta tesis doctoral. Por otro lado, también se incorporaron en este estudio los ejemplares depositados previamente en la colección “Dr. Rafael Herbst” de la Formación Toropí/Yupoí que cuentan con referencias de la localidad y del miembro del cual fueron colectados.

La ubicación geográfica de los restos y de los perfiles en las localidades de la Formación Toropí/Yupoí fue determinada con un GPS (*Global Positioning System*) *Garmin eTrex*. La procedencia estratigráfica de los fósiles se indicó mediante anotaciones, fotografías con cámara digital *Cannon Eos Rebel T100* y perfiles detallados.

En el marco del desarrollo de esta tesis y con el fin de evaluar la estratigrafía y coleccionar fósiles en la Formación Río Bermejo se llevaron a cabo dos viajes de campo que incluyeron las localidades de Villa Escolar, El Colorado y Campo Insfrán. Allí se elaboraron tres perfiles estratigráficos separados entre sí por varios kilómetros. Debido a que las 14 localidades fosilíferas identificadas con depósitos de la Formación Río Bermejo se encuentran distribuidas a lo largo de aproximadamente 100 km sobre las márgenes del río Bermejo (Méndez *et al.*, 2017), para la realización de los perfiles, se consideró por un lado la localidad más al Norte (El Colorado - 26°18' S – 59°22' O) y otra de las que se encuentra más al Sur (Villa Escolar -



26°37' S - 58°40' O), en tanto que la tercera localidad (Campo Insfrán 26°28' S - 58°53' O) corresponde a un punto intermedio entre las demás localidades con registros fósiles. Se incluyeron en el análisis taxonómico y tafonómico los materiales colectados previamente en todas las localidades mencionadas y depositados en la colección del Museo Provincial de Ciencias Naturales de Formosa. En tanto, para la Formación Toropí/Yupoí se llevaron a cabo 7 viajes de campo a las localidades de Arroyo Toropí y El Planchón. Se levantó un perfil en la localidad de Arroyo Toropí y dos perfiles en la localidad de El Planchón distantes aproximadamente 100 m entre sí.

Durante la realización de los perfiles en las unidades bajo estudio se reconocieron, diferenciaron, caracterizaron litológicamente y reinterpretaron los distintos niveles portadores, teniendo en cuenta las propuestas previamente planteadas por Iriondo (2010) para la Formación Río Bermejo, y por Herbst y Álvarez (1977) para la Formación Toropí/Yupoí. También se reconocieron las variaciones laterales y verticales de los diferentes niveles. En cada perfil se describió la litología, textura, color, tipo de contactos y se destacó la presencia de restos fósiles y estructuras biogénicas y sedimentarias. Esta tarea permitió una correcta y más actualizada interpretación de los niveles portadores de cada formación.

### **TRABAJO DE LABORATORIO**

Todos los materiales recuperados de la Formación Río Bermejo están depositados en el Museo Provincial de Ciencias Naturales de la Provincia de Formosa, ubicado en Villa Escolar, bajo el acrónimo PVE-F. En tanto que los restos recuperados de la Formación Toropí/Yupoí están depositados en las Colecciones Paleontológicas de la Universidad Nacional del Nordeste "Dr. Rafael Herbst", ubicada en el Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-UNNE-CONICET), Corrientes Capital, bajo el acrónimo CTES-PZ. Los diferentes elementos que forman parte de un mismo esqueleto, considerados como asociados o articulados, fueron ingresados como un único ejemplar y con un mismo número de colección. Para los materiales colectados en el marco de esta tesis, y con el fin de evitar posibles modificaciones en las características originales de los restos, y de los atributos tafonómicos presentes en éstos, se prescindió del uso de técnicas o productos químicos agresivos durante

el proceso de limpieza y preparación, en tanto que los materiales recolectados previamente depositados fueron analizados siguiendo la propuesta de Marín-Monfort *et al.* (2017).

Tantos los materiales previamente recolectados, como los nuevos se determinaron anatómica y taxonómicamente, a partir de la comparación con otros ejemplares fósiles procedentes de las colecciones bajo estudio y con la información bibliográfica disponible. Para los restos depositados en la colección “Dr. Rafael Herbst” se utilizó como principal punto de referencia el trabajo de Francia (2014) y para los depositados en el Museo Provincial de Ciencias Naturales de Formosa se tomó como punto de referencia el trabajo de Méndez *et al.* (2017) y las referencias allí citadas. Para los micromamíferos, las características tafonómicas presentes se identificaron y fotografiaron utilizando una lupa trinocular estereoscópica *Motic SMZ-168-TL*, con Zoom 0.75x a 5x. Para fotografiar detalles de los megamamíferos se utilizó la cámara *Cannon Eos Rebel T100*.

### **TRABAJO DE GABINETE**

Para el análisis de las asociaciones preservadas en las formaciones bajo estudio, se consideró en cada uno de los niveles/miembros analizados las siguientes características: cantidad de restos presentes, número de elementos identificados anatómica y taxonómicamente, así como fragmentos indeterminados, y diversidad anatómica, taxonómica y tafonómica. Se elaboró un listado faunístico actualizado utilizando todos los ejemplares registrados; para la clasificación taxonómica de los Dasypodidae se siguió el esquema tradicional de McKenna y Bell (1997), Gardner (2005) y Gaudin y Wible (2006) para los Gliptodontiidae los de Fernicola (2008) y Cuadrelli *et al.* (2020). Para el resto de los taxones se siguieron las clasificaciones tradicionales.

Para la Formación Río Bermejo, Méndez *et al.* (2017) consideraron que los restos provienen de una única asociación y de un único nivel fosilífero, sin embargo, en este trabajo se realizaron perfiles de detalle en los cuales se registró que los restos provienen de tres niveles fosilíferos, donde las características tafonómicas son homogéneas. En este contexto, se hace un análisis de detalle de cada nivel fosilífero, considerando que los tres niveles sedimentarios en los cuales se ubican (Capítulo 3) representan la colmatación de un meandro

abandonado, conformando principalmente pantanos donde se preservó la asociación faunística estudiada.

Los análisis tafonómicos se realizaron tanto sobre los ejemplares colectados durante las diferentes campañas realizadas, como aquellos que se encontraban depositados en la colección y contaban con datos asociados de procedencia geográfica y estratigráfica.

Para la cuantificación de los elementos conservados, de acuerdo a criterios taxonómicos y tafonómicos, se utilizaron diferentes índices que permiten estimar la representatividad:

- **Número de restos recuperados (NR):** representado por la sumatoria de fragmentos indeterminables (Fi) y ejemplares identificados anatómicamente (Ei) (Blasco Sancho, 1995). Estos últimos elementos (Ei) fueron calculados de acuerdo al NEIT (ver más adelante).
- **Número de elementos identificados por taxón (NEIT; Badgley, 1986a).** Este índice es afectado por la fragmentación diferencial de los especímenes y se distorsionan los resultados si se cuentan del mismo modo elementos asociados y aislados. En el caso de la asociación de la Formación Río Bermejo son muy pocos los elementos articulados, de modo tal que ese problema no modifica la interpretación, en tanto que para la Formación Toropí/Yupoí se registró un número elevado de ejemplares articulados y/o asociados. Un caso especial es el de los cingulados, que presentan un alto grado de desarticulación en las corazas. Es por ello que para cada individuo representado, el valor del NEIT es alto, considerando la gran cantidad de osteodermos que componen una coraza. Teniendo en cuenta esto, para las formaciones Río Bermejo y Toropí/Yupoí se optó por contabilizar los osteodermos aislados y/o asociados o los fragmentos de coraza individualmente.
- **Número mínimo de elementos esqueléticos por taxón (NME; Badgley, 1986a).** Para calcularlo se agrupan todos los fragmentos que se considera que pueden derivar de un mismo elemento esquelético, de este modo cada elemento es contado solo una vez. Para el caso de los cingulados y los testudines, al momento de contabilizar las corazas y caparazones respectivamente, se optó por considerar a cada fragmento de coraza y/o

osteodermos asociados o aislados como pertenecientes a una única coraza, asignando el valor arbitrario de NME=1, prestando especial atención a sus características (e.g. taxón al que corresponde, estadio de desarrollo ontogenético y grado de alteración tafonómica) Montalvo (2004). En el caso de osteodermos aislados se los contabilizó uno por uno.

- **Número mínimo de individuos** (NMI; Badgley, 1986a): mediante este índice se pretende conocer el número mínimo de individuos necesarios para aportar todos los elementos esqueléticos identificados en la asociación, considerando para ello la parte esquelética más abundante en cada taxón (Alcalá, 1994; Lyman, 1994; Blasco Sancho, 1992). El valor del NMI es poco afectado por la fragmentación (Alcalá, 1994). En las dos asociaciones bajo estudio se tuvieron en cuenta las características presentes en los elementos esqueléticos, sobre todo en aquellos que se encontraban asociados, para determinar si los elementos asociados pertenecían al mismo individuo.
  
- **Masa corporal estimada:** para el análisis se consideró el taxón representado, basado en la información bibliográfica disponible. De acuerdo a su masa corporal estimada (MCE) todos los taxones considerados fueron incluidos en cuatro categorías basados en las propuestas de Prevosti y Vizcaíno (2006) y Araújo-Junior y Porpino (2011):
  - Categoría 0: micromamíferos (<1 kg)
  - Categoría 1: mamíferos pequeños (1-10kg)
  - Categoría 2: mamíferos medianos (10-100kg)
  - Categoría 3: mamíferos grandes (100-1000kg)
  - Categoría 4: megamamíferos (>1000kg)
  
- **Grado de selección hidrodinámica:** se utilizaron dos clasificaciones de acuerdo al índice de masa corporal estimada referido para cada taxón:
  - Para los taxones con masas corporales menores o iguales a 200 kg, se utilizaron los “Grupos de Voorhies” (Voorhies, 1969) (Tabla 2-1).

- Para los taxones con masas corporales superiores a los 200 kg, la selección hidráulica se analizó mediante el índice de transporte fluvial (FTI=Fluvial Transport Index) de Frison y Todd (1986) (Tabla 2-2).
- Los dientes aislados, que no se incluyeron en los estudios de Frison y Todd (1986) y Voorhies (1969), se consideraron elementos de susceptibilidad baja al transporte (ver Behrensmeyer, 1975; Korth, 1979).

Grupo I	Grupo I/II	Grupo II	Grupo II/III	Grupo III
Elementos transportados inmediatamente por la corriente, ya sea por saltación o flotación.	Elementos con características intermedias que permiten incluirlos en ambos grupos.	Elementos transportados gradualmente por tracción, con posterioridad a los del Grupo I (necesitan mayor energía hidráulica)	Elementos con características intermedias que permiten incluirlos en ambos grupos.	Elementos resistentes al transporte, constituyen los depósitos de fondo de canal.
Costilla-Vértebra-Sacro-Esternón	Escápula-Falange-Ulna	Fémur-Tibia-Húmero-Metápodo-Pelvis-Radio	Hemimandíbula	Mandíbula-Cráneo

Tabla 2-1. Agrupación de los elementos esqueléticos según su susceptibilidad a ser transportados por flujos de agua (modificado de Voorhies, 1969), para taxones cuyas masas corporales sean iguales o menores a 200 kg.

FTI>75 (alto índice de transportabilidad)	FTI 50-74 (índice intermedio de transportabilidad)	FTI<50 (bajo índice de transportabilidad)
Sacro	Costilla	Atlas
Patella	Escápula	Mandíbula
Astrágalo	Húmero	Pelvis
Calcáneo	Tibia	Radio-ulna
Vértebra (excepto atlas)	Metacarpal	Fémur

Tabla 2-2. Distribución de los elementos esqueléticos según su susceptibilidad a ser transportados por flujos de agua según Frison y Todd (1986), para taxones con masas corporales mayores a los 200 kg.

- **Espectro de edades:** esta categorización se utilizó para los mamíferos. Teniendo en cuenta la edad estimada del organismo al momento de su muerte, los restos evaluados se agruparon en dos categorías: juveniles y adultos. Se tuvieron en cuenta el tamaño de los ejemplares, las características dentarias (e.g. grado de desgaste, dentición decidua) y el grado de osificación o desarrollo de los elementos esqueléticos (e.g. hueso inmaduro vs hueso maduro, grado de fusión epífisis-diáfisis para huesos largos). Para evaluar el grado de desarrollo en cingulados se tuvieron en cuenta las propuestas de Luna y Krapovickas

(2011) y Zurita *et al.* (2011). Los restos que no pudieron ser categorizados se consideraron con edad sin precisar.

Los atributos tafonómicos evaluados, sobre la base del NR, fueron los siguientes:

- **Grados de meteorización:** los efectos de la meteorización se producen por la exposición de los huesos en la superficie, es decir previo al enterramiento, frente a los agentes atmosféricos (sol, viento, humedad relativa, temperatura, lluvia) (Turros *et al.*, 1989; Andrews, 1990; Alcalá, 1994; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). Behrensmeyer (1978) describió para los huesos actuales de macromamíferos seis etapas diferentes de meteorización, la misma autora recomendó utilizar sólo tres de ellas en restos fósiles. A partir de esto, Alcalá (1994) propuso tres categorías para el estudio de mamíferos fósiles de gran tamaño (Tabla 2-3) y Andrews (1990) propone cuatro estadios de meteorización para restos pertenecientes a micromamíferos. El límite entre las dos últimas categorías propuestas por Alcalá (1994) está definido por la presencia o ausencia de hueso esponjoso expuesto.

<b>Macromamíferos (Alcalá, 1994)</b>	
1	Huesos intactos: sin evidencias de agrietamientos, descamación y/o pérdida de materia ósea superficial.
2	Huesos con pérdida de materia ósea superficial.
3	Huesos con pérdida de materia ósea profunda. Agrietamiento profundo, tanto en los huesos como en los dientes y pérdida de segmentos profundos o escamas entre las grietas.
<b>Micromamíferos (Andrews, 1990)</b>	
0	Huesos y dientes sin modificaciones.
1	Huesos con ligeras fisuras superficiales, paralelas a la estructura fibrosa. Dientes flojos y dentina resquebrajada.
2	Mayor desarrollo de fisuras, pero con poca exfoliación. Dientes astillados y agrietados, con pérdida de gran parte de la corona.
3	Agrietamiento profundo, tanto en los huesos como en los dientes y pérdida de segmentos profundos o escamas entre las grietas.

Tabla 2-3. Estados de meteorización para los elementos esqueléticos de macromamíferos (según Alcalá, 1994) y micromamíferos (según Andrews, 1990).

- **Abrasión:** este término se utiliza para describir procesos que provocan redondeamiento y/o pulido de los restos, ya sea en los extremos rotos, en procesos que

sobresalen, o en el resto completo (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). En el marco de este trabajo de tesis, la abrasión se evalúa en relación al transporte por flujos de agua por estar preservados en un ambiente fluvial. La abrasión puede ocurrir en diferentes momentos de la historia tafonómica, es decir que, puede afectar tanto a huesos frescos, como a restos fosilizados. La velocidad con la que se produce la modificación, y su intensidad, dependen en gran medida de la condición del elemento que se está modificando, es decir si se encuentra en estado fresco o seco. Alcalá (1994) definió tres categorías para evaluar el grado de abrasión en fósiles de mamíferos (Tabla 2-4).

Categoría	Abrasión (Alcalá, 1994)
1	Restos intactos, sin evidencias de redondeamiento en vértices y aristas.
2	Restos redondeados, con algunos vértices y aristas mostrando un aspecto romo.
3	Restos pulidos, con un limado intenso sobre toda la superficie que, en algunas ocasiones, afecta la región de material óseo esponjoso y genera la pérdida de la morfología original.

Tabla 2-4. Categorías de abrasión propuestas por Alcalá (1994).

- **Distorsión mecánica (tipo y número de roturas):** la fragmentación se define como la disociación mecánica de elementos esqueléticos a lo largo de planos no articulares (Lyman, 1994). Para el análisis del tipo de rotura se distinguieron las siguientes categorías: elemento entero (categoría 0) y elemento con fracturas (categorías 1-3). El grado de rotura hace referencia al número de fracturas presentes en cada uno de los ejemplares que las presentan. A partir de ello, todos los restos recuperados (NR) se clasificaron en las diferentes categorías propuestas por Pesquero *et al.* (2013) (Figura 4-5), quienes se basaron en combinaciones de las clasificaciones propuestas por otros autores (Shipman, 1981; Davis, 1985; Marshall, 1989; Villa y Mahieu, 1991; Alcalá, 1994; Alcalá y Escorza, 1998; Burton, 1998).

- Categoría 0: enteros
- Categoría 1: una rotura
- Categoría 2: dos roturas
- Categoría 3: más de dos roturas

Sobre los huesos largos de las extremidades se evaluó la porción de elementos recuperados y los diferentes tipos de fracturas registradas.

- ◆ **Superficie de la fractura:** indica la morfología de la superficie de la fractura independientemente del ángulo que forme con el eje mayor del hueso (Shipman, 1981; Marshall, 1989; Villa y Mahieu, 1991; Kos, 2003) (Figura 2-1 A).

- Fractura lisa
- Fractura escalonada o columnar.

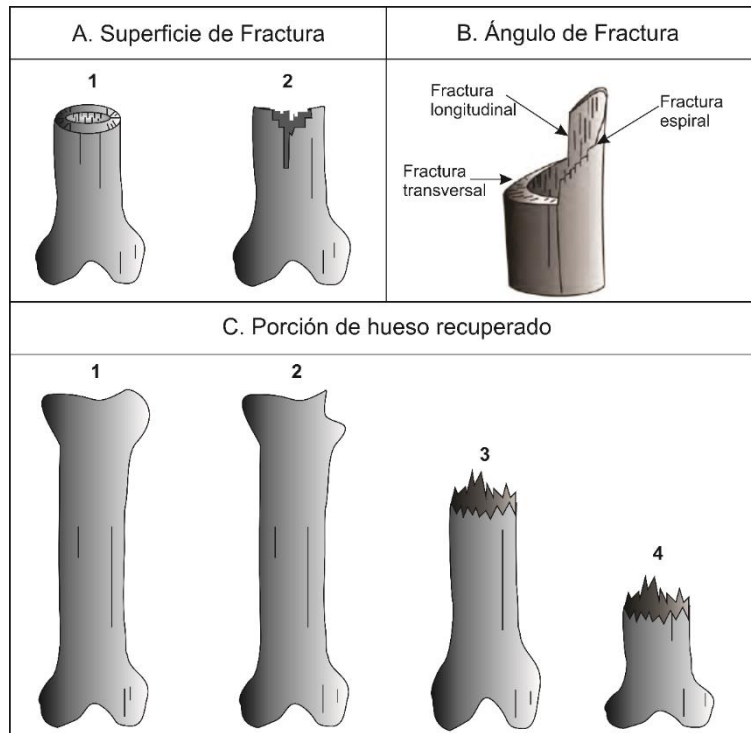


Figura 2-1. Tipos de fractura basados en el tipo de superficie de la fractura, orientación y porción de hueso recuperado. A. Tipo de superficie de fractura: 1. lisa 2. escalonada o columnar; B. Orientación de la fractura: transversal, longitudinal y espiral; C. Porción de hueso largo recuperada: 1. Entero 2. Incompleto, 3. Porción de elemento mayor que la mitad del resto original, 4. Porción de elemento menor que la mitad del elemento original (Modificado de Pesquero *et al.*, 2013).

- ◆ **Ángulo de fractura:** representa el ángulo en el que se ha formado la fractura en relación al eje mayor del fósil. Las categorías empleadas son las siguientes (Figura 2-1 B):

- Fracturas longitudinales: las fracturas longitudinales son aquellas paralelas al eje mayor del hueso y preferentemente paralelas a las fibras de colágeno de su estructura. Las fracturas longitudinales suelen formarse a partir de los agrietamientos que se dan en los huesos meteorizados como consecuencia de la contracción del tejido del hueso (Haynes, 1980; Burton, 1998). Sin embargo, éstas también pueden producirse durante la etapa post-enterramiento debido a la retracción originada cuando el hueso se deseca



o pierde la presión a la que estaba sometido durante el proceso de exhumación (Alcalá y Martín Escorza, 1998).

- Fracturas perpendiculares o transversales: fracturas originadas con posterioridad a que se produzca la mineralización en los huesos. Estas fracturas post-enterramiento se caracterizan por tener borde suave y regular, y atravesar la orientación predominante de las fibras de colágeno, aunque en algunos casos pueden presentar ángulos de hasta 70° con respecto al eje mayor del hueso (Alcalá y Martín Escorza, 1998). Estas fracturas requieren que el hueso haya perdido sus propiedades orgánicas originales (Shipman, 1981; Fiorillo, 1991; Alcalá y Martín Escorza, 1998; Kos, 2003). Fernández-Jalvo y Andrews (2016) consideran que las roturas transversales son típicas en los huesos mineralizados y es más probable que sean el resultado de factores post-depositacionales y post-enterramiento como el movimiento de sedimentos o la compactación.

- Fracturas oblicuas: son las que forman un ángulo oblicuo con respecto al eje mayor del hueso. Son producidas sobre todo por la acción de carnívoros, transporte, pisoteo e incluso pueden estar relacionadas con impactos puntuales o golpes bruscos (Behrensmeyer *et al.*, 1986; 1989; Fiorillo, 1989; Irving *et al.*, 1989; Andrews, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). Las roturas oblicuas se producen previo al enterramiento, cuando el hueso aún está fresco y con cantidades importantes de colágeno (Lyman, 1994). En algunos casos podrían tener su origen en procesos post-enterramiento (Behrensmeyer, 1981). Las fracturas oblicuas sobre huesos frescos presentan un borde más rugoso, mientras que las realizadas sobre fósiles un borde de fractura más liso y suavizado (Shipman, 1981; Johnson, 1985).

- Mixtas: presentan combinación de dos o más tipos de fracturas.

- ◆ Porción de resto recuperado: se evalúa la porción de resto fósil que se recupera después de haber sido fracturado (Villa y Mahieu, 1991; Burton, 1998) (Figura 2-1 C):

- Hueso entero.
- Hueso incompleto
- Porción de hueso mayor que la mitad del hueso original
- Porción de hueso menor que la mitad del hueso original



- **Deformación por compresión:** se refiere al elemento que ha sufrido distorsión de su forma original, pero no se rompió en el proceso (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). Se evalúa el cambio en la forma original del elemento. Al aumentar la profundidad de enterramiento y la carga litostática durante la diagénesis, los materiales experimentan presiones cada vez mayores, y se da un esfuerzo mecánico unidireccional. La deformación puede ser elástica, cuando el sólido recupera su morfología original al retirar la fuerza que le provoca la deformación, o plástica cuando el material ya no regresa a su morfología original al retirar la fuerza (Domingo, 2009).

- **Encostramiento:** se define al encostramiento como el revestimiento de los elementos conservados en la asociación formando costras superficiales que pueden ser o no de origen biogénico (Fernández-López, 2000).

- **Relleno sedimentario:** se evaluó la presencia o ausencia de relleno sedimentario en los restos. Si los restos contaban con relleno sedimentario se evaluó si las características de dicho relleno eran similares o distintas al nivel hospedante.

- **Grado de impregnación:** se determinó la presencia/ausencia de impregnaciones por óxidos, y el grado en que éstas afectaban a los restos, así como su disposición:

- Ausencia
- Impregnación parcial
- Impregnación total

Para la evaluación del color de las impregnaciones se utilizó la Rock-Color Chart Committee (1970).

Por otro lado, para determinar la composición de las impregnaciones se utilizó la técnica de Espectroscopia de Emisión Atómica por Plasma (MP-AES). Las muestras fueron enviadas al Laboratorio de Química Analítica de la FaCENA perteneciente Instituto de Química Básica y Aplicada del NEA para lectura de los elementos presentes (Al, Ba, Cd, Ca, Co, Cu, Cr, Fe, Mn, Mg, Mo, Ni, Pb, K, Sb, Se, Sr, Ti, Zn).

- **Bioerosión:** mecanismo de alteración que corresponde a la acción erosiva producida por organismos sobre un sustrato duro (Fernández-López, 2000), en este caso sobre los elementos esqueléticos y es producida por actividad de depredadores y/o carroñeros
  - En el caso de los vertebrados, estos modifican los restos al momento de la muerte del organismo o posterior.
  - En el caso de la actividad de invertebrados, pueden ocurrir en distintas etapas de la historia tafonómica.
  - Producida por raíces, las cuales actúan en luego del enterramiento de los restos.
  - Modificaciones producto del accionar de hongos y bacterias.

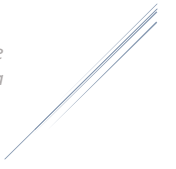
Las marcas de dientes sobre huesos identificadas en este estudio pueden ser incluidas en dos de los cuatro tipos que estableció Binford (1981) y que son los siguientes:

- Depresiones superficiales o pits: se trata de depresiones poco profundas que carecen de un eje mayor. Lyman (1994) indica que estas depresiones superficiales tienen una distribución restringida y se producen cuando el hueso es suficientemente fuerte o denso para soportar la presión de los dientes y no ser perforado.
- Perforaciones o punctures: se producen cuando el hueso colapsa bajo la presión de los dientes dejando una depresión más o menos ovalada en el hueso. Shipman (1981) sugiere que las perforaciones se producen por la presión aplicada por una única cúspide del diente.

Por otro lado, se utilizó la clasificación de Pirrone *et al.* (2014) para determinar las diferentes trazas producidas por invertebrados. De esta forma se pudo determinar la morfología general de la traza, la presencia/ausencia de bioglifos, tipo de relleno de las trazas, ubicación de la traza (superficial o si llega hasta el hueso esponjoso), presencia/ausencia de ramificaciones y su patrón de ocurrencia.

- Para clasificar los rizolitos registrados se utilizó la propuesta de Klappa (1980), quien los define como estructuras órgano sedimentarias que resultan de la conservación de raíces o sus moldes mineralizados:
  - Moldes de raíces: huecos tubulares que delinear las posiciones de antiguas raíces.
  - Moldes radiculares: moldes rellenos de sedimentos y/o cemento.

- Túbulos radiculares: son cilindros cementados alrededor de los moldes radiculares.
  - Rizocreaciones: acumulaciones minerales pedodiagenéticas alrededor de raíces de plantas vivas o muertas.
  - Raíces petrificadas: impregnaciones minerales o sustituciones minerales de materia orgánica donde los rasgos anatómicos de las raíces se han conservado parcial o totalmente.
  - Rizohalo: zonas deprimidas en óxidos de hierro y manganeso alrededor de las raíces, aun cuando la raíz no esté preservada (Kraus y Hasiotis, 2006).
- **Grado de desarticulación:** la desarticulación implica la desconexión y separación de los elementos esqueléticos de un organismo (Fernández-López, 2000). La secuencia de desarticulación del esqueleto de los vertebrados difiere según las características de cada taxón y del ambiente en el cual se encuentran depositados los restos (e.g. Dodson, 1973; Korth, 1979; Hill, 1979; Hill y Behrensmeyer, 1984; Brand *et al.*, 2003). Los diferentes elementos esqueléticos analizados fueron incluidos en una de las siguientes tres categorías (Behrensmeyer, 1991):
    - Elementos esqueléticos articulados: son aquellos que retienen su posición anatómica original.
    - Elementos esqueléticos desarticulados pero asociados: son aquellos que se encuentran separados unos de otros, pero a cortas distancias. Por todas sus características pueden considerarse como parte de un mismo individuo.
    - Elementos esqueléticos desarticulados y aislados: son aquellos que se encuentran ampliamente separados unos de otros, o aquellos que se encuentran juntos, pero no mantienen una relación anatómica o taxonómica con los restos que los rodean.
  - De acuerdo a las definiciones propuestas por Fernández-López (2000), se analizaron diferentes características de las asociaciones y se evaluaron diferentes características de los elementos individuales y de las asociaciones en conjunto.
    - ◆ Respecto al marco de referencia espacial (atributos tafonómicos), se determinó si se trataba de asociaciones compuestas por:



- Entidades tafonómicas autóctonas.
  - Entidades tafonómicas parautóctonas.
  - Entidades tafonómicas alóctonas
- ◆ Respecto al marco de referencia estratigráfico se determinaron dos posibilidades respecto de la ubicación de los restos:
- Entidad tafonómica *in situ*: cuando el fósil se encuentra en su posición estratigráfica original.
  - Entidad tafonómica *ex situ*: cuando el fósil ha sido desplazado a una nueva posición estratigráfica.
- ◆ Respecto al grado de remoción de las asociaciones:
- Estado mecánico de conservación:
    - Acumulado: incorporación a la litosfera de nuevos restos.
    - Resedimentado: desplazamiento, previo al entierro definitivo.
    - Reelaborado: desenterramiento y desplazamiento de restos previamente enterrados.
- ◆ En relación al tiempo de depositación de los restos:
- *Time-averaging* o condensación tafonómica. El grado de condensación tafonómica de un conjunto puede expresarse mediante el número de unidades cronoestratigráficas o bioestratigráficas representadas por los fósiles registrados en la asociación.



# CAPÍTULO 3

ANTECEDENTES GEOLÓGICOS

MARCO ESTRATIGRÁFICO Y  
SEDIMENTOLÓGICO

## **ANTECEDENTES GEOLÓGICOS**

El área de estudio, que incluye sitios fosilíferos pleistocenos de Corrientes y Formosa, se ubica en la provincia biogeográfica del Chaco, dentro del dominio Chaqueño (Morrone, 2014; Arana *et al.*, 2017; Escalante y Morrone, 2020) (Figura 3-1 A). Desde un punto de vista geológico, en el Noreste de la Argentina se encuentran dos provincias geológicas: la Llanura Chaco-Bonaerense y la Mesopotamia (Ramos, 1999; Nuccetelli y Deluchi, 2017) (Figura 3-1 B). Desde el Paleozoico estas provincias compartieron un desarrollo en común. Sin embargo, durante el Oligoceno, con el levantamiento de los Andes, se produjo el hundimiento de la Llanura Chaco-Bonaerense, mientras que la Mesopotamia junto con el Paraguay Oriental se elevaron definiendo así un límite neto entre ambas provincias geológicas, representado actualmente por el río Paraná, lo cual derivó posteriormente en historias geológicas diferentes (Placci y Holtz, 2004).

La Llanura Chaco-Bonaerense es la más extensa en superficie de todas las provincias geológicas de Argentina (Nuccetelli y Deluchi, 2017) e incluye los afloramientos referidos a la Formación Río Bermejo. Esta provincia fue caracterizada originalmente por Groeber (1938), quién la definió como una extensa planicie desarrollada entre las Sierras Subandinas y las Sierras Pampeanas al Oeste, la Mesopotamia al Este, y el río Colorado al Sur, hundiéndose en la plataforma continental. Debido a su gran extensión, el clima varía desde árido-semiárido en el sector Sur y Sudoeste, a húmedo en el sector Este y central y subtropical en el extremo Norte (Nuccetelli y Deluchi, 2017). Durante el Cuaternario esta región estuvo afectada por fluctuaciones climáticas, tanto más secas como más húmedas que las condiciones actuales (Kruck *et al.*, 2011; Contreras y Zucol, 2018; Contreras y Robledo, 2021).

Por su parte, la provincia geológica de la Mesopotamia, que incluye los afloramientos de la Formación Toropí/Yupoí aquí estudiados, se ubica al Noreste de la Argentina, comprendiendo las provincias de Corrientes, Misiones y Entre Ríos, y cuenta con una superficie de 184.000 Km<sup>2</sup>. Se caracteriza por un clima húmedo en toda su extensión, presentando una suave transición entre tropical húmedo en el Noreste de Misiones y subtropical húmedo en el Suroeste de Entre Ríos (Iriondo, 2010). Durante el Cuaternario ha sido una de las regiones naturales más húmedas del país, bajo un clima tropical a subtropical

(Iriondo, 2010). La Mesopotamia está influenciada por la dinámica de los ríos Paraná y Uruguay (Aceñolaza, 2007). En casi todo este territorio, estos dos ríos fueron los agentes directos o indirectos de la sedimentación y modelado del paisaje desde el Plioceno hasta la actualidad.

Según Ramos (1999), dentro de la provincia geológica de la Llanura Chaco-Bonaerense se reconocen cuatro cuencas sedimentarias: Cuenca Chaco-Paranense, Cuenca del Salado, Cuenca de Antefosa de Claromecó y Cuenca del Colorado. A su vez, la Cuenca Chaco-Paranaense, que incluye los afloramientos de la Formación Río Bermejo y la Formación Toropí/Yupoi estudiados aquí, tiene una extensión de 643.000 Km<sup>2</sup>, abarcando Formosa, Chaco, este de Tucumán, Santiago del Estero, Santa Fe, Misiones, Corrientes, Entre Ríos, Córdoba, este de La Pampa y norte de Buenos Aires (Barredo y Stinco, 2010). La Cuenca Chaco-Paranaense se caracteriza por ser un área en la que diferentes procesos de subsidencia definieron su fisonomía. Esta cuenca se corresponde con la extensión sur de la Cuenca de Paraná, con la cual, a pesar de compartir parte del desarrollo Paleozoico y el Mesozoico, difiere ampliamente en las secuencias cámbrico-ordovícicas y las cenozoicas (Ramos, 1999). En este contexto, la provincia de Corrientes se encuentra en la zona de transición entre las cuencas geológicas Chaco-Paranense y Paraná, donde la estructura la Mesopotamia está controlada principalmente por fallas transversales de rumbo Oeste-Noroeste correspondientes a la cuenca Chaco-Paranense (Padula y Mingramm, 1968).



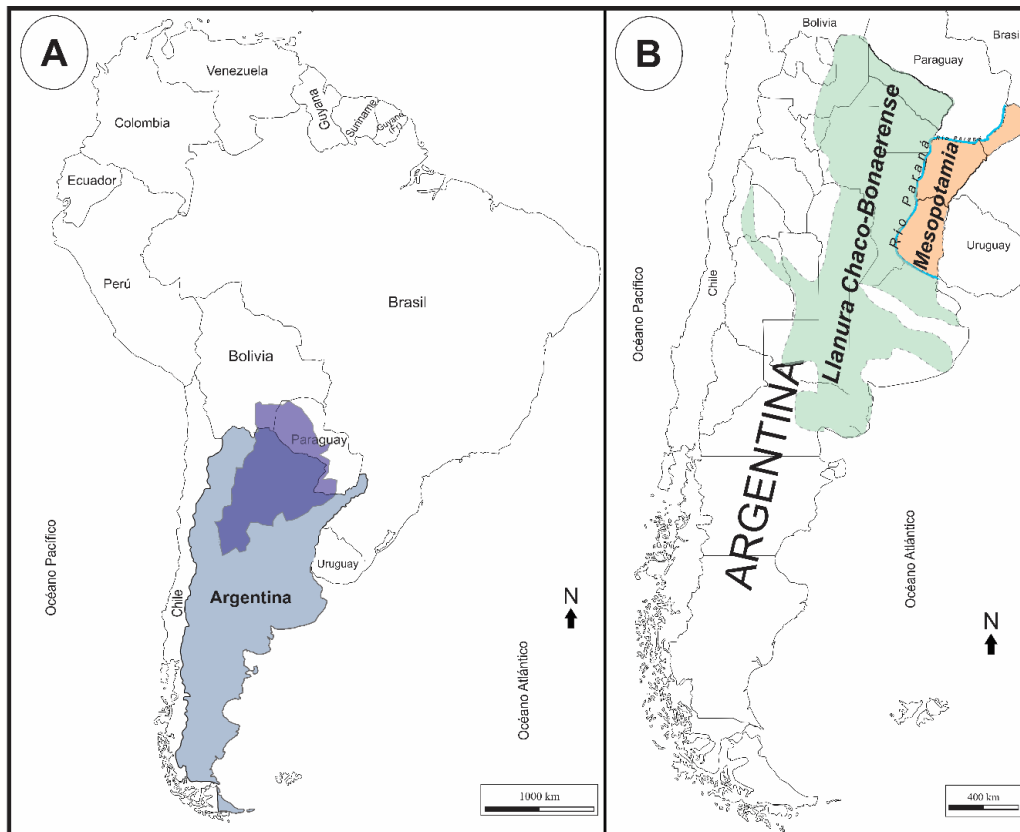


Figura 3-1. A Mapa de América del Sur indicando la extensión areal de la provincia biogeográfica del Chaco (modificado de Escalante y Morrone, 2020). B. Mapa de Argentina indicando la distribución areal de las provincias geológicas de la Llanura Chaco-Bonaerense y la Mesopotamia (modificado de Nuccetelli y Deluchi, 2017).

### PROVINCIA GEOLÓGICA DE LA LLANURA CHACO-BONAERENSE

Los depósitos del Cámbrico y Ordovícico se caracterizan por sedimentos clásticos de origen marino cubiertos discordantemente por una secuencia silúrica-devónica (Nuccetelli y Deluchi, 2017). A partir del Jurásico Superior-Cretácico Inferior ocurrió una nueva actividad de subsidencia extensional, con extensos depósitos eólicos y fluviales que cubrieron los depósitos de ciclos anteriores, culminando con un importante período de volcanismo extensional. La sedimentación de esta cuenca continúa con depósitos del Cenozoico, entre los que es posible diferenciar sedimentos continentales de ambientes de baja energía, controlados por sistemas fluviales y aluviales efímeros (Russo *et al.*, 1979). Entre estos sistemas fluviales, se destaca como rasgo geomorfológico dominante, el gran conoide del Juramento-Salado. Este sistema fluvial, junto a los del Bermejo y Pilcomayo, correspondientes a la Cuenca del Paraná, han sido modificados por la acción eólica durante los períodos glaciales, que llevaron a la formación de las llanuras de loess del sector Sur (Ramos, 1999).

Durante el Oligoceno, la Mesopotamia y el Este de Paraguay se elevaron, formando la frontera oriental del Chaco, mientras que las Sierras Subandinas se comportaron como límite en el Oeste. Como consecuencia de estos movimientos, se formó en la parte media de esta llanura el Arco o Dorsal de Charata-Córdoba Oriental, la cual divide al área en dos cuencas geomorfológicas: Chaco Oriental y Chaco Occidental (Prado, 1993), ejerciendo influencia sobre el curso del río Bermejo que se encuentra en el límite de las provincias de Chaco y Formosa. Durante el Mioceno medio una ingresión marina, representada por la Formación Paraná, cubrió gran parte de la provincia geológica Chaco-Bonaerense (Nuccetelli y Deluchi, 2017). Durante el final del Neógeno y en el Pleistoceno temprano, se depositaron materiales provenientes de los procesos erosivos ocurridos sobre los depósitos de los Andes. La depositación de sedimentos cuaternarios estuvo relacionada con un mecanismo de transporte en varias etapas, incluyendo procesos fluviales y eólicos, que acumulan principalmente loess, dando lugar a una topografía prácticamente plana. Sobre estos niveles se desarrollaron depósitos de arcillas poco estratificadas provenientes de la erosión de los Andes, los cuales conformaron ambientes de pantano debido a la colmatación progresiva de los cursos abandonados (Ramonell, 2000). Actualmente, estos pantanos están representados por espejos de agua casi permanentes de escasa profundidad (0,5 a 1 m), cubiertos por vegetación palustre de hasta 4 m de altura, localmente llamados “Esteros”.

La región Norte de la provincia geológica Chaco-Bonaerense está atravesada por los ríos Parapetí, Salado, Bermejo y Pilcomayo, los cuales debido a las condiciones de baja pendiente de las planicies chaqueñas formaron grandes abanicos aluviales (Serra, 2002). En la actualidad estos abanicos están parcialmente activos, pero con sus antiguos canales de divagación claramente visibles, bordeados por grandes derrames laterales (Serra, 2002) (Figura 3-2). En el Chaco Oriental los paleocauces mantuvieron su identidad morfológica, pero con características palustres. Como consecuencia de esos derrames, durante el final de Pleistoceno superior se depositaron los sedimentos incluidos en la Formación Río Bermejo (Iriondo, 2010).

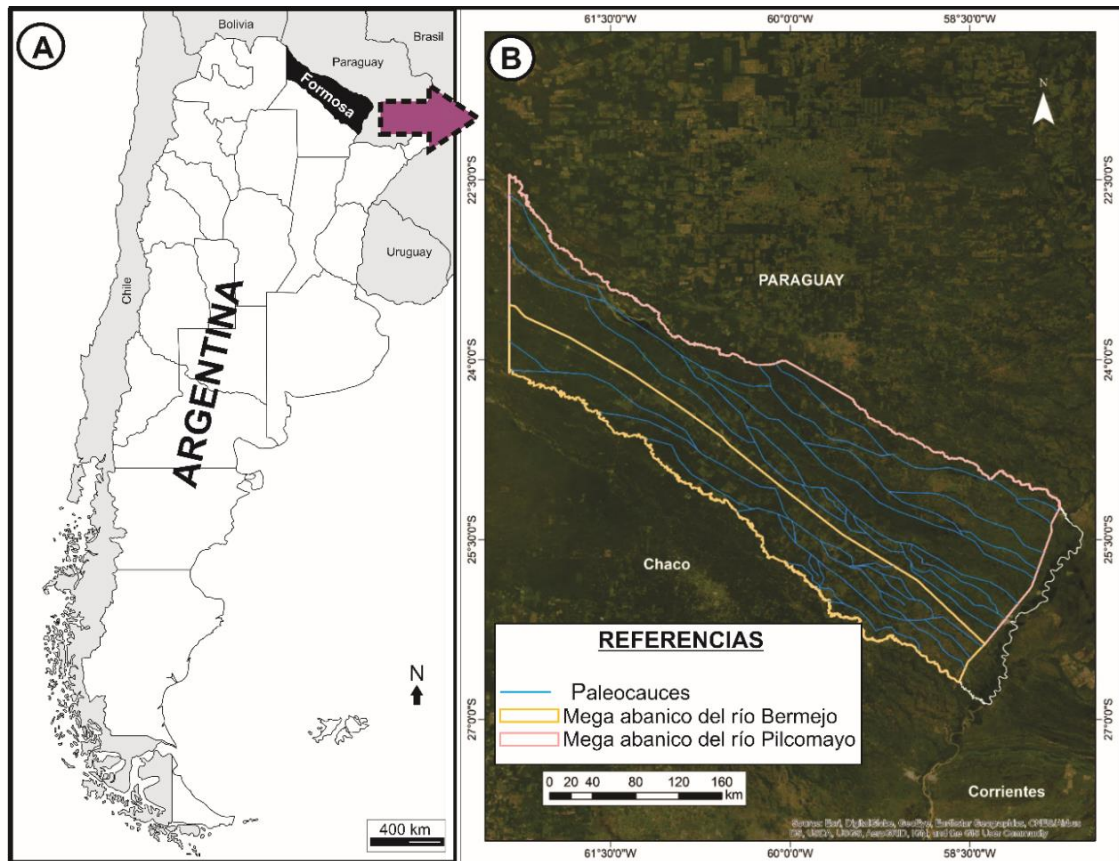


Figura 3-2. A. Ubicación de la provincia de Formosa en Argentina. B. Imagen satelital con demarcación de los mega-abanicos de los ríos Bermejo y Pilcomayo en la provincia de Formosa y demarcación de sus antiguos cauces.

### **Formación Río Bermejo, provincia de Formosa**

En Formosa, a 76 km al Sudeste de la capital de la provincia, se encuentra la localidad de Villa Escolar ( $26^{\circ}36'S - 58^{\circ}40'O$ ), que cuenta con la mayor cantidad de hallazgos de fósiles procedentes de la Formación Río Bermejo efectuados en la provincia. Los fósiles de la Formación Río Bermejo fueron recuperados de depósitos que afloran en la margen izquierda del río Bermejo, a lo largo de aproximadamente 100 km, entre las localidades de El Colorado ( $26^{\circ}18'S - 59^{\circ}22'W$ ) y Estancia 'Sol de Mayo' ('Hertelendi') ( $26^{\circ}45'S - 58^{\circ}32'W$ ) [localidades 14 y 7 respectivamente en Méndez *et al.* (2017)]. Las barrancas pueden alcanzar una altura aproximada de 3,5 m en Villa Escolar (Méndez *et al.*, 2017), aunque en la localidad tipo de la unidad, ubicada 25 km al sur de Las Lomitas, tiene solo 2 m de potencia (Iriondo, 2010) (Figura 3-3 A y B).

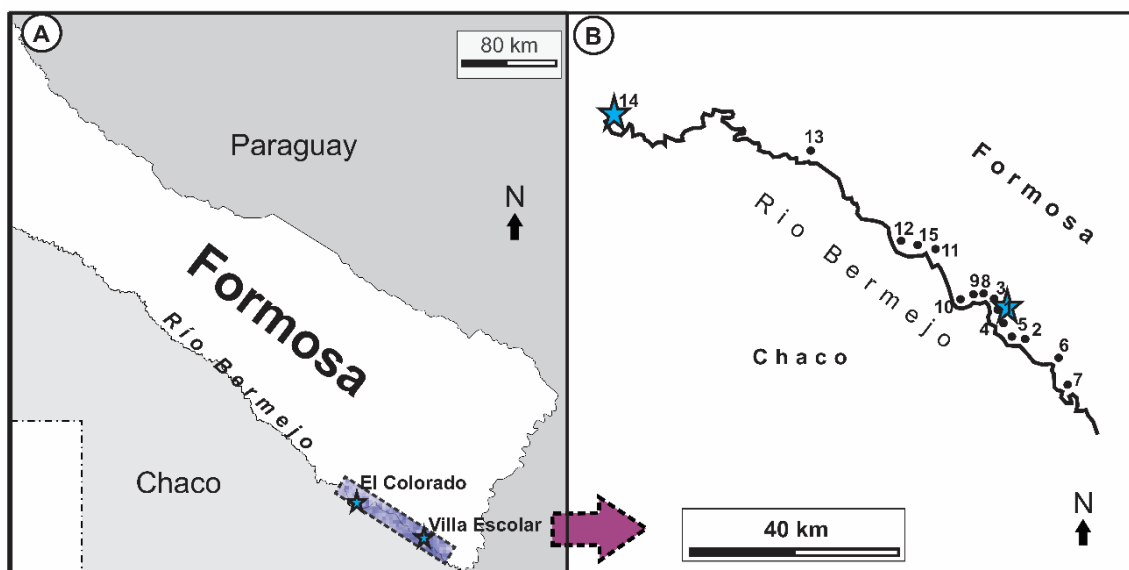


Figura 3-3. A. Área de distribución de las localidades fosilíferas en la provincia de Formosa a lo largo del río Bermejo. B. Ubicación de las localidades fosilíferas a lo largo de 100 km sobre las barrancas del río Bermejo. 1. Villa Escolar; 2. Lucio V. Mansilla; 3. Galo Cué; 4. Marca Luna; 5. Desaguadero de Ayala; 6. El Bananal; 7. Estancia "Sol de Mayo" ("Hertelendi"); 8. Estancia "El Bermejito"; 9. Estancia "Tres de Mayo"; 10. Estancia "El Progreso"; 11. Estancia "Don Felipe"; 12. Estancia "Don Pérez"; 13. Estancia "La Josefina"; 14. El Colorado; 15. Km 100.

De acuerdo a Iriondo (2010), los niveles de la Formación Río Bermejo representan depósitos de pantano (Figura 3-4), resultantes de los desbordamientos producidos por el río Bermejo durante el Pleistoceno superior, específicamente en el Último Máximo Glacial (UMG datado en aproximadamente 28.170-19.849 ka AP) (Iriondo, 2010). Una datación realizada mediante el método de radiocarbono sobre bivalvos de esta formación arrojó una edad de  $9.570 \pm 90$  años AP (Zurita *et al.*, 2011). Otras dos dataciones mediante OSL (*Optically Stimulated Luminescence*) en la localidad tipo de esta formación (Las Lomitas) arrojaron edades 12.4 y 11.8 ka AP (Kruck *et al.*, 2011). De acuerdo con estas dataciones, la asociación de vertebrados recuperada en esta formación corresponde al intervalo Pleistoceno tardío - Holoceno (MIS2; Zurita *et al.*, 2009, 2014). Se trata de depósitos masivos, formados predominantemente por sedimentos arcillosos, bioturbados, con presencia de moldes de raíces, crotovinas y abundantes restos de vertebrados (Zurita *et al.*, 2009, 2014; Méndez *et al.*, 2017).



Figura 3-4. Vista panorámica de la Formación Río Bermejo sobre las márgenes del río Bermejo.

## **PROVINCIA GEOLÓGICA DE LA MESOPOTAMIA**

La provincia geológica de la Mesopotamia se conforma por la Meseta Misionera (Frenguelli, 1946) y el área estable adyacente desarrollada entre los ríos Paraná y Uruguay. En este contexto, la provincia de Corrientes queda inserta en una cuenca sedimentaria muy antigua, situada sobre rocas precámbricas del Macizo Brasileiro, conformada por una extensa llanura que se prolonga hacia el Oeste y Sur del territorio y suaves colinas en el Este (Popolizio, 1972). Según Iriondo (2010), el substrato incluye rocas, relieves y sedimentos pre-cuaternarios, que han condicionado la evolución sedimentaria en la región durante el Cuaternario, influenciada a su vez por la actividad de los ríos Paraná y Uruguay. Al abandonar la meseta basáltica brasilera, el río Paraná ingresa a la llanura argentina, donde en la primera parte de su recorrido se generó un mega-abanico que cubre la mitad Noroeste de la provincia de Corrientes en Argentina y el Sur del Paraguay Oriental. Tiene 260 km de longitud y 500 km de ancho en su extremo distal, a lo largo de la margen derecha Paraguay-Paraná (Figura 3-5).

La Cuenca Paraná se originó durante el Paleozoico, y fue afectada por procesos geodinámicos y morfoclimáticos a lo largo de su evolución. Sus depósitos sedimentarios más antiguos corresponden al Cretácico inferior, conformados por dunas eólicas y se intercalan con espesas coladas basálticas, relacionadas con la ruptura del supercontinente Gondwana (Santa Cruz *et al.*, 2019). Durante el Cretácico superior se superpusieron en discordancia sedimentos fluviales y aluviales, con ocasionales intercalaciones de calcretes (Herbst y Santa Cruz, 1985). Luego se encuentran depósitos cenozoicos que ocupan buena parte del sector centro – este de Corrientes, con las formaciones Fray Bentos, Paraná e Ituzaingó. El ascenso provocado por el movimiento de las placas continentales fue tanto más acentuado hacia el Este y al Norte, razón por la cual el Oeste de la provincia de Corrientes actuó como un área de acumulación. Hasta el Cuaternario se habrían sucedido, con diferente duración y extensión, períodos más húmedos, y áridos y fríos que los actuales (Popolizio, 1982).

El río Paraná modificó varias veces su curso, pero se ha mantenido estable a lo largo de la mayor parte del Cuaternario. El mega-abanico del río Paraná está compuesto por fajas fluviales estables ocupadas por el río durante largos períodos y posteriormente abandonadas y reemplazadas por pantanos, denominados localmente “Esteros”. En menor medida se produjeron derrames areales durante épocas de escaso caudal, ubicados cerca del ápice, que se encuentran cercanos a la ciudad de Posadas (Misiones). Durante las fases secas se generaron también campos de dunas eólicas a lo largo de fajas abandonadas (Iriondo, 2010). La faja actual del río Paraná recorre el mega-abanico con dirección Este-Oeste (Figura 3-5), el cauce es anastomosado, con numerosas islas elípticas y bancos de arena fina. La unidad geológica dominante en este sistema es la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno) (Santa Cruz *et al.*, 2019), mientras que otra unidad menos extensa en la región es la Formación Toropí/Yupoí (Pleistoceno superior) (Iriondo, 2010). El Holoceno superior se caracteriza por depósitos eólicos de escaso espesor.



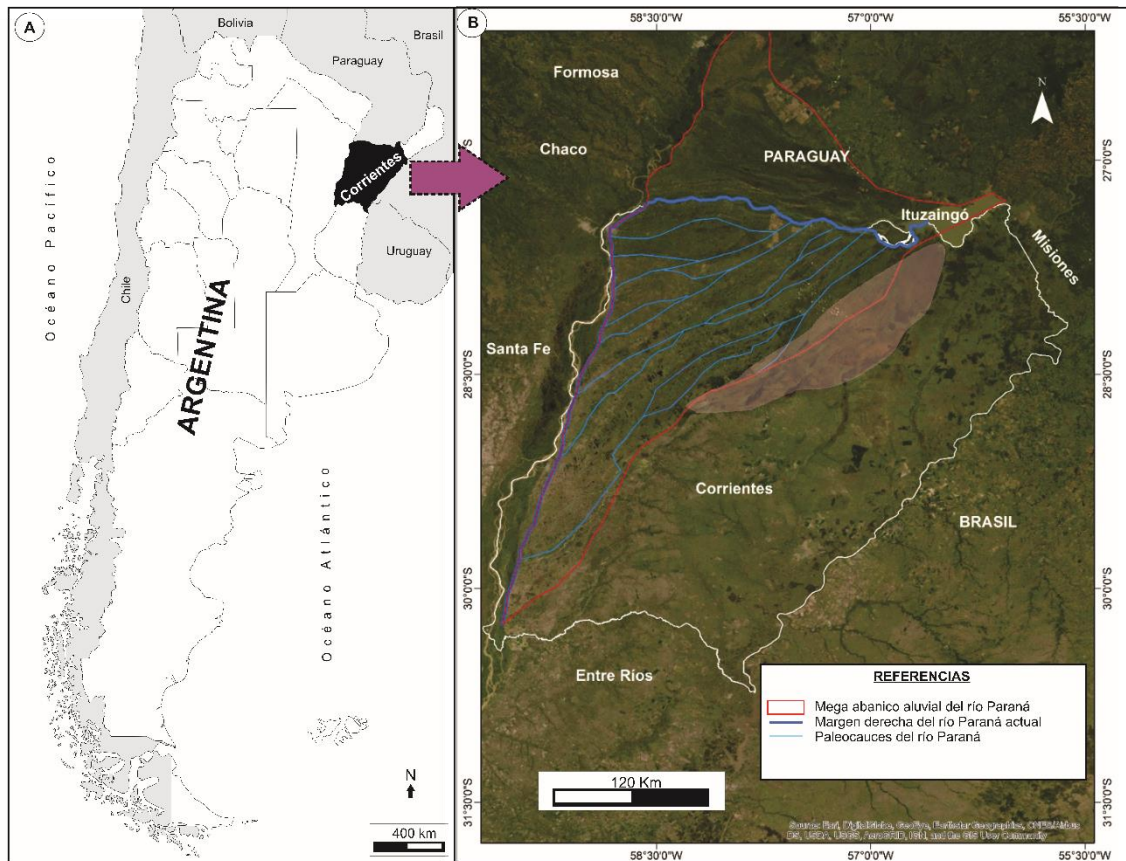


Figura 3-5. A. Mapa de Argentina señalando ubicación de la Provincia de Corrientes. B. Imagen satelital donde se marca la faja del mega abanico aluvial del río Paraná desde sus orígenes (rojo), margen derecha actual del río Paraná, celeste paleocauces del río Paraná, y sombreado la gran depresión del Iberá.

### **Formación Toropí/Yupoí, provincia de Corrientes**

La Formación Toropí/Yupoí es una de las unidades más ampliamente distribuidas en la provincia de Corrientes (Iriondo, 2010; Francia y Ciancio, 2013). Tradicionalmente se reconocían dos unidades litoestratigráficas fosilíferas superpuestas: Formación Toropí y Formación Yupoí (Herbst y Santa Cruz, 1999). Sin embargo, su denominación formal la propuso Herbst (1971) para los depósitos aflorantes en el área del Arroyo Toropí (localidad tipo) en la que la reconoce como Formación Yupoí, compuesta por dos miembros o unidades. En este sentido, y en un contexto histórico, las primeras referencias a la Formación Toropí (Miembro Inferior) están dadas por D'Orbigny (1846), quien la denominó como "*Horizons B calcaire a fer hydraté*", posteriormente se sugirieron nuevas denominaciones por otros autores: "*Serie gredosa*" Bonarelli y Longobardi (1929), "*Formación Yupoí, sección inferior*" Herbst (1971), "*Formación Toropí*" Herbst y Álvarez (1974), "*Formación Bonpland*" Gentili y Rimoldi (1979). Por otro lado, la primera denominación para la Formación Yupoí (Miembro Superior) fue "*Horizons C, argille gypseuse*" dada por D'Orbigny (1846); posteriormente otros autores

sugirieron otras denominaciones: “Formación Yupoí” Herbst (1969), “Formación La Paz” Gentili y Grimoldi (1979). Finalmente, Herbst y Álvarez (1974), la denominan Formación Toropí/Yupoí, reconociendo al Miembro Inferior como “Toropí” y al Miembro Superior como “Yupoí”. En esta tesis se considera la denominación de Formación Toropí/Yupoí con dos miembros, Miembro Inferior y Miembro Superior.

La localidad tipo de la Formación Toropí/Yupoí se encuentra 8 km al Sur de la ciudad de Bella Vista (Corrientes). Tonni *et al.* (2005) realizaron dataciones OSL (*Optically Stimulated Luminescence*) en la localidad de Arroyo Toropí, arrojando edades variables entre 52 ka AP para el Miembro Inferior y 36 ka AP para el Miembro Superior. Dataciones más recientes, en la misma localidad y utilizando la misma metodología, proporcionaron edades entre 98 ka AP para el Miembro Inferior y 131 ka AP para el Miembro Superior. Francia *et al.* (2012) sugieren que la mayor antigüedad obtenida en el Miembro Superior podría estar relacionada con la naturaleza de los sedimentos y una posible contaminación con materiales más antiguos de la Formación Ituzaingó. Sobre la base de estos valores y de la asociación faunística de vertebrados presentes, los depósitos de esta formación fueron asignados al Pleistoceno tardío (Francia *et al.*, 2012; Zurita *et al.*, 2014 y referencias allí citadas).

En la provincia de Corrientes los principales registros de vertebrados cuaternarios corresponden al área de la ciudad de Bella Vista, ubicada 120 km al Sur de Corrientes Capital (Figura 3-6). Los afloramientos, ubicados 8 km al Sur de esta ciudad, se incluyen en las localidades fosilíferas “Arroyo Toropí” (28°35'45"S - 59°02'2"O) y “El Planchón” (28°36'05"S - 59°03'16"O), distanciados entre sí aproximadamente por 1 Km; en otros dos sitios cercanos más pequeños denominados “Isla del Arroyo” (28°35'46.68"S - 59° 2'46.68"O) e “Isla del Planchón” (28°35'46.96"S - 59°3'29.84"O) también se recuperaron escasos restos fósiles, que no fueron incluidos en este trabajo de tesis debido a que eran escasos. Los afloramientos de la Formación Toropí/Yupoí conforman cárcavas producto de la erosión, principalmente por lluvias, dando origen a barrancas que se disponen a lo largo del arroyo Toropí. La cárcava principal se extiende 3,5 km aproximadamente desde la ruta provincial N° 27 hacia el río Paraná en dirección Este-Oeste. Las barrancas alcanzan alturas variables entre 3-5 m para la Formación Toropí/Yupoí en el área del arroyo, aunque en las barrancas del río Paraná alcanza sus valores máximos entre 8-10 metros (Herbst y Santa Cruz, 1999) (Figura 3-7).



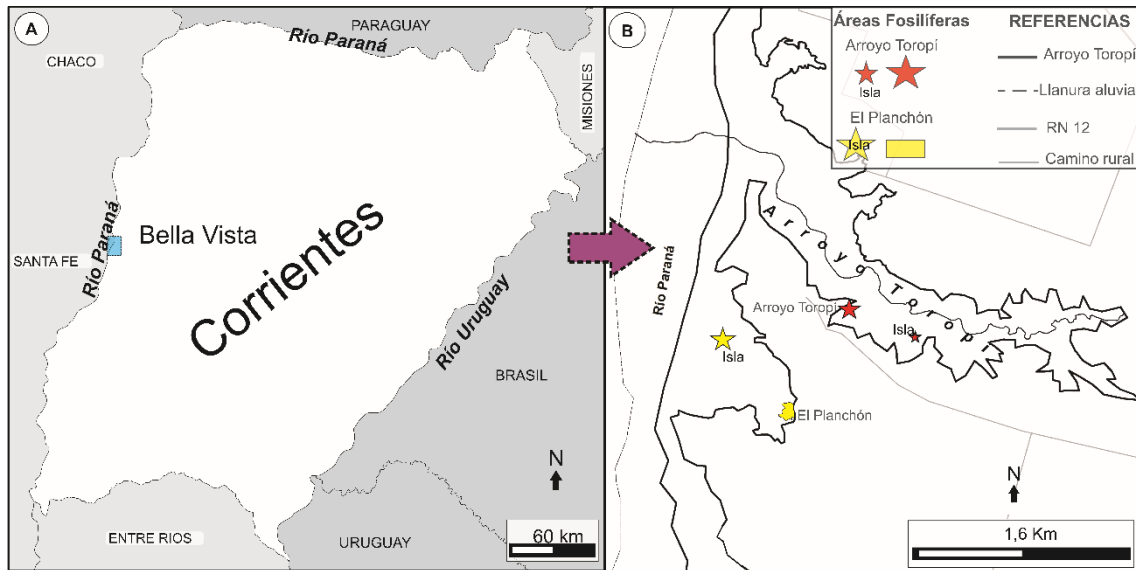
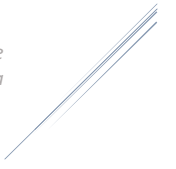


Figura 3-6. A. Ubicación de la ciudad de Bella Vista en la provincia de Corrientes; en recuadro celeste se muestra el área del Arroyo Toropí. B. Sitios fosilíferos al sur de la ciudad de Bella Vista.



Figura 3-7. Vista panorámica del área del arroyo Toropí, donde se observan los depósitos de la Formación Toropí/Yupoí.



## **MARCO ESTRATIGRÁFICO Y SEDIMENTOLÓGICO**

### **FORMACIÓN RÍO BERMEJO**

Iriondo (2010) describió la Formación Río Bermejo con cuatro niveles sedimentarios en su localidad tipo. El nivel más basal incluye sedimentos franco limosos amarillentos (limo, arcilla/coloides y arena muy fina), con restos de raíces (0,60 m); el siguiente nivel está compuesto por limos arcillosos de color gris oscuro con arena muy fina como fracción accesoria, con numerosos restos de raíces verticales de 2-3 mm de sección e improntas de hojas (0,50 m); le sigue un nivel formado por arenas arcillosas de color gris oscuro y limos arcillosos con arena muy fina como fracción accesoria, y abundante materia orgánica (0,40 m) y el último nivel está compuesto por arenas arcillosas grisáceas, arcillas limosas de color verde grisáceo y rojizo con nódulos de manganeso e improntas de hojas (0,50 m) (Iriondo, 2010). Este autor propuso que todos estos niveles representan depósitos pantanosos que rellenaron paleocanales del antiguo río Bermejo.

En el contexto de este trabajo, en la secuencia de la Formación Río Bermejo, expuesta entre las localidades de El Colorado y Villa Escolar, se reconocieron, a diferencia del esquema propuesto por Iriondo (2010), 3 niveles sedimentarios dentro de los cuales se identificaron 3 niveles fosilíferos (NF) (Figura 3-8). Si bien las características litológicas que permiten definir la formación se encuentran bien definidas, dado que la zona de estudio se encuentra distante 250 Km del área analizada por este autor, se encuentran variaciones en los perfiles que se consideran propias de la dinámica del Río Bermejo que ha dado origen a los depósitos sedimentarios analizados. Por ejemplo, el nivel 3 de Iriondo (2010) es interpretado como un depósito de relleno de un brazo fluvial menor, abandonado, es decir un depósito de carácter local, por lo cual no es correlacionable con ninguno de los depósitos presentes en la secuencia analizada en este trabajo. Sin embargo, en base a las características generales y algunos aspectos particulares de los niveles, se propone la siguiente correlación: los niveles más basales de Iriondo (2010) se corresponden con el nivel sedimentario 1, en tanto que el nivel superior se corresponde con el nivel sedimentario 3 de este trabajo. Como se mencionó anteriormente el nivel 3 de Iriondo es de carácter local, por lo cual no se lo correlaciona directamente con los niveles analizados en este trabajo. Los espesores de estos niveles varían

de acuerdo al sitio considerado, sin embargo, las características litológicas se mantienen uniformes a lo largo de su extensión lateral, aproximadamente 100 Km, desde El Colorado hasta Villa Escolar.

#### NIVEL 1

Conformado por arcilitas masivas y arcilitas limosas masivas, de color pardo claro y moteados de color gris a verde, con abundantes nódulos y niveles carbonáticos (Figura 3-9 a,b). La potencia máxima visible de este nivel es de 1,8 m en los tres perfiles analizados, dado que la base de la secuencia se encuentra por debajo de nivel de agua del río Bermejo. En la sección superior se encuentran abundantes tubos subverticales carbonáticos, de 2 a 6 mm de diámetro (Figura 3-9 c y e), considerados rizolitos (*sensu* Klappa, 1980) cuya presencia evidencia el desarrollo de un paleosuelo. La descripción de Iriondo de “tubos verticales de raíces de 2 a 3 mm de diámetro” en la base de sus perfiles estaría indicando que el proceso de pedogénesis antes interpretado ha sido de gran desarrollo regional. En la parte superior de este nivel se interpretó la ubicación del NF 1.

#### NIVEL 2

Comprende arcilitas limosas masivas de color gris a verde oliva, con una potencia aproximada de 1 m. En algunos sectores presenta abundante bioturbación en forma de rizohalos y concreciones ferruginosas (Figura 3-9 d). En la parte inferior de este nivel, se registran los fósiles de vertebrados, donde se interpreta el NF 2. También se ha observado en la localidad de Insfrán una estructura de 13,3 cm de diámetro máximo en sección transversal rellena con sedimentos limo arcillosos con laminación evidente, interpretada como una crotovina (Figura 3-9 e y f).

#### NIVEL 3

Conformado por limolitas arenosas, principalmente masivas, aunque en algunos sectores se distingue laminación difusa, color pardo rojizo, de unos 0,70 m de espesor, y con algunas concreciones carbonáticas dispersas en la matriz (Figura 3-9 g y h). En la base de estos depósitos se interpretó el NF 3.

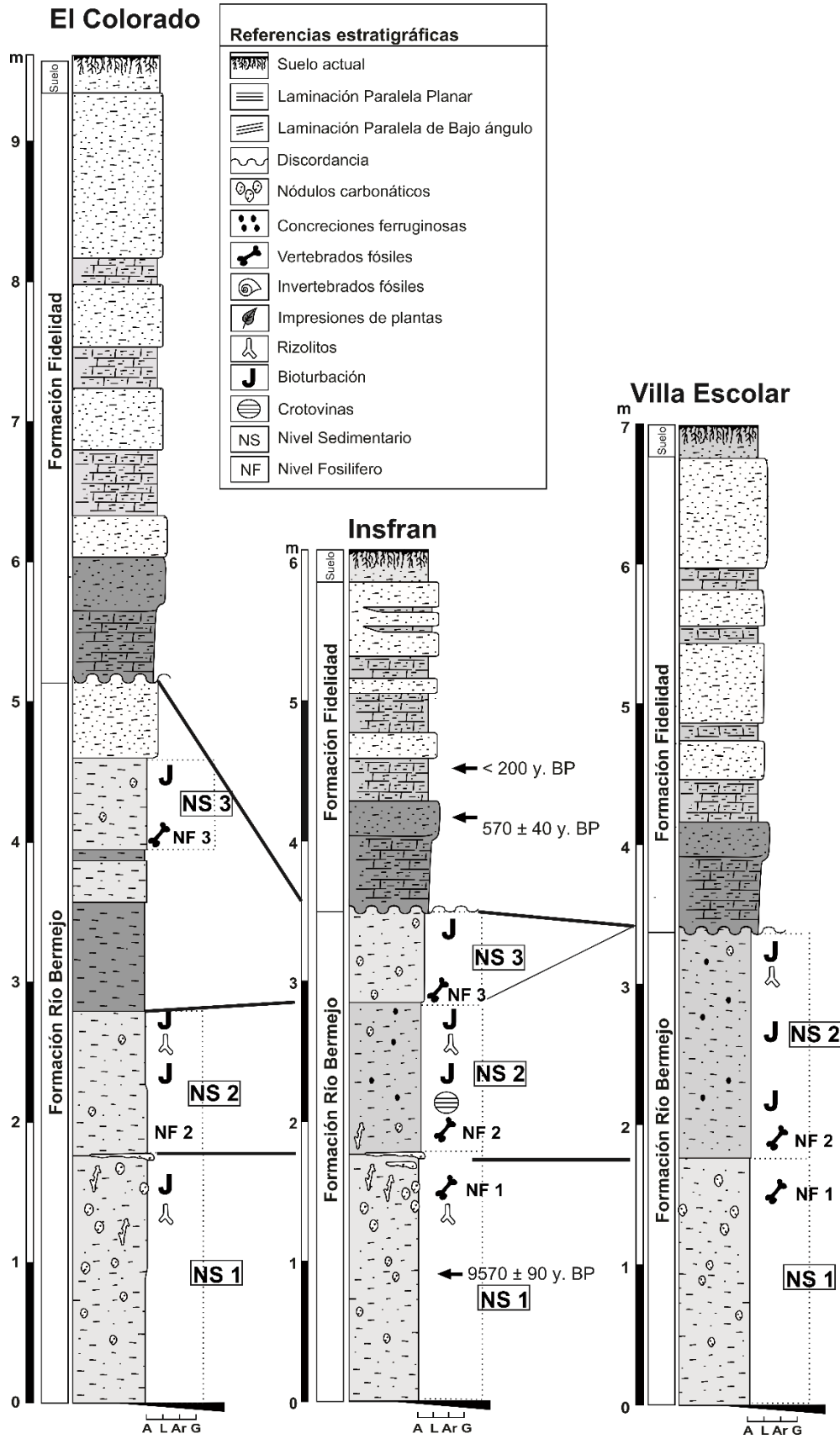


Figura 3-8. Correlación entre tres de los perfiles levantados en las barrancas sobre el río Bermejo que se exponen desde la ciudad de El Colorado hasta la ciudad de Villa Escolar (Formosa).



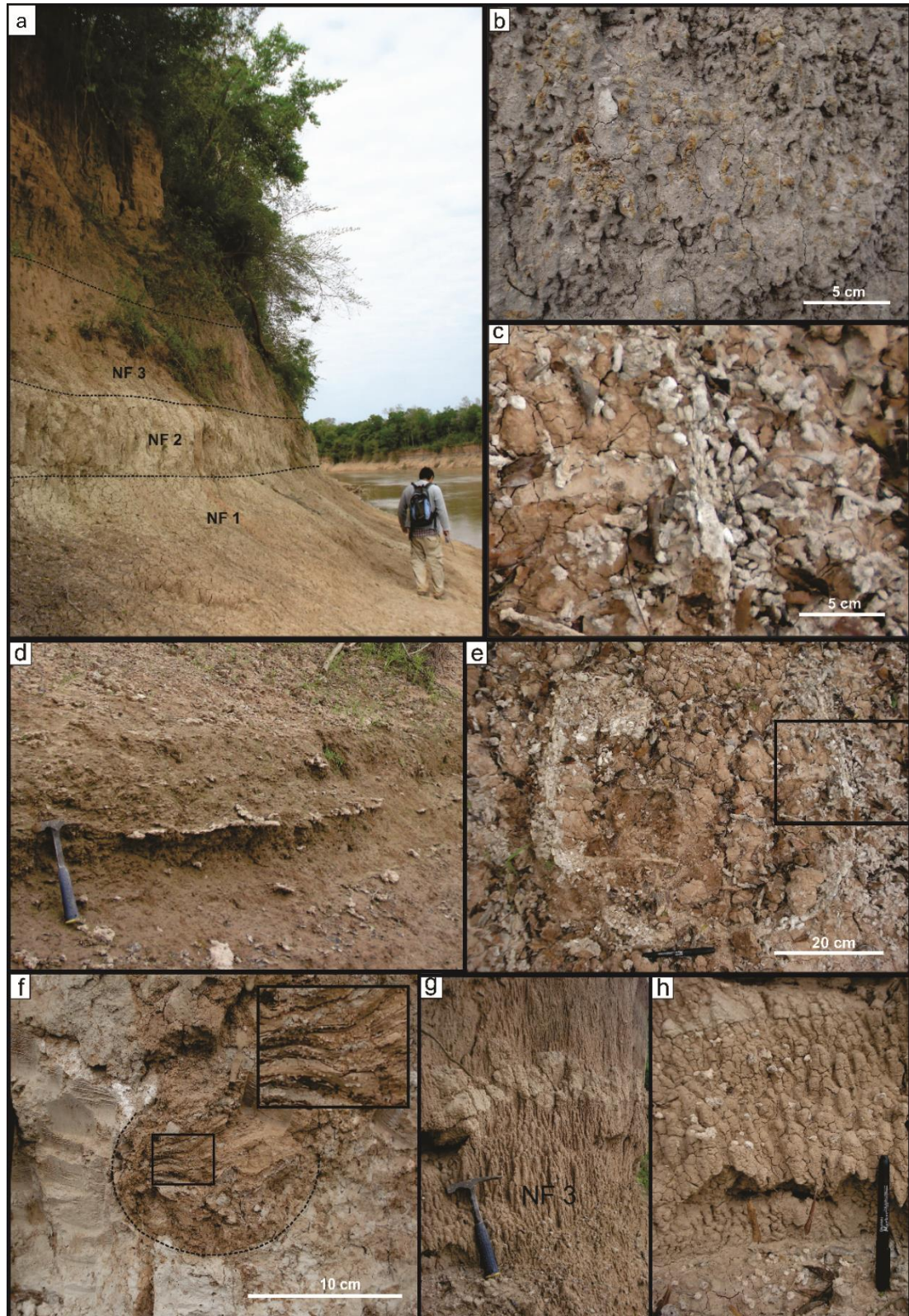


Figura 3-9 a. Vista general de la Formación Río Bermejo, en donde se pueden observar los 3 niveles sedimentarios interpretados. 1. b. Arcilitas y arcilitas limosas masivas con abundantes nódulos y niveles carbonáticos con desarrollo de un paleosuelo correspondientes al nivel fosilífero 1. c. Detalle de tubos subverticales carbonáticos, de 2 a 6 mm de diámetro, interpretados como moldes de raíces correspondientes al nivel fosilífero 1. d. Nivel fosilífero 2 conformado por arcilitas limosas masivas de color gris a verde oliva. e. Tubo subverticales carbonáticos nivel 1 2. f. Relleno de crotoquina con laminación evidente. g. Nivel fosilífero 3 conformado por limolitas con arena muy fina, masivas. h. Concreciones carbonáticas dispersas en la matriz del nivel fosilífero 3.

Los análisis y descripciones realizados avalan lo sugerido previamente por Iriondo (2010), quien indicó que la Formación Río Bermejo representa rellenos de canales abandonados, los que, debido a su colmatación progresiva con sedimentos provenientes de los desbordes del canal principal, conformaron pantanos.

## **FORMACIÓN TOROPÍ/YUPOÍ**

La altura de las barrancas en las que se expone la Formación Toropí/Yupoí es variable en la localidad tipo (Arroyo Toropí, Bella Vista), donde puede alcanzar 6-8 m (Aceñolaza, 2007). El Miembro Inferior está compuesto por niveles tabulares potentes que incluyen arenas arcillosas, limos arenosos, y arcillas que varían de grisáceo a verdoso (Capurro y Escobar, 1999). Aceñolaza (2007) sugiere que este miembro constituye un ambiente fluvial que se desarrolló sobre la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno). Para el Miembro Superior se reconocen areniscas pelíticas con proporciones variables de ambos componentes (Herbst y Santa Cruz, 1999), que van de colores grisáceos, verdosos, rosados y castaños (Capurro y Escobar, 1999). Ocasionalmente, se intercalan delgadas capas de areniscas de colores ocre, y blancos o capas de arcilla oscura (Herbst y Santa Cruz, 1999). Presenta niveles menos definidos, que en algunas secciones están representados por cuerpos lenticulares que se acuñan entre sí. Aceñolaza (2007) sugiere que el Miembro Superior de la Formación Toropí/Yupoí está asociado a ambientes fluviales y pantanosos, formados bajo condiciones menos húmedas que las actuales.

El límite entre ambos miembros está dado por el desarrollo de una “costra” que corresponde al desarrollo de un paleosuelo, el cual se encuentra representado solo en algunos de los perfiles. Como indican Herbst y Santa Cruz (1999), esta “costra” a veces es reemplazada por un horizonte arcilloso de pocos centímetros de espesor o desaparece completamente de la secuencia estratigráfica (Figura 3-10). Iriondo (2010) sugiere que la Formación Toropí/Yupoí en su conjunto, representa depósitos de ambientes de humedales, acumulados en fajas abandonadas del río Paraná.

Para el desarrollo de este trabajo se realizaron tres perfiles, tanto en la localidad tipo, Arroyo Toropí (un perfil), como en El Planchón (dos perfiles), que son las localidades que

aportaron los restos fósiles aquí analizados. En cada uno de los perfiles realizados se definieron niveles fosilíferos de acuerdo a la ubicación de los restos de vertebrados dentro de la secuencia (Figura 3-10).

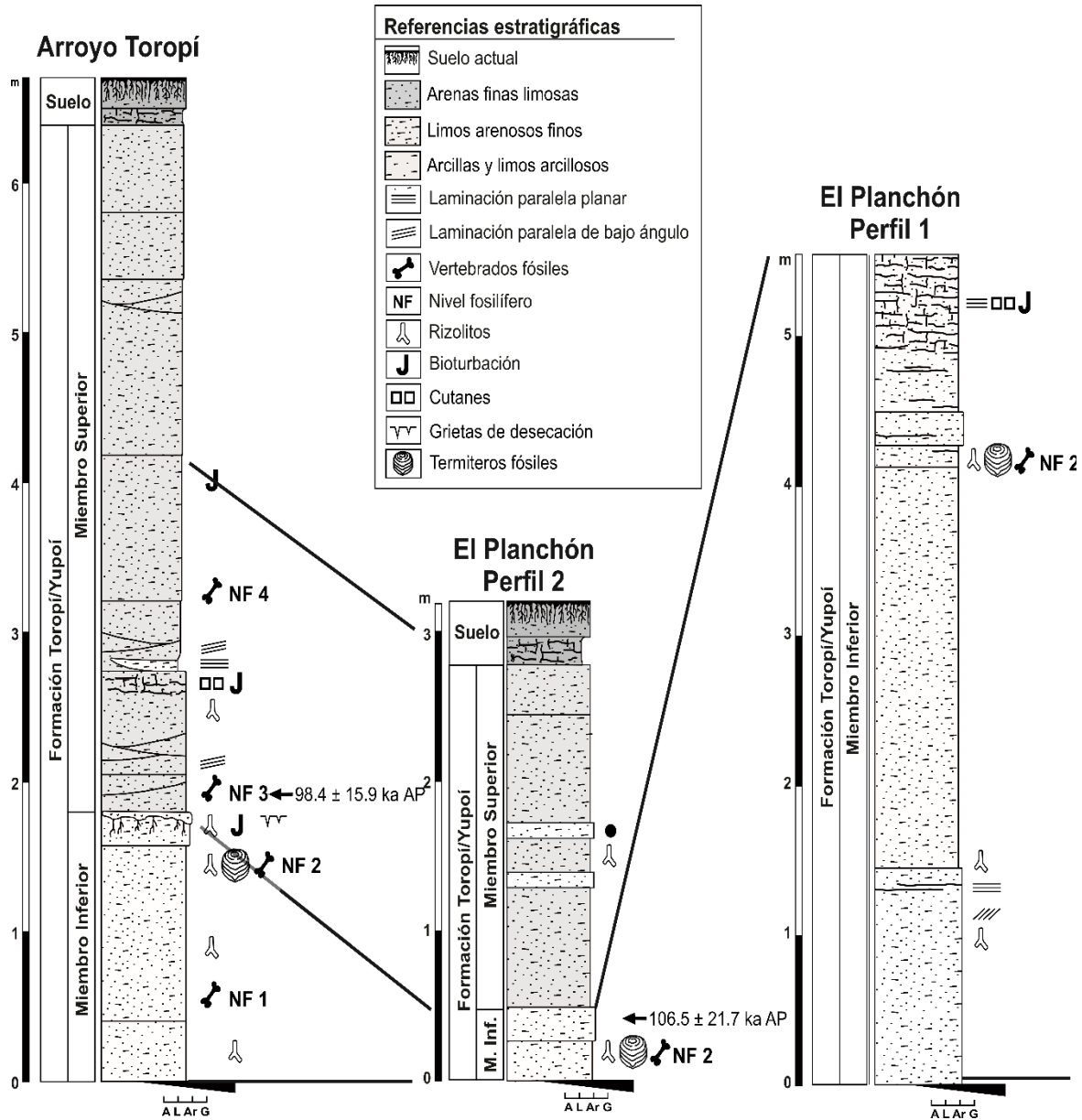
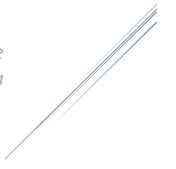


Figura 3-10. Correlación de los perfiles estratigráficos en el área de Arroyo Toropí y El Planchón (Perfiles 1 y 2).





## **Localidad Arroyo Toropí**

El área del Arroyo Toropí es uno de los sitios con mayor abundancia y diversidad de registros fósiles de esta localidad (Francia, 2014). En este sitio se reconocen claramente las características propuestas por Herbst (1971), Herbst y Álvarez (1975), y Herbst y Santa Cruz (1999) para cada uno de los miembros. El perfil tiene una potencia de 6,5 m (Figuras 3-10 y 3-12).

### **✚ Miembro Inferior**

En esta localidad se expone una sucesión de 1,8 m de potencia que incluye cuerpos mantiformes de gran continuidad lateral, algunos de ellos de hasta 70 cm de espesor, de arenas finas limosas a arcillosas masivas, de color gris o verdoso, en las que se observa abundante bioturbación en forma de tubos interpretados como rizolitos asociados al desarrollo de paleosuelos (Figura 3-11 c). Estos cuerpos mantiformes presentan generalmente base y techo transicionales.

En este miembro se encuentran tabiques verticales, interpretados como grietas de desecación, como así también estructuras cilíndricas en corte transversal, interpretadas como nidos de termitas (Erra *et al.*, 2016) (Figuras 3-11 d y e). En este miembro se ha determinado la presencia de dos niveles fosilíferos con restos de vertebrados (NF1 y NF2) (Figura 3-10). Separando ambos se encuentra una capa de 20 cm de espesor de arena muy fina limosa con abundantes rizoconcreciones (Figuras 3-11 a, b y c), que corresponde a la “costra” mencionada anteriormente (Herbst, 1971; Herbst y Santa Cruz, 1999).

### **✚ Miembro Superior**

En esta localidad, este miembro tiene una potencia de 4,5 m. La secuencia se puede dividir en dos secciones; la inferior, caracterizada principalmente por depósitos cuneiformes de areniscas finas arcillosas, masivas, de color verdoso, con abundante bioturbación e importante contenido de fósiles de vertebrados, donde se reconocen los niveles con fósiles de vertebrados (NF3 y NF4) (Figuras 3-10). Se encuentran además intercalaciones de depósitos lenticulares de colores grisáceos claros, de composición areno-limosas, con estratificación cruzada en artesa (Figuras 3-10 y 11 a), en las cuales no registraron restos de vertebrados fósiles.



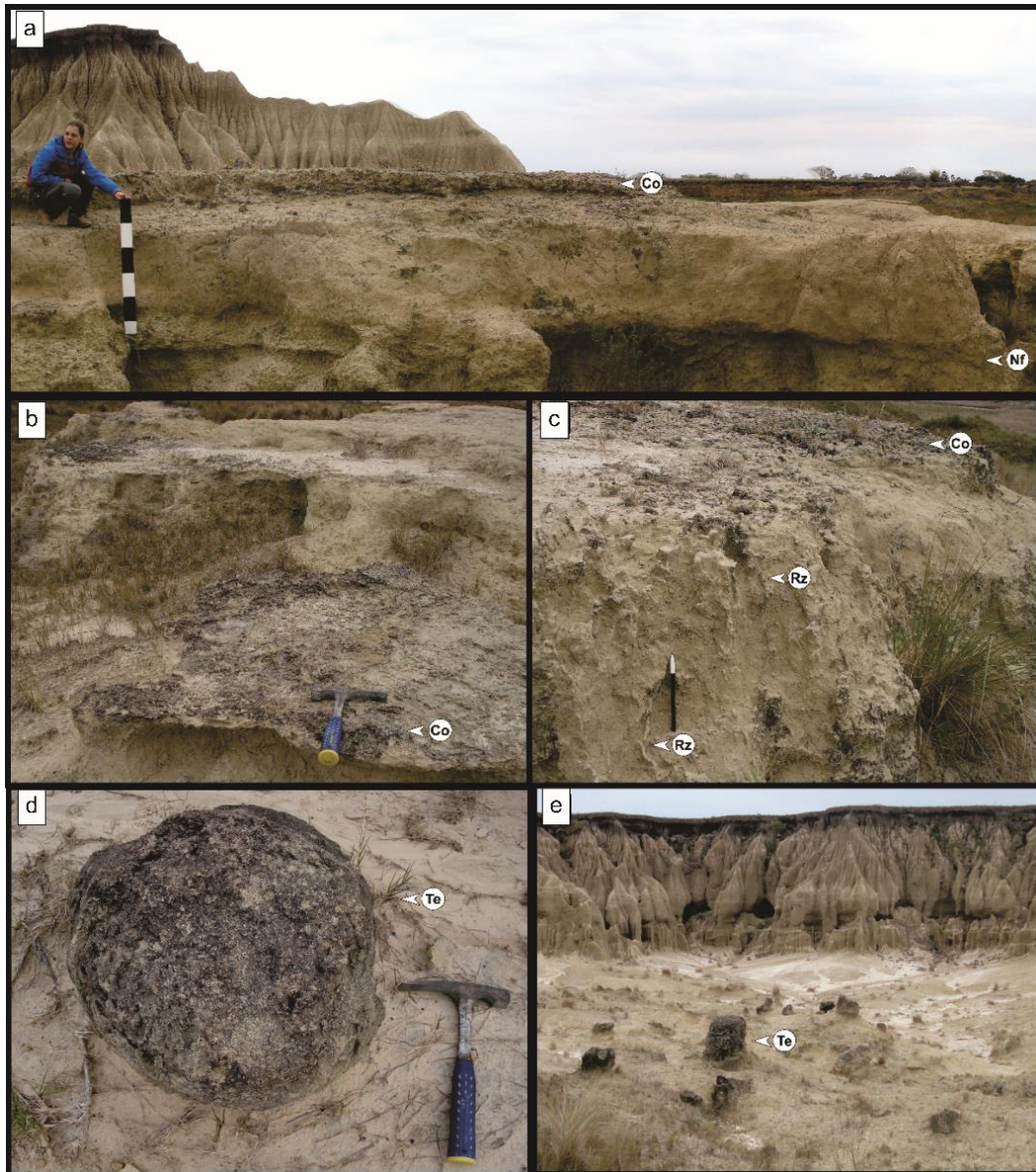


Figura 3-11. A. Vista de secuencia sedimentaria expuesta en el área del Arroyo Toropí propiamente dicha, con detalle de "costra". b, c. Detalles de la "costra" de separación entre ambos miembros de la Formación Toropí/Yupoí. d, e. Termiteros fósiles. Abreviaturas. Co: costra, paleosuelo, límite entre los miembros. Nf: nivel fosilífero. Rz: rizolitos. Te: termiteros fósiles.

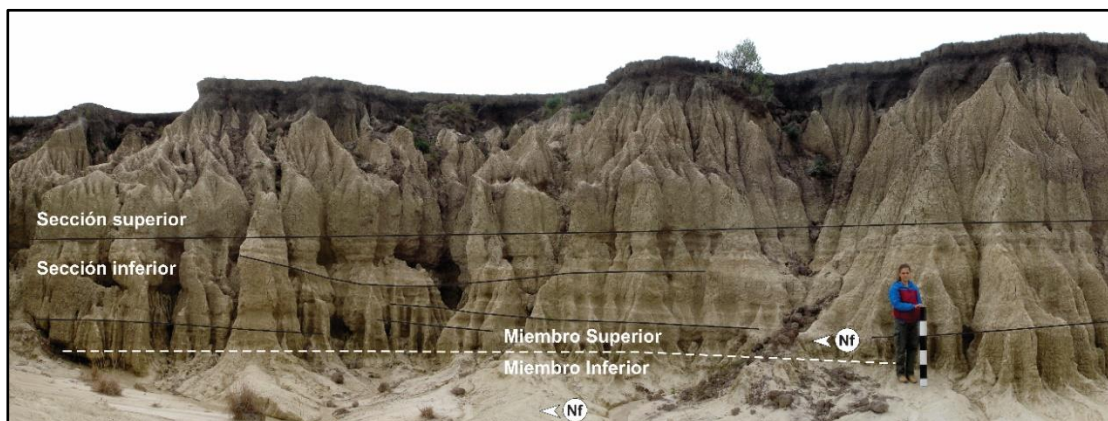


Figura 3-12. Vista general de los afloramientos del Miembro Superior de la Formación Toropí/Yupoí en el área del Arroyo Toropí propiamente dicho. Abreviaturas. Nf: nivel fosilífero.

Como se observa en la Figura 3-10 este miembro presenta estratificaciones, si bien Herbst y Santa Cruz (1999) indican que “no hay estratificación visible”. Por otro lado, se destaca que el rasgo más característico de este miembro son los llamados “tubos de órgano” (Figura 3-10 y 3-11 e), lo cuales son considerados como producto de la acción erosiva.

La sección superior está formada por areniscas finas limosas y arcillosas, masivas, de colores marrón a verdosos, más oscuros, mantiformes, con límites transicionales, y a diferencia de la sección inferior no tiene bioturbación ni fósiles de vertebrados (Figura 3-10).

### **Localidad El Planchón**

En el área de El Planchón se realizaron dos perfiles (Figuras 3-10 Perfiles 1 y 2). A diferencia del área del Arroyo Toropí, la mayor extensión de los afloramientos corresponde al Miembro Inferior (Figuras 3-13 a, f y g).

#### **Perfil 1.**

##### **Miembro Inferior**

Alcanza un espesor de 5,5 m y está conformado principalmente por arena fina limosa, de color gris amarillenta, que presenta en la base estructuras de laminación cruzada planar y horizontal y abundantes rizolitos (Figuras 3-13 b y c). Hacia el techo los depósitos se tornan masivos. En esta última porción se registra un paleosuelo bien desarrollado con estratificación laminar, con desarrollo de prismas y cutanes, así como abundante bioturbación. Asociado a este paleosuelo se encuentran estructuras cilíndricas interpretadas como termiteros y también se registraron distintos vertebrados fósiles (NF2) (Figuras 3-13 d y e). En este perfil no está representado el Miembro Superior.

#### **Perfil 2.**

##### **Miembro Inferior**

Alcanza un espesor de 0,5 m y está formado por arenas finas limosas y arenas limo-arcillosa, masivas, dispuestas en forma de cuerpo mantiforme, de color verdoso que en la base presenta abundantes rizoconcreciones y bioturbación. Este nivel representa el principal



depósito con fósiles de vertebrados del área, reconocido como NF2, asociado al desarrollo de termiteros fósiles.

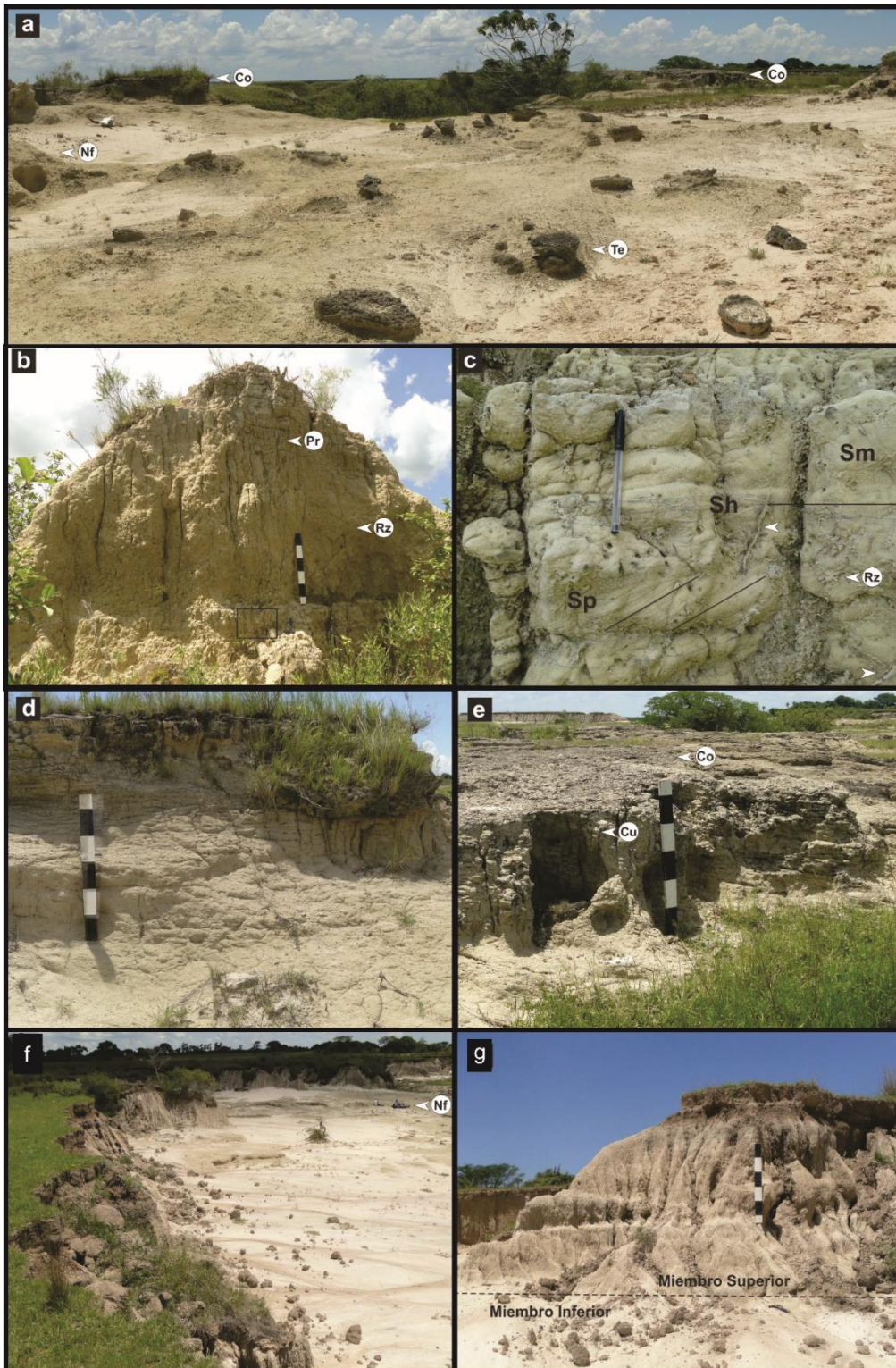


Figura 3-13. a. Vista general del sitio El Planchón. b. Perfil 1 del sitio, con detalle de la sección basal del Miembro Inferior (c). d y e. Detalle del techo del perfil del Miembro Inferior donde se observa el desarrollo de un importante paleosuelo, con cutanes y la costra por encima. f. Vista general de la parte del Perfil 2 del área de El Planchón. g. Detalle de las unidades. Abreviaturas. Co: costra, paleosuelo, límite entre los miembros. Cu: cutanes. Nf: nivel fosilífero. Pr: prismas. Rz: rizolitos. Te: termiteros fósiles.



## **Miembro Superior**

En este perfil, el Miembro Superior de la Formación Toropí/Yupoí presenta un espesor de 2,30 m, mucho menos potente que en el área del Arroyo Toropí. Los depósitos incluyen niveles cuneiformes de areniscas finas limosas de color marrón claro, masivas, con ocasional presencia de concreciones ferruginosas rojizas, pudiendo ser correlacionadas con la sección inferior del perfil del área del Arroyo Toropí. Por encima de esta secuencia se deposita el suelo actual. En la base de este miembro se registran fósiles de vertebrados (NF2), al igual que en la sección inferior de este miembro en la localidad de Arroyo Toropí.

En base a las observaciones realizadas y a las evidencias sedimentológicas obtenidas se puede interpretar a los depósitos que constituyen la Formación Toropí/Yupoí como depósitos de llanuras de inundación asociados a un sistema fluvial. Si bien algunos autores como Iriondo (2010) y Aceñolaza (2007) interpretan a los depósitos de esta formación como rellenos de ambientes de humedal, las evidencias de períodos extensos de estabilidad sedimentaria, como el desarrollo de termiteros o de un importante paleosuelo bien desarrollado, permiten asignar más bien a depósitos de llanura de inundación. Por otro lado, otras estructuras como laminaciones entrecruzadas en artesa permiten establecer la presencia de canales fluviales asociados.

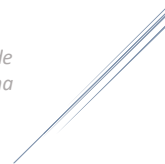


# CAPÍTULO 4

ANTECEDENTES PALEONTOLÓGICOS

TAXONOMÍA

Lic. Méndez, Cecilia R.  
UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE



## **ANTECEDENTES PALEONTOLÓGICOS**

### **FORMACIÓN RIO BERMEJO**

La Formación Río Bermejo es una unidad estudiada por varios autores debido a su riqueza fosilífera. En este sentido, se realizaron numerosos trabajos principalmente sobre restos de vertebrados, microrrestos silíceos, ostrácodos y moluscos (Rodríguez-Bualó *et al.*, 2009; Zurita *et al.*, 2009; Contreras, 2010; Soibelzon *et al.*, 2010; Alcaraz y Ferrero, 2011; Bogan *et al.*, 2012; Zamudio, 2013; Contreras y Lutz, 2014; Zurita *et al.*, 2014; Contreras y Zucol, 2018; Rodríguez *et al.*, 2018), así como también trabajos tafonómicos e icnológicos (Méndez, 2016; Méndez *et al.*, 2015, 2017, 2018).

Para esta formación se han descrito 29 taxones de vertebrados, principalmente mamíferos, aunque también se han registrado peces. Los mamíferos herbívoros son los más diversos, incluyendo 25 taxones. Méndez *et al.* (2017), proporcionaron una lista completa que incluyó los taxones previamente reconocidos, junto con nuevos hallazgos. Rodríguez *et al.* (2018) describen el mayor carnívoro descrito para esta formación, *Panthera onca* (Linnaeus, 1758).

Desde un punto de vista taxonómico la fauna reconocida para la Formación Río Bermejo resulta afín a la registrada en el Pleistoceno tardío de la Región Pampeana. La mayoría de los taxones identificados (*e.g.* *Scelidotherium leptcephalum*, *Hemiauchenia paradoxa*, *Toxodon* sp., *Glyptodon* sp., y *Megatherium* sp.) sugieren ambientes abiertos, áridos a semiáridos y fríos, con desarrollo de amplias praderas. Sin embargo, la presencia de taxones como *Holmesina paulacoutoi* y *Procyon cancrivorus* con afinidades de origen intertropical, reflejan condiciones de mayor temperatura y humedad (Zurita *et al.*, 2014; y las referencias allí citadas). La presencia de taxones con amplia distribución y con una marcada plasticidad ambiental (*Morenelaphus lujanensis*, *Pr. cancrivorus*, *Panthera onca*) sugieren para estos una adaptación a condiciones climáticas diversas debido a su representación en los registros tanto paleontológicos como actuales. Por otro lado, actualmente *Synbranchus marmoratus* presenta adaptaciones fisiológicas que permiten asociarlo a la colonización o supervivencia en ambientes con regímenes pluviales bajos y con cauces de agua efímeros (Bogan *et al.*, 2012), por lo cual la presencia de este taxón permite sugerir para la Formación

Río Bermejo este tipo de ambientes. En este contexto, Méndez *et al.* (2017) consideraron que los taxones que componen la asociación recuperada de la Formación Río Bermejo tenían diferentes requerimientos y, por lo tanto, reflejan variaciones en la composición de la biocenosis de acuerdo con los cambios ambientales y climáticos que se produjeron en la región durante el MIS 2.

Desde un punto de vista tafonómico, Méndez *et al.* (2015, 2017) destacaron la presencia de diversos elementos esqueléticos de vertebrados correspondientes a numerosos individuos. El número de especímenes e individuos variaron notablemente entre las localidades. Los análisis tafonómicos sugirieron que la asociación está compuesta por restos de individuos que no sufrieron mucho transporte y que estuvieron expuestos escaso tiempo a la exposición subaérea, y en etapas posteriores al enterramiento fueron afectados por procesos relacionados al contexto de depositación (Méndez *et al.*, 2017). Por otro lado, Méndez (2018a, 2021) complementaron los análisis tafonómicos previos, aportando nuevos datos e interpretaciones.

En cuanto a la flora fósil, Contreras y Zucol (2018) realizaron análisis de microrestos silíceos. La evidencia fitolítica indica que, en general, predominaban los ambientes abiertos y mixtos, en tanto que los índices climáticos relacionados a estos microrestos indican que las condiciones climáticas eran más templadas y secas que en la actualidad. Estos autores observaron que en los niveles inferiores predominaba la influencia de cuerpos de agua por la presencia de Podostemaceae y espículas de esponjas. En tanto que, en los niveles más superiores se registró menos influencia de cuerpos de agua con desarrollo de pastizales mixtos, representando ambientes abiertos en condiciones más templadas y secas.

## **FORMACIÓN TOROPÍ/YUPOÍ**

La Formación Toropí/Yupoí es una de las unidades más estudiadas en la región mesopotámica, y debido a su diversidad paleontológica se han llevado a cabo numerosos trabajos tanto faunísticos como florísticos. La mayoría de los antecedentes paleontológicos en esta formación están referidos a vertebrados, sobre todo mamíferos, representados por 37 taxones (Álvarez, 1974; Herbst y Álvarez 1975; Scillato-Yané *et al.*, 1998; Bond *et al.*, 2001; Zurita y Lutz, 2002; Carlini *et al.*,



2004, 2008; Gasparini y Zurita, 2005; Miño-Boilini *et al.*, 2005, 2006, 2012; Miño-Boilini y Carlini, 2009; Francia *et al.*, 2010, 2011, 2012 a, b; Francia y Ciancio, 2013; Zacarías *et al.*, 2013, 2014; Francia, 2014; Méndez *et al.*, 2018a, 2020; Cuaranta *et al.*, 2019, 2020; Prevosti *et al.*, 2021). También se registran reptiles, representados por 5 taxones de testudines y un boideo, además de un único registro de ave (Cuaranta *et al.*, 2019). Se realizaron también estudios sobre microrestos silíceos (Erra *et al.*, 2013; Contreras *et al.*, 2019), polen (Pacella *et al.*, 2019), termiteros (Erra *et al.*, 2016) y estudios tafonómicos (Tomassini *et al.*, 2015; Méndez *et al.*, 2021).

En este contexto, la asociación recuperada de la Formación Toropí/Yupoí permite inferir un paleoambiente con alternancia de pulsos fríos áridos o semiáridos, y húmedos más cálidos, generando una zona geográfica con características distintivas. Scillato-Yané *et al.* (1998) proponen que paleozoogeográficamente el área del Arroyo Toropí constituye un sitio con características propias ya que posee especies endémicas (*Cheloniodis lutzae*), especies compartidas con el Sur de Brasil y con la Región Pampeana. En este sentido, los taxones intertropicales habrían habitado durante los períodos cálidos del Pleistoceno tardío (Soibelzon *et al.*, 2010) en latitudes más altas de su distribución actual, dando lugar a evento de contracción y expansión de la biota subtropical (e.g *Holmesina paulacoutoi*, *Euphractus sexcinctus*, *Leopardus pardalis*, *Tayassu pecarí*, *Chelonoidis lutzae*) de áreas vecinas (Iriondo, 1996; Zurita y Lutz, 2002; Carlini *et al.*, 2008; Francia *et al.*, 2015). Por otro lado, la presencia de taxones como *Trachemys* cf. *T. dorbigni* y el reciente registro de un ave de la familia Anatidae, sugieren la presencia de ambientes asociados a cuerpos de agua, como arroyos y lagunas.

Hasta el momento entre los trabajos tafonómicos que incluyen restos de esta unidad se encuentra el de Tomassini *et al.* (2015) que, evaluaron los procesos post-enterramiento, considerando particularmente aspectos mineralógicos, geoquímicos y paleohistológicos, que afectaron a restos de *Toxodon platensis*. Este trabajo restringe su análisis solo a materiales provenientes de la localidad de Riachuelo (Corrientes), no analizada en esta tesis. Por otro lado, Méndez (2021) presentó datos preliminares sobre la tafonomía de la Formación Toropí/Yupoí que permitieron una interpretación más precisa sobre la génesis y la historia tafonómica de la asociación.



Erra *et al.* (2013) y Contreras *et al.* (2019) realizaron trabajos vinculados a la vegetación de la Formación Toropí/Yupoí. En particular, Erra *et al.* (2013) observaron el predominio de fitolitos de gramíneas; sin embargo, los datos obtenidos no fueron discriminados por unidades. La asociación de fitolitos y el índice de humedad y aridez descritos por Contreras *et al.* (2019), fueron discriminados por unidades y mostraron un clima subtropical estacional. Estos autores sostienen que las asociaciones registradas reflejan comunidades vegetales heterogéneas como resultado de los cambios en el paisaje debido a la actividad de los cursos de los ríos, desde pastizales hasta sabanas o bosques en ambientes fluviales, donde los ambientes de la llanura de inundación variaban desde cerrados a abiertos, con un clima cálido y condiciones estacionales. Por su parte Pacella *et al.* (2019) a través del estudio de palinomorfos, obtuvieron resultados similares a los de Contreras *et al.* (2019). En síntesis, los registros paleobotánicos obtenidos hasta el momento sugieren que en la zona de estudio existía un clima subtropical estacional, con heterogeneidad ambiental y un patrón de vegetación relacionado con la migración de los ríos y los cambios climáticos, que generó cambios en el relieve de la llanura durante el Cenozoico tardío.

Erra *et al.* (2016) realizaron estudios sobre termiteros fósiles presentes en la Formación Toropí/Yupoí, los cuales constituyen uno de los registros de éstos icnofósiles más abundantes para Argentina. En este sentido, las interpretaciones paleoambientales indicarían la existencia de suelos bien desarrollados, con abundante vegetación graminosa y condiciones húmedas y cálidas con estacionalidad marcada.



## **REPRESENTACIÓN ANATÓMICA Y TAXONÓMICA**

### **ASOCIACIÓN FAUNÍSTICA DE LA FORMACIÓN RÍO BERMEJO**

Como resultado de la revisión de los nuevos materiales, y los ya depositados en la colección Paleontológica del Museo Provincial de Ciencias Naturales de Villa Escolar (Formosa, Argentina), provenientes de la Formación Río Bermejo, han sido identificados 29 taxones diferentes de mamíferos, de los cuales 5 pertenecen a megamamíferos herbívoros, 15 a mamíferos medianos herbívoros y carnívoros y 3 pertenecen a mamíferos pequeños herbívoros y carnívoros. Además, 7 ejemplares fueron identificados solo a nivel de orden y/o familia. También se encontraron restos de peces Synbranchiformes (Prevosti *et al.*, 2005; Zurita *et al.*, 2009; 2014; Soibelzon *et al.*, 2010; Bogan *et al.*, 2012 y Rodríguez *et al.*, 2018) (Tabla 4-1).

Orden Synbranchiformes *sensu* GOSLINE, 1983

Familia Synbranchidae SWAINSON, 1838

cf. *Synbranchus marmoratus* BLOCH, 1795

Material referido: PVE-F103; PVE-F111; PVE-F112; PVE-F113; PVE-F114 vértebras (Mansilla, Nivel fosilífero (NF) 2).

**CLASE MAMMALIA LINNAEUS, 1758**

Superorden Xenarthra COPE, 1889

Orden Pilosa FLOWER, 1883

Familia Megatheriidae OWEN, 1842

Género *Megatherium* CUVIER, 1792

***Megatherium sp.***

Material referido: PVE-F9, fragmento de mandíbula con tres molariformes (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 2).

Familia Mylodontidae GILL, 1872

Género *Scelidotherium* OWEN, 1839

***Scelidotherium leptocephalum* OWEN 1840**

Material referido: **PVE-F73**, cráneo casi completo, fragmento de mandíbula con dientes, costilla, varios huesos del autopodio y otros restos indeterminados (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 3).

**Mylodontidae indet.**

Material referido: **PVE-F137**, molariforme (Lucio V. Mansilla, Fm. Río Bermejo, NF 2)

Orden Cingulata

Familia Glyptodontidae GRAY, 1869

Género *Glyptodon* OWEN, 1838

***Glyptodon* sp.**

Material referido: **PVE-F2**, borde de coraza de escotadura caudal (Estancia “El Progreso”, NF 2); **PVE-F11**, placas de la coraza dorsal y de la apertura caudal (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 3); **PVE-F31**, osteodermos de los márgenes y de parte central de la coraza; **PVE-F32**, osteodermos cónicos de los márgenes; **PVE-F34**, osteodermos de la coraza dorsal; **PVE-F53**, osteodermos y series molariformes superior e inferior del lado izquierdo; **PVE-F85**, osteodermos y tubo caudal (Lucio V. Mansilla, NF 2); **PVE-F46**, osteodermos de la coraza dorsal y de los márgenes [Estancia “Sol de Mayo” (“Hertelendi”), NF 2]; **PVE-F48**, dos osteodermos de la coraza dorsal; **PVE-F107**, osteodermos de la coraza y caudales; **PVE-F110**, osteodermos de la coraza y caudales (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 2); **PVE-F62**, osteodermos de la coraza dorsal; **PVE-F81**, fragmento de mandíbula con molariformes (Lucio V. Mansilla, NF 3); **PVE-F65**, osteodermos de la coraza dorsal (Villa Escolar, NF 3); **PVE-F70**, seis osteodermos de la coraza dorsal (Estancia “El Bermejito”, NF 3); **PVE-F126**, fémur izquierdo (Estancia “Don Pérez”, NF 2); **PVE-F141**, osteodermos de anillos caudales y restos indeterminados (Estancia “El Bananal”, NF 2).

Género *Neosclerocalyptus* PAULA COUTO, 1957

*Neosclerocalyptus paskoensis* (ZURITA, 2002)

***Neosclerocalyptus* cf. *N. paskoensis***

Material referido: **PVE-F69**, fragmentos de coraza dorsal (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 3).

#### ***Neosclerocalyptus* sp.**

Material referido: **PVE-F1**, fragmentos de osteodermos; **PVE-F127**, osteodermos asociados; **PVE-F118**, región lateral de la coraza y parte de la región caudal (Estancia “El Progreso”, NF 2); **PVE-F3**, fragmentos de coraza dorsal, restos de cintura pélvica; **PVE-F20**, osteodermos de la coraza dorsal y de los anillos caudales; **PVE-F134**, osteodermos (Estancia “Tres de Mayo”, NF 2); **PVE-F8**, restos de coraza y tubo caudal completo; **PVE-F109**, osteodermos (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 2); **PVE-F50**, extremo proximal de húmero y osteodermos de la coraza dorsal; **PVE-F66**, fragmento de tubo caudal (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 3); **PVE-F17**, extremo distal de tubo caudal y un osteodermo de la coraza dorsal; **PVE-F29**, osteodermos de la coraza (Estancia “Don Felipe”, NF 2); **PVE-F30**, osteodermos de la coraza (Estancia “Sol de Mayo”, “Hertelendi”, NF 2); **PVE-F33**, placas de región antero-dorsal de la coraza (Lucio V. Mansilla, NF 2); **PVE-F39**, fragmentos antero-laterales de coraza dorsal; **PVE-F41**, fragmento de coraza (El Colorado, NF 3); **PVE-F58**, osteodermos y molariformes (El Colorado, NF 2); **PVE-F63**, osteodermos de la coraza dorsal; **PVE-F67**, osteodermos; **PVE-F71**, osteodermos de la coraza dorsal y de los anillos caudales; **PVE-F75**, fragmentos de osteodermos; **PVE-F77**, osteodermos de la coraza dorsal; **PVE-F79**, osteodermos de la coraza dorsal; **PVE-F 93**, osteodermos de la coraza dorsal (Lucio V. Mansilla, NF 3); **PVE-F96**, extremo distal de tubo caudal (Villa Escolar, NF 3); **PVE-F124**, osteodermos asociados (Estancia “El Bermejito”, NF 2); **PVE-F132**, osteodermos (Estancia “Don Pérez”, NF 2); **PVE-F143**, osteodermos y restos indeterminados (Estancia “El Bananal”, NF 3).

#### ***Glyptodontidae* indet.**

Material referido: **PVE-F7**, fragmentos de molariformes; **PVE-F10**, osteodermos de la coraza dorsal; **PVE-F23**, osteodermos del borde; **PVE-F24**, osteodermo fragmentario; **PVE-F25**, osteodermos de la coraza dorsal y de la escotadura caudal (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 2); **PVE-F12**, osteodermos de la coraza dorsal (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 3); **PVE-15**, dos osteodermos de la coraza dorsal (Estancia “Don Felipe”, NF 2); **PVE-F19**, osteodermos asociados,

extremo distal de fémur y un molariforme; **PVE-F123**, osteodermos de región antero-lateral (Estancia “Don Pérez”, NF 2); **PVE-F36**, hemimandíbula derecha parte proximal (Galo Cué, NF 3); **PVE-F59**, fragmento de hemimandíbula con molariformes y osteodermos (Km 117 de Navegación del Río Bermejo, NF 2); **PVE-F64**, osteoderma de coraza dorsal (Villa Escolar, NF 3); **PVE-F115**, un molariforme; **PVE-133**, osteodermos fragmentarios; **PVE-F138**, osteodermos (Lucio V. Mansilla, NF 2); **PVE-F135**, osteodermos; **PVE-F145**, osteodermos (Estancia “El Progreso”, NF 2).

Familia Pampatheriidae PAULA-COUTO, 1954

Género *Pampatherium* GERVAIS Y AMEGHINO, 1880

***Pampatherium typum*** AMEGHINO, 1981

Material referido: **PVE-F35**, osteodermos móviles, fragmentos de tibio-fíbula, fémur y vértebras, huesos del autopodio (Galo Cué, NF 2); **PVE-F51**, osteodermos fijos de porción escapular y osteodermos móviles; **PVE-F52**, osteodermos de bandas móviles y osteodermos fijos de escudo escapular (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 2); **PVE-F68**, osteodermos de la coraza dorsal (Lucio V. Mansilla, NF 3); **PVE-F128** y **PVE-F129** osteodermos fijos y móviles; **PVE-F136**, osteodermos fijos y móviles, un molariforme, vértebra, ulna, falanges y metacarpales (Estancia “El Progreso”, NF 2).

***Pampatherium* sp.**

Material referido: **PVE-F5**, osteodermos móviles y de los escudos, extremo distal del húmero, vértebra (Estancia “Tres de Mayo”, NF 3); **PVE-F13**, osteodermos móviles y fijos, fragmentos de costillas (Estancia “El Bermejito”, NF 3); **PVE-F14**, osteodermos fragmentarios (Estancia “Don Pérez”, NF 3); **PVE-F18**, un osteoderma (Estancia “Don Felipe”, NF 2); **PVE-F27**, osteodermos, fragmentos de costillas y vértebras (“Marca Luna”, NF 2); **PVE-F37**, cráneo, hemimandíbula, cinco falanges, parte del metacarpo, osteodermos móviles y fijos, tibia-fíbula, fémur (Estancia “El Bananal”, NF 2); **PVE-F98**, osteodermos móviles y fijos (Villa Escolar, NF 3); **PVE-102**, fragmento de hemimandíbula con derecha serie molariforme 1-4, osteodermos de la coraza (“Desagüadero de Ayala”, NF 2); **PVE-F142**, dos osteodermos (Estancia “El Bananal”, NF 3).

Género *Holmesina* SIMPSON, 1930

***Holmesina paulaocutoi*** CARTELLE-GUERRA Y MAHECHA-BOHORQUEZ, 1985

Material referido: **PVE-F28**, osteodermos móviles y de los escudos (Estancia “Don Felipe”, NF 2).

***Holmesina* sp.**

Material referido: **PVE-F55**, osteodermos fijos y móviles (Estancia “El Bermejito”, NF 2); **PVE-F61**, osteodermos fijos de la coraza dorsal (El Colorado, NF 2); **PVE-F76**, un osteodermos (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 3); **PVE-F94**, un osteodermo (Villa Escolar, NF 3).

**Pamphathiidae indet.**

Material referido: **PVE-F47**, húmero distal; **PVE-F106** osteodermos (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 2); **PVE-F140**, osteodermos (Estancia “Tres de mayo”, NF 3); **PVE-F144**, osteodermos fragmentarios (Estancia “El Progreso”, NF 3).

Familia Dasypodidae BONAPARTE, 1838

Género *Chaetophractus* FITZINGER, 1871

***Chaetophractus* sp.**

Material referido: **PVE-F54**, osteodermos fijos y móviles y parte de los anillos caudales (Lucio V. Mansilla, NF 3).

Género *Propaopus* AMEGHINO, 1881

***Propaopus* sp.**

Material referido: **PVE-F72**, osteodermos móviles y fijos (El Colorado, NF 3); **PVE-F101**, fragmentos de osteodermos (“Desagüadero de Ayala”, NF 2); **PVE-F105**, osteodermos y huesos del autopodio (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 2); **PVE-F122**, osteodermos del escudo y móviles fragmentados (Estancia “Don Pérez”, NF 2).

**Dasypodidae indet.**

Material referido: **PVE-F108** osteodermos (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 2).

Orden Notoungulata ROTH, 1903

Familia Toxodontidae GERVAIS, 1847

Género *Toxodon* OWEN, 1837

***Toxodon* sp.**

Material referido: **PVE-F16**, hemimandíbula izquierda fragmentada, m1, m2 y parte del m3 en sus alvéolos (Estancia “Tres de mayo”, NF 3); **PVE-F80**, fragmento de incisivo; **PVE-F116**, vértebra dorsal y escápula (Lucio V. Mansilla, NF 3); **PVE-F84**, dos incisivos (Lucio V. Mansilla, NF 2); **PVE-F100**, incisivo superior (Villa Escolar, NF 2).

Orden Cetartiodactyla MONTGELARD *et al.* 1997

Familia Camelidae GRAY, 1821

Género *Lama* CUVIER, 1800

***Lama guanicoe*** MÜLLER, 1776

Material referido: **PVE-F86**, vértebra cervical; **PVE-F87**, astrágalo; **PVE-F89**, diáfisis de radio-cúbito (Lucio V. Mansilla, NF 3).

***Lama* sp.**

Material referido: **PVE-F119**, sínfisis con tres incisivos (Estancia “Don Felipe”, NF 2).

Género *Hemiauchenia* GERVAIS Y AMEGHINO, 1880

***Hemiauchenia paradoxa*** GERVAIS Y AMEGHINO, 1880

Material referido: **PVE-F21**, fragmentos de cintura pélvica, costilla, tibia (Estancia “Don Felipe”, NF 2); **PVE-F104**, radio- ulna, metacarpo, mandíbula y cráneo (Estancia “La Josefina”, NF 3).

***Hemiauchenia* sp.**

Material referido: **PVE-F38**, región anterior del cráneo con dentición completa (El Colorado, NF 2).

**Camelidae indet.**

Material referido: **PVE-F4**, vértebras cervicales, fragmentos de costillas, porción proximal de escápula y fémur completo (Estancia “Tres de Mayo”, NF 3); **PVE-F120**, olecranon de radio-cubito y parte de la epífisis distal de fémur (Lucio V. Mansilla, NF 2).

Suborden Ruminantia SCOPOLI, 1777

Familia Cervidae GOLDFUSS, 1820

Género *Morenelaphus* CARETTE, 1922



***Morenelaphus lujanensis* AMEGHINO, 1888**

Material referido: **PVE-F78**, bóveda del cráneo completa con basicráneo y asta completa (Lucio V. Mansilla, NF 3).

**cf. *Morenelaphus***

Material referido: **PVE-F26**, maxilar derecho e izquierdo con dientes y una vértebra cervical (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 3); **PVE-F95**, fragmento de maxilar derecho con PM1 y M2, otros molares y ceratóforos derecho e izquierdo; **PVE-F117**, fragmento de cráneo derecho con ceratóforo, porción frontal de cráneo, fragmentos de astas y cuerpo vertebral de vértebra lumbar; **PVE-F121**, fragmentos de astas (Lucio V. Mansilla, NF 2).

**Cervidae indet.**

Material referido: **PVE-F57**, rama mandibular izquierda (mitad posterior) (Estancia “La Josefina”, NF 3); **PVE-F97**: extremo proximal de radio (Lucio V. Mansilla, NF 3).

**Cetartiodactyla indet.**

Material referido: **PVE-F22**, restos de hemimandíbula con dientes (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 3); **PVE-F-40**, hemimandíbula derecha (El Colorado, NF 2); **PVE-F42**, dientes; **PVE-F43**, hemimandíbula derecha con dientes (“Galo Cué”, NF 2); **PVE-F60**, dientes (Estancia “La Josefina”, NF 2); **PVE-F74**, dientes; **PVE-F88**, vértebras dorsales; **PVE-F99**, fragmento de epífisis distal de fémur (Lucio V. Mansilla, NF 3); **PVE-F125**, porción proximal de metatarso (Lucio V. Mansilla, NF 2); **PVE-F131**, dos dientes; **PVE-F139**, fragmento de diente (Estancia “Don Felipe”, NF 2).

Orden Proboscidea ILLIGER, 1811

Familia Gomphoteriidae CABRERA, 1929

**Gomphoteriidae indet.**

Material referido: **PVE-F49**, molar (Km 100 de Navegación del Río Bermejo, NF 3); **PVE-F82**, fragmento de molar (“Marca Luna”, NF 3); **PVE-F91**, extremo distal de defensa (Villa Escolar, NF 3).



Orden Carnívora BODWICH, 1821

Familia Felidae FISCHER DE WALDHEIM, 1817

Género *Panthera* OKEN, 1816

***Panthera onca*** LINNEAUS, 1758

Material referido: **PVE-F130**, cráneo y mandíbula articulados con serie dentaria completa, húmero y atlas (Villa Escolar, NF 2).

Familia Canidae FISCHER, 1817

Género *Procyon* GIEBBEL, 1855

*Procyon troglodytes* LUND, 1838

***Procyon cf. P. troglodytes***

Material referido: **PVE-F45** cráneo con serie dentaria derecha completa (El Colorado, NF 3).

Familia Procyonidae GRAY, 1825

Género *Procyon* STORR, 1780

*Procyon cancrivorus* CUVIER, 1798

***Procyon cancrivorus***

Material referido: **PVE-F44**, un molar ("Galo Cue", NF 3).

**Carnívora indet.**

Material referido: **PVE-F92**, un diente (Estancia "Don Felipe", NF 3)

**Mammalia indet.**

Material referido: **PVE-F6**, restos muy fragmentarios (Estancia "Don Felipe", NF 3); **PVE-F90**, costillas (Villa Escolar, NF 3); **PVE-F 83**, hueso indeterminado (Lucio V. Mansilla, NF 3).

## ASOCIACIÓN FAUNÍSTICA DEL ARROYO TOROPÍ Y EL PLANCHÓN (FORMACIÓN TOROPÍ/YUPOÍ)

El listado de materiales analizado para la Formación Toropí/Yupoí fue realizado inicialmente por Francia (2014). Los materiales analizados se encuentran depositados en la colección paleontológica “Dr. Rafael Herbst”, fueron revisados y algunos ejemplares debieron ser reasignados anatómicamente y/o taxonómicamente durante este trabajo. Los nuevos materiales colectados en el campo durante la realización de esta tesis fueron evaluados principalmente en base a descripciones de trabajos previos (Bond *et al.*, 2001; Gasparini y Zurita, 2005; Albino y Carlini, 2008; Francia *et al.*, 2012, 2015; Alcaraz y Francia, 2013; Zacarías *et al.*, 2013; 2014; Francia, 2014; Miño-Boilini, 2016; Cuaranta *et al.*, 2019; Prevosti *et al.*, 2021). Producto de la revisión y de la incorporación de los nuevos materiales se identificaron 45 taxones de mamíferos, de los cuales 10 son megamamíferos herbívoros, 23 mamíferos medianos tanto herbívoros como carnívoros, 7 son mamíferos pequeños tanto omnívoros como carnívoros y solo es micromamífero herbívoro. También se han registrado 4 taxones de reptiles y uno de ave (Tabla 4-1).

### CLASE REPTILIA LAURENTI, 1768

Orden Squamata OPPEL, 1811

Familia Boidae GRAY, 1825

Género *Boa* LINNEAUS, 1758

***Boa constrictor*** LINNEAUS, 1758

Material referido: **CTES-PZ 7351**, 87 fragmentos de vértebras troncales asociadas (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Orden Testudines BATSCH, 1788

Familia Testudinidae BATSCH, 1788

Género *Chelonoidis* FITZINGER, 1835

***Chelonoidis lutzae*** ZACARÍAS, DE LA FUENTE, FERNÁNDEZ Y ZURITA, 2013

Holotipo: **CTES-PZ 7391**, caparazón dorsal y plastrón, escápula derecha e izquierda, coracoides derecho, ambos húmeros y fémures de un individuo subadulto (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

**cf. *Chelonoidis***

Material referido: **CTES-PZ 7491**, placa costal de posición indeterminada, muy silicificada; **CTES-PZ 7490**, una placa neural, dos placas costales, dos periféricas y el acetábulo con la proyección del ilion; **CTES-PZ 7101**, caparazón dorsal (sin región caudal), porción del lóbulo anterior del plastrón y húmero izquierdo; **CTES-PZ 7633**, placa dérmica; **CTES-PZ 7634**, placa dérmica fragmentaria; **CTES-PZ 7635**, placa dérmica (Arroyo Toropí, Miembro Inferior); **CTES-PZ 7636**, 2 placas dérmicas desarticuladas; **CTES-PZ 7781**, fémur y placa neural (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

Familia Emydidae RAFINESQUE, 1815

Género *Trachemys* AGASSIZ, 1857

***Trachemys* cf. *dorbigni***

Material referido: **CTES-PZ 7470**, tres placas periféricas del sector derecho, lóbulo plastral anterior y parte del hipoplastrón muy silicificados (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

**Testudines indet.**

Material referido: **CTES-PZ 7461**, placa del plastrón; **CTES-PZ 7804**, placa neural; **CTES-PZ 7807**, placa neural; **CTES-PZ 7808**, fragmento de placa neural (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

**CLASE AVES** LINNEAUS, 1758

Orden Anseriformes WAGLER, 1831

Familia Anatidae VIGORS, 1825

Subfamilia Anserinae VIGORS, 1825

Material referido: **CTES-PZ 7844**, parte distal de clavícula y parte de un coracoides derecho (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

**CLASE MAMMALIA** LINNAEUS, 1758

Orden Rodentia BOWDICH, 1821

Familia Caviidae FISCHER DE WALDHEIM, 1817

Subfamilia Caviinae MURRAY, 1866

Género *Galea* MEYEN, 1833



**Galea aff. *G. leucoblephara***

Material referido: **CTES-PZ 7471**, maxilar con P4-M3 derechos e izquierdos, parte anterior de ambos arcos cigomáticos e incisivo superior izquierdo asociado; **CTES-PZ 7537**, P4 izquierdo aislado (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Familia Caviidae FISCHER DE WALDHEIM, 1817

Género *Dolichotis* DESMAREST, 1820

***Dolichotis patagonum*** ZIMMERMANN, 1780

Material referido: **CTES-PZ 1591**, paladar incompleto con P4-M3 izquierdos y P4 derecho, hemimandíbula izquierda incompleta (con i1, m1-m2); **CTES-PZ 3558**, fémur izquierdo completo, porción distal de fémur derecho, dos porciones proximales de tibia, porción proximal de húmero; **CTES-PZ 3561**, nueve vértebras caudales y porción proximal de tibia y cabeza de fémur (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Familia Myocastoridae AMEGHINO, 1904

Género *Myocastor* KERR, 1972

***Myocastor* cf. *M. coypus***

Material referido: **CTES-PZ 7592**, M2 derecho aislado; **CTES-PZ 7594**, M2 izquierdo aislado (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Superorden Xenarthra COPE, 1889

Orden Pilosa FLOWER, 1883

Familia Megatheriidae OWEN, 1842

Subfamilia Megatheriinae GILL, 1872

Género *Megatherium* CUVIER, 1972

***Megatherium* sp.**

Material referido: **CTES-PZ 1617**, m1 aislado de individuo juvenil (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

Familia Mylodontidae GILL, 1872

Subfamilia Scelidotheriinae AMEGHINO, 1904

Género *Catonyx* (= *Scelidodon*) AMEGHINO, 1881

***Catonyx tarijensis*** GERVAIS y AMEGHINO, 1880

Material referido: **CTES-PZ 7151** (=7158 Zurita y Lutz, 2002), cráneo completo, faltan arcos cigomáticos y premaxilares (Miembro Inferior); **CTES-PZ 7763**, 13 costillas, 14 vértebras articuladas, cráneo completo con dientes en sus alvéolos, mandíbula completa con dientes en sus alvéolos y huesos del aparato hioideo (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

***Catonyx* sp.**

Material referido: **CTES-PZ 7445** (=7329), hemimandíbula izquierda y porción proximal de húmero; **CTES-PZ 1690**, M4 (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Género *Scelidotherium* OWEN, 1839

***Scelidotherium* sp.**

Material referido: **CTES-PZ 7444**, hemimandíbula izquierda con serie dentaria completa (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Mylodontidae indet.

Material referido: **CTES-PZ 7598**, falange (Arroyo Toropí, Miembro Superior);

**CTES-PZ 7599**, fragmentos de falanges; **CTES-PZ 7600**, molariforme (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Subfamilia Mylodontinae GILL, 1872

Género *Lestodon* GERVAIS, 1855

***Lestodon armatus***

Material referido: **CTES-PZ 7330**, cráneo incompleto (fragmentado a nivel de la región occipital), con mandíbula, dentición inferior y superior, y autopodio del miembro anterior (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

***Lestodon* sp.**

Material referido: **CTES-PZ 1608**, extremo distal de caniniforme superior derecho; **CTES-PZ 1609**, caniniforme superior derecho fracturado (Arroyo Toropí); **CTES-PZ 7370**, fragmento de m4; **CTES-PZ 7371**, fragmento de m4; **CTES-PZ 7595**, caniniforme superior derecho (Arroyo Toropí, Miembro

Inferior); **CTES-PZ 7782**, falange ungueal, carpal, húmero, ulna, fragmentos de costillas; **CTES-PZ 7789**, hemimandíbula izquierda (Arroyo Toropí, Miembro Superior); **CTES-PZ 7790**, hemimandíbula izquierda (El Planchón, Miembro Inferior).

Mylodontinae indet.

Material referido: **CTES-PZ** (23 número de campo), restos muy fragmentarios y osículos dérmicos (Arroyo Toropí, Miembro Inferior); **CTES-PZ 7783**, osículos dérmicos (El Planchón, Miembro Superior).

Orden Cingulata

Familia Glyptodontidae GRAY, 1869

Subfamilia Glyptodontiinae GRAY, 1869

Género *Glyptodon* OWEN, 1838

***Glyptodon* sp.**

Material referido: **CTES-PZ 3577**, 20 osteodermos dorsales y marginales de la coraza dorsal; **CTES-PZ 7506**, un osteoderma aislado; **CTES-PZ 7504**, cuatro osteodermos de la coraza dorsal; **CTES-PZ 7540**, tres osteodermos de la coraza dorsal; **CTES-PZ 7601**, cuatro osteodermos (Arroyo Toropí, Miembro Inferior); **CTES-PZ 1590**, tibia-fíbula, porción proximal de fémur, rótula, cinco falanges, fragmento de coraza desarticulado y resto óseo no determinable; CTES-PZ NVO NUM Asociado al 1590, tres osteodermos cónicos marginales; CTES-PZ NVO NUM 1590 A, fémur, un resto óseo indeterminado; **CTES-PZ 7507**, tres osteodermos cónicos marginales; **CTES-PZ 7505**, dos osteodermos de la coraza dorsal; **CTES-PZ 7508**, un osteoderma latero-marginal de la coraza dorsal; **CTES-PZ 7542**, tres osteodermos (Arroyo Toropí, Miembro Superior)

***Panoctus tuberculatus* OWEN, 1845**

Material referido: **CTES-PZ 7500**, dos vértebras caudales, cúbito, tubo caudal incompleto, dos huesos del autopodio, un osteoderma, fragmento de rama ascendente de hemimandíbula derecha y restos indeterminables (Arroyo Toropí, Miembro Superior).



***Panoctus cf. P. tuberculatus* OWEN, 1845**

Material referido: **CTES-PZ 3573**, fragmento de tubo caudal y cuneiforme; **CTES-PZ 7497**, fragmento de osteodermo; **CTES-PZ 7498**, fragmento marginal de coraza (Arroyo Toropí, Miembro Superior); **CTES-PZ 1597**, fragmento de coraza dorsal y tres restos de vértebras; **CTES-PZ 7382**, 6 osteodermos de la coraza dorsal, del anillo caudal y una falange ungueal; **CTES-PZ 7496**, fragmento de tubo caudal; **CTES-PZ 7363**, fragmento de osteodermo; **CTES-PZ 7499**, fragmento de tubo caudal (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Género *Neosclerocalyptus* PAULA COUTO, 1957

***Neosclerocalyptus paskoensis* ZURITA, 2002**

Material referido: **CTES-PZ 1677**, porción izquierda de cráneo, con molariformes M1-M6 (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

***Neosclerocalyptus cf. N. paskoensis***

Material referido: **CTES-PZ 1593**, tubo caudal, fragmento de coraza desarticulado, fémur izquierdo, hemimandíbula izquierda con molariformes, restos de hemimandíbula derecha y 8 molariformes asociados (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

***Neosclerocalyptus sp.***

Material referido: **CTES-PZ 3574**, **CTES-PZ 3576**, fragmentos de coraza dorsal; **CTES-PZ 1688**, fragmento de coraza desarticulado, dos radios y dos cúbitos (uno incompleto); **CTES-PZ 3587**, fragmento distal de tubo caudal; **CTES-PZ 7469**, fragmento de osteodermos; **CTES-PZ 7501**, fragmento de coraza desarticulado y restos óseos indeterminados; **CTES-PZ 7502**, fragmento de coraza dorsal desarticulado; **CTES-PZ 7503**, fragmento de región anterior de la coraza desarticulado y restos óseos indeterminados; **CTES-PZ 7539**, fragmento del borde la coraza desarticulada; **CTES-PZ 7602**, fragmento de coraza desarticulado, dos falanges, fragmento de diente y restos óseos indeterminados; **CTES-PZ 7603**, un osteodermo aislado; **CTES-PZ 7604**, fragmento de coraza desarticulado; **CTES-PZ 7605**, fragmento de coraza desarticulado (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Familia Pamphathiidae PAULA-COUTO, 1954

Género *Pampatherium* GERVAIS y AMEGHINO, 1880

***Pampatherium typum* AMEGHINO, 1981**

Material referido: **CTES-PZ 7332**, fragmento de coraza desarticulado, con osteodermos fijos y móviles; **CTES-PZ 7517**, un osteoderma aislado; **CTES-PZ 7518**, cinco osteodermos asociados; **CTES-PZ 7544**, un osteoderma; **CTES-PZ 7466**, fragmento de coraza desarticulado; **CTES-PZ 7606**, un osteoderma (Arroyo Toropí, Miembro Inferior); **CTES-PZ 7519**, un osteoderma fijo de la coraza; **CTES-PZ 7372**, fragmento de osteoderma móvil; **CTES-PZ 7373**, osteoderma fijo de la coraza; **CTES-PZ 7374**, fragmento de osteoderma fijo (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

***Pampatherium* sp.**

Material referido: **CTES-PZ 7514**, dos osteodermos (Arroyo Toropí, Miembro Inferior); **CTES-PZ 7515**, un osteoderma (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

Género *Holmesina* SIMPSON, 1930

***Holmesina paulacoutoi* CARTELLE-GUERRA Y MAHECHA-BOHORQUEZ, 1985**

Material referido: **CTES-PZ 7495**, un molariforme, fragmento de coraza desarticulado, porción distal de tibio-fíbula, astrágalo, calcáneo, cuboides, una vértebra y seis falanges (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Familia Dasypodidae BONAPARTE, 1838

Género *Propraopus* AMEGHINO, 1881

***Propraopus grandis* AMEGHINO, 1881**

Material referido: **CTES-PZ 7454**, diez osteodermos fijos y móviles y del tubo caudal; **CTES-PZ 7468**, dos osteodermos fijos; **CTES-PZ 7511**, **CTES-PZ 7512**, fragmentos de corazas desarticulados; **CTES-PZ 7513**, un osteoderma; **CTES-PZ 7607**, dos osteodermos; **CTES-PZ 7366**, un osteoderma fijo (Arroyo Toropí, Miembro Inferior); **CTES-PZ 7541**, un osteoderma; **CTES-PZ 7809**, tres osteodermos; **CTES-PZ 7364**, un osteoderma (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

Familia Chlamyphoridae POCOCK, 1924

Género *Euphractus* WAGLER, 1830

***Euphractus* aff. *E. sexcinctus* LINNAEUS, 1758**



Material referido: **CTES-PZ 1655**, fragmento de coraza desarticulado, calcáneo, radio y porción de cúbito (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

Género *Chaetophractus* FITZINGER, 1871

***Chaetophractus villosus*** (DESMAREST, 1804) FITZINGER, 1871

Material referido: **CTES-PZ 7568**, un osteodermo (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Dasypodidae indet.

Material referido: **CTES-PZ 7361** un osteodermo (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Orden Notoungulata ROTH, 1903

Familia Toxodontidae GERVAIS, 1847

Género *Toxodon* OWEN, 1837

***Toxodon platensis*** OWEN, 1837

Material referido: **CTES-PZ 7637**, m2 izquierdo (Arroyo Toropí, Miembro Inferior); **CTES-PZ 1589**, hemimandíbula izquierda con m2-3; **CTES-PZ 1595**, hemimandíbula izquierda con m1 y m3; I2, P4 derecho, M1 y M3 izquierdos, vértebra cervical y dorsal; **CTES-PZ 7608**, I1 derecho (Arroyo Toropí, Miembro Superior); **CTES-PZ 1563**, húmero derecho, ulna, radio y carpales derechos, vértebra lumbar; **CTES-PZ 1613**, p3 derecho; **CTES-PZ 1614**, p2 derecho; **CTES-PZ 1615**, p4 derecho; **CTES-PZ 1610**, i3 derecho (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

***Toxodon* sp.**

Material referido: **CTES-PZ 7610**, molar inferior; **CTES-PZ 7611**, dos incisivos fragmentados; **CTES-PZ 7612**, incisivo fragmentado; **CTES-PZ 7467**, dos restos de molares; **CTES-PZ** (63 número de campo), epífisis y diáfisis distal de húmero; **CTES-PZ 7784**, hemimandíbula con restos de dientes fragmentado, (Arroyo Toropí, Miembro Superior); **CTES-PZ 7836**, vértebra dorsal y metatarsal; **CTES-PZ 7785**, fémur, metatarsal, fragmento de incisivo, cúbito, atlas, vértebra, fragmento de cintura pélvica; **CTES-PZ 7788**, ulna y epífisis proximal de fémur (El Planchón, Miembro Inferior).

Toxodontidae indet.

Material referido: **CTES-PZ 7614** fragmentos de esmalte de dientes; **CTES-PZ 7616** fragmento de molar superior (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

Orden Litopterna AMEGHINO, 1889

Familia Macraucheniidae GILL, 1872

Género *Macaruchenia* OWEN, 1840

***Macrauchenia cf. M. patachonica*** OWEN, 1840

Material referido: **CTES-PZ 1695**, incisivo superior (Arroyo Toropí, Miembro Inferior); **CTES-PZ 7764**, 2 metápodos, porción de astrágalo y restos fragmentarios; **CTES-PZ 7816**, epífisis proximal de fémur y rótula, articulados (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

Orden Cetartiodactyla Montgelard *et al.* 1997

Familia Camelidae GRAY, 1821

Género *Hemiauchenia* GERVAIS Y AMEGHINO, 1880

***Hemiauchenia paradoxa*** GERVAIS Y AMEGHINO, 1880

Material referido: **CTES-PZ 7592**, hemimandíbula izquierda incompleta con restos de la serie dentaria p3, p4, m1, m2 y m3 (Arroyo Toropí, Miembro Inferior); **CTES-PZ 7593**, cuboides derecho (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

Suborden Suina GRAY, 1868

Familia Tayassuidae PALMER, 1827

Género *Tayassu* FISCHER, 1814

***Tayassu pecarí*** LINK, 1795

Material referido: **CTES-PZ 1599**, P2 izquierdo; **CTES-PZ 1603**, P3, P4 y M3 derechos; **CTES-PZ 3562**, p2, p3 y p4 derechos (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

***Tayassu sp.***

Material referido: **CTES-PZ 7617**, restos de dientes asociados (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Suborden Ruminantia SCOPOLI, 1777



Familia Cervidae GRAY, 1821

Género *Morenelaphus* CARETTE, 1922

***Morenelaphus lujanensis*** AMEGHINO, 1888

Material referido: **CTES-PZ 7369**, asta derecha completa (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

***Morenelaphus* sp.**

Material referido: **CTES-PZ 1605**, pedúnculo de asta derecha (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

Género *Mazama* RAFINESQUE, 1817

**cf. *Mazama* sp.**

Material referido: **CTES-PZ 7485**, porción proximal de asta, con roseta parcial. (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

Género *Hippocamelus* LEUCKART, 1816

***Hippocamelus sulcatus*** AMEGHINO, 1888

Material referido: **CTES-PZ 7494**, cráneo incompleto con ambas astas, hemimandíbula derecha con p2-m3, porción de maxilar izquierdo con M1-M3, 5 vértebras cervicales, 2 fragmentos de costillas, porción de escápula izquierda, húmero izquierdo incompleto proximalmente, ambos cúbitos y radios (el izquierdo incompleto distalmente), carpales, ambos metacarpos, cuatro sesamoideos del metacarpo izquierdo, parte distal de la tibia izquierda, astrágalo izquierdo, calcáneo izquierdo, cuboideo navicular izquierdo, metatarso izquierdo, tres falanges (falange I, falange II y falange III) (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

**Cervidae indet.**

Material referido: **CTES-PZ 3639**, porción proximal de asta (El Planchón, Miembro Inferior); **CTES-PZ 7620**, porción proximal de asta (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Orden Perissodactyla OWEN, 1848

Familia Equidae GRAY, 1821

Subfamilia Equinae GRAY, 1821

Género *Hippidion* OWEN, 1869



***Hippidion* sp.**

Material referido: **CTES-PZ 7538**, P3 izquierdo; **CTES-PZ 7623**, P3 derecho (Arroyo Toropí, Miembro Inferior); **CTES-PZ 7624**, fragmento de molariforme superior y fragmento distal de p2 izquierdo (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

Género *Equus* LINNAEUS, 1758

Subgénero *Equus (Amerhippus)* HOFFSTETTER, 1950

***Equus (Amerhippus) cf. E. (A.) neogeus***

Material referido: **CTES-PZ 7622**, molariforme superior y p3 derecho; **CTES-PZ 7639**, molar superior izquierdo (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Orden Proboscidea ILLIGER, 1811

Familia Gomphoteriidae CABRERA, 1929

Género *Notiomastodon* CABRERA, 1929

***Notiomastodon platensis***

Material referido: **CTES-PZ 7625**, **CTES-PZ 7627**, **CTES-PZ 7628**, **CTES-PZ 7630**, **CTES-PZ 7815**, fragmentos de molares; **CTES-PZ 7473**, m2 derecho; **CTES-PZ 776**, apófisis neural de vertebra dorsal, dos molares, hemimandíbula con dos molares, fragmentos de defensa, escápula, fragmentos de costillas, fragmento de base cráneo (Arroyo Toropí, Miembro Inferior); **CTES-PZ 7629**, fragmentos de molares no asociados; **CTES-PZ 7631**, carpales asociados; **CTES-PZ** (70 número de campo), fragmento de defensa; **CTES-PZ 7817**, molar (Arroyo Toropí, Miembro Superior); **CTES-PZ 1672**, porción distal de defensa (incisivo superior); **CTES-PZ 1674**, porción distal de defensa; **CTES-PZ 1686**, hemimandíbula izquierda con parte de la sínfisis y molar; **CTES-PZ 1673**, molar incompleto; **CTES-PZ 7474**, molar derecho; **CTES-PZ 7159**, fragmentos de defensa izquierda casi completa (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

Orden Carnívora BODWICH, 1821

Familia Felidae FISCHER DE WALDHEIM, 1817

Género *Panthera* OKEN, 1816

***Panthera onca* LINNAEUS, 1758**

Material referido: **CTES-PZ 1694**, porción alveolar de hemimandíbula izquierda con el c, p3, p4 y m1, falange II y una vértebra lumbar (Arroyo Toropí, Miembro Inferior).

Subfamilia Machairodontinae GILL 1872

Género *Smilodon* LUND 1842

***Smilodon populator*** LUND 1842

Material referido: **CTES-PZ 7632**, hueso escafolunar derecho (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

Género *Leopardus* GRAY, 1842

***Leopardus pardalis*** LINNAEUS, 1758

Material referido: **CTES-PZ 7780**, fragmento de la mandíbula derecha con los p2-m1 y un fragmento del maxilar izquierdo con el P4-M1 (Arroyo Toropí, Miembro Superior).

TAXON	Fm. Toropí/Yupoí	Fm. Río Bermejo
<b>CLASE ACTINOPTERYGII</b>		
<b>Orden Synbranchiforme</b>		
<b>Familia Synbranchidae</b>		
<i>cf. Synbranchus marmoratus</i>	-	X
<b>CLASE REPTILIA</b>		
<b>Familia Boidae</b>		
<i>Boa constrictor</i>	X	-
<b>Familia Testudinidae</b>		
<i>Chelonoidis lutzae</i>	X	-
<i>Chelonoidis</i> sp.	X	-
<i>Trachemys</i> cf. <i>T. dorbigni</i>	X	-
Testudines indet.	X	-
<b>CLASE AVES</b>		
<b>Orden Anseriformes</b>		
<b>Familia Anatidae</b>		
Anatidae indet.	X	
<b>CLASE MAMMALIA</b>		
<b>Superorden Xenarthra</b>		
<b>Orden Pilosa</b>		
<b>Familia Megatheriidae</b>		
<i>Megatherium</i> sp.	X	X
<b>Familia Scelidotheriinae</b>		
<i>Catonyx tarijensis</i>	X	-
<i>Scelidotherium leptcephalum</i>	-	X
<i>Scelidotherium</i> sp.	X	-
Myodontidae indet.	X	X
<b>Subfamilia Myodontinae</b>		
<i>Lestodon</i> cf. <i>L. armatus</i>	X	-
<i>Lestodon</i> sp.	X	-
<i>Myodontinae</i> indet.	X	-
<b>Orden Cingulata</b>		
<b>Familia Glyptodontidae</b>		
<i>Glyptodon</i> sp.	X	X
<i>Panoctus tuberculatus</i>	X	-
<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	X	X
<i>Neosclerocalyptus</i> cf. <i>N. paskoensis</i>	X	-
<i>Neosclerocalyptus</i> sp.	X	X
Glyptodontidae indet.	X	X
<b>Familia Pampatheriidae</b>		
<i>Pampatherium typum</i>	X	X
<i>Pampatherium</i> sp.	X	X
<i>Holmesina paulaocutoi</i>	X	X
<i>Holmesina</i> sp.	-	X
Pampatheriidae indet.	-	X

<b>Familia Dasypodidae</b>		
<i>Propraopus grandis</i>	X	-
<i>Propraopus sp.</i>	-	X
<b>Familia Chlamyphoridae</b>		
<i>Euphractus aff. E. sexcinctus</i>	X	-
<i>Chaetophractus villosus</i>	X	X
Dasypodidae indet.	X	X
<b>Orden Rodentia</b>		
<b>Familia Caviidae</b>		
<i>Galea aff. G. leucoblephara</i>	X	-
<b>Familia Caviidae</b>		
<i>Dolichotis patagonum</i>	X	-
<b>Familia Myocastoridae</b>		
<i>Myocastor cf. M. coypus</i>	X	-
<b>Orden Notoungulata</b>		
<b>Familia Toxodontidae</b>		
<i>Toxodon platensis</i>	X	-
<i>Toxodon sp.</i>	X	X
Toxodontidae indet.	X	-
<b>Orden Litopterna</b>		
<b>Familia Macraucheniidae</b>		
<i>Macrauchenia cf. M. patachonica</i>	X	-
<b>Orden Cetartiodactyla</b>		
<b>Familia Camelidae</b>		
<i>Hemiauchenia paradoxa</i>	X	X
<i>Hemiauchenia sp.</i>	-	X
<i>Lama guanicoe</i>	-	X
<i>Lama sp.</i>	-	X
Camelidae indet.	-	X
<b>Familia Tayassuidae</b>		
<i>Tayassu pecarí</i>	X	-
<i>Tayassu sp.</i>	X	-
<b>Familia Cervidae</b>		
<i>Morenelaphus lujanensis</i>	X	X
<i>Morenelaphus sp.</i>	X	-
cf. <i>Morenelaphus sp.</i>	-	X
cf. <i>Mazama sp.</i>	X	-
<i>Hippocamelus sulcatus</i>	X	-
Cervidae indet.	X	X
<b>Orden Perissodactyla</b>		
<b>Familia Equidae</b>		
<i>Hippidion sp.</i>	X	-
<i>Equus (Amerhippus) cf. E. (A.) neogeus</i>	X	-
<b>Familia Tapiridae</b>		
<i>Tapirus sp.</i>	X	-

<b>Orden Proboscidea</b>		
<b>Familia Gomphoteriidae</b>		
<i>Notiomastodon platensis</i>	X	-
Gomphoteriidae indet.	-	X
<b>Orden Carnívora</b>		
<b>Familia Felidae</b>		
<i>Panthera onca</i>	X	X
<i>Smilodon populator</i>	X	-
<i>Leopardus pardalis</i>	X	-
<b>Familia Canidae</b>		
<i>Procyon cf. P. troglodytes</i>	-	X
<b>Familia Procyonidae</b>		
<i>Procyon cancrivorus</i>	-	X
Carnívora indet.	-	X
<b>TOTAL</b>	<b>48</b>	<b>30</b>

Tabla 4-1. Representación taxonómica de las formaciones Río Bermejo y Toropí/Yupoí, indicando presencia (x) ausencia (-) de taxones en cada una de ellas.



A dark blue vertical bar is on the left side of the page. A blue arrow points to the right from the bar, positioned horizontally across the middle of the page.

# CAPÍTULO 5

## RESULTADOS Y DISCUSIONES

Several thin, curved lines in shades of blue and grey originate from the bottom left corner and curve upwards and to the right, creating a decorative graphic element.

Lic. Méndez, Cecilia R.

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE



## **RESULTADOS Y DISCUSIONES**

### **CÁLCULO DEL NÚMERO DE RESTOS RECUPERADOS (NR)**

#### **REPRESENTACIÓN ANATÓMICA Y TAXONÓMICA**

##### ***Formación Río Bermejo***

Se contabilizaron 964 restos provenientes de los tres NF que se registraron en la Formación Río Bermejo. El 92,74% (NR=894) son ejemplares identificables (Ei); de los cuales 585 corresponden a fragmentos de corazas articulados y osteodermos aislados y/o asociados pertenecientes a Cingulata. El 7,26% (NR=70) restante corresponde a fragmentos indeterminables anatómicamente (Fi).

En el NF 1 se registraron 11 elementos esqueléticos; de los cuales el 81,81% (Ei=9) son restos identificables tanto taxonómica como anatómicamente, mientras que el 18,18% (Fi=2) no pudieron ser identificados anatómicamente. En el NF 2 se recuperaron 811 elementos esqueléticos; de los cuales el 93,09% (Ei=755) fueron identificados taxonómica y anatómicamente, y el 6,91% (Fi=56) fueron fragmentos indeterminables. Del NF3 se recuperaron 142 elementos esqueléticos; de los cuales 91,54% (Ei=130) se identificaron taxonómica y anatómicamente y el restante 8,45% (Fi=12) fueron fragmentos indeterminables.

##### ***Formación Toropí/Yupoí***

En total se contabilizan 1008 restos. El 88% (NR=887) son ejemplares identificables taxonómica y anatómicamente (Ei); de estos, 297 corresponden a fragmentos de corazas y osteodermos aislados y/o asociados pertenecientes a Cingulata, y 20 corresponden a fragmentos de caparazón y/o osteodermos de Testudinidae. El 12% (NR=121) restante corresponde a fragmentos indeterminables anatómicamente (Fi).

En Arroyo Toropí se recuperaron 588 elementos esqueléticos en el Miembro Inferior; de ellos el 85,71% (Ei=504) fueron identificados taxonómica y anatómicamente. El 14,29% (Fi=84) restante corresponde a restos indeterminables. En el Miembro Superior, se recuperaron 350

elementos; con un 96% (Ei=336) identificados taxonómica y anatómicamente y el 4% (Fi=14) restante son restos indeterminables.

En el Miembro Inferior de El Planchón se recuperaron 40 restos; de los cuales el 67,5% (Ei=27) fue identificado. El 32,5% (Fi=13) restante son restos indeterminados. Para el Miembro Superior fueron recuperados 30 restos; de los cuales el 66,67% (Ei= 20) fue identificado taxonómica y anatómicamente. Los indeterminables 33,33% (Fi=10) restante.

Los valores obtenidos de restos de osteodermos, tubos caudales y/o fragmentos de corazas de cingulados, y placas o fragmentos de caparazones de testudines para ambas localidades y miembros se encuentran en la Tabla 5-1.

Localidad	Arroyo Toropí		El Planchón	
	Miembro Inferior	Miembro Superior	Miembro Inferior	Miembro Superior
<b>Miembro</b>				
<b>Cingulados (Corazas)</b>	206	95	3	-
<b>Testudinidae (Caparazón)</b>	14	2	3	2
<b>Total</b>	<b>220</b>	<b>97</b>	<b>6</b>	<b>2</b>

Tabla 5-1. Número de osteodermos, tubos caudales y/o fragmentos de corazas de cingulados, y placas o fragmentos de caparazones de testudines registrados en los NF identificados en la Formación Toropí/Yupoí en las localidades de Arroyo Toropí y El Planchón, discriminado por miembros.

El alto porcentaje de restos identificados anatómicamente en cada uno de los miembros evaluados en las dos localidades bajo estudio, permite sugerir que, en general, los restos recuperados de la Formación Toropí/Yupoí presentan buen estado de preservación.

### **Formación Río Bermejo**

#### **Número de especímenes identificados por taxón (NEIT) y número mínimo de elementos esqueléticos (NME)**

A partir de los ejemplares identificados en los tres NF estudiados, se evaluaron los valores de NEIT y NME (Tabla 5-2). Mediante la comparación de ambos valores en los NF 2 y 3 se puede observar que para los cingulados el NEIT es muy elevado, en tanto que el NME es mucho menor. Esto se debe a la sobrerrepresentación que se genera al contar los osteodermos y/o fragmentos de corazas de los cingulados independientemente. Caso similar ocurre con los cérvidos, en los que la fragmentación de las astas también aumenta el valor de NEIT. Para el resto de los órdenes

registrados los valores de NEIT y NME son muy próximos entre sí, indicando que los elementos esqueléticos poseen en general un bajo grado de rotura.

Taxa	NF 1		NF 2		NF 3	
	NEIT/%	NME/%	NEIT/%	NME/%	NEIT/%	NME/%
<b>Orden Cingulata</b>						
<b>Familia Pampatheriidae</b>						
<i>Pampatherium</i> sp.	8/88,9	2/66,67	75/10,79	59/20,49	15/11,81	4/5,26
<i>Pampatherium typum</i>	-	-	198/28,49	44/15,28	15/11,81	1/1,32
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	-	-	95/13,67	4/1,39	-	-
<i>Holmesina</i> sp.	-	-	-	-	2/1,57	2/2,63
Pampatheriidae indet.	-	-	23/3,31	5/1,74	-	-
<b>Familia Glyptodontidae</b>						
<i>Glyptodon</i> sp.	-	-	39/5,61	19/6,60	3/2,36	3/3,95
<i>Neosclerocalyptus</i> sp.	-	-	82/11,80	29/10,07	36/28,35	12/15,79
<i>Neosclerocalyptus</i> cf. <i>N. paskoensis</i>	1/11,11	1/33,33	-	-	-	-
Glyptodontidae indet.	-	-	55/7,91	18/6,25	2/1,57	2/2,63
<b>Familia Dasypodidae</b>						
<i>Propraopus</i> sp.	-	-	18/2,59	7/2,43	3/2,36	1/1,32
<i>Chaetophractus</i> sp.	-	-	-	-	1/0,79	1/1,32
Dasypodidae indet.	-	-	2/0,29	1/0,35	-	-
<b>Orden Pilosa</b>						
<b>Familia Megatheriidae</b>						
<i>Megatherium</i> sp.	-	-	1/0,14	1/0,35	-	-
<b>Familia Scelidotheriinae</b>						
Mylodontidae indet.	-	-	1/0,14	1/0,35	-	-
<i>Scelidotherium</i> sp.	-	-	-	-	14/11,02	14/18,42
<b>Orden Cetartiodactyla</b>						
<b>Familia Cervidae</b>						
<i>Morenelaphus</i> sp.	-	-	7/1,01	7/2,43	3/2,36	3/3,95
cf. <i>Morenelaphus lujanensis</i>	-	-	-	-	2/1,57	2/2,63
Cervidae indet.	-	-	-	-	2/1,57	2/2,63
<b>Familia Camelidae</b>						
<i>Lama guanicoe</i>	-	-	-	-	3/2,36	3/3,95
<i>Lama</i> sp.	-	-	1/0,14	1/0,35	-	-
<i>Hemiauchenia</i> sp.	-	-	1/0,14	1/0,35	-	-
<i>Hemiauchenia paradoxa</i>	-	-	4/0,58	4/1,39	16/12,60	16/21,05
Camelidae indet.	-	-	8/1,15	7/2,43	-	-
Cetartiodactyla indet.	-	-	25/3,60	25/8,68	8/6,30	8/10,53
<b>Orden Notoungulata</b>						
<b>Familia Toxodontidae</b>						
<i>Toxodon</i> sp.	-	-	5/0,72	5/1,74	-	-
Toxodontidae indet.	-	-	1/0,14	1/0,35	-	-
<b>Orden Carnívora</b>						
<b>Familia Felidae</b>						
<i>Panthera onca</i>	-	-	4/0,58	4/1,39	-	-
<b>Familia Canidae</b>						
<i>Procyon</i> cf. <i>P. troglodytes</i>	-	-	-	-	1/0,79	1/1,32
<i>Procyon cancrivorus</i>	-	-	1/0,14	1/0,35	-	-
Carnívora indet.	-	-	1/0,14	1/0,35	-	-
<b>Orden Proboscidea</b>						
<b>Familia Gomphotheriidae</b>						
Gomphotheriidae indet.	-	-	7/1,01	2/0,69	1/0,79	1/1,32
Mammalia indet.	-	-	10/1,44	10/3,47	-	-
<b>Orden Synbranchiformes</b>						
<b>Familia Synbranchidae</b>						
<i>Synbranchus marmoratus</i>	-	-	31/4,46	31/10,76	-	-
<b>TOTAL</b>	<b>9/100</b>	<b>3/100</b>	<b>695/100</b>	<b>288/100</b>	<b>12/100</b>	<b>76/100</b>

Tabla 5-2. Número de especímenes identificados para cada taxón (NEIT) y número de elementos esqueléticos identificados para cada taxón (NME) en total y en cada uno de los NF.

Se registra una alta diversidad taxonómica de mamíferos (32 taxones); a su vez es importante resaltar la diversidad de las diferentes familias de Cingulata representadas (Méndez *et al.*, 2017). Si bien en los NF 2 y 3 se registran los mismos taxones, estos varían en sus porcentajes. El NF 1 solo cuenta con dos representantes de Cingulata. Los notoungulados y los peces Synbranchiformes solo se registraron en el NF 2.

Para la asociación de la Formación Río Bermejo se obtuvo un NME=367. En el NF 1 se obtuvo un NME=3, mientras que en los NF 2 y 3, los NME son 288 y 76 respectivamente. En la Tabla 5-3 se presenta un listado de la representación anatómica obtenida en cada uno de los NF analizados.

Elemento Anatómico		NF 1	NF 2	NF 3
Cráneo	Diente aislado	-	37	7
	Maxilar	-	2	1
	Mandíbula	1	10	6
	Asta	-	2	3
	Cráneo/Frag. Cráneo	-	4	5
Elementos axiales/cinturas	Vértebra indet.	-	49	3
	Atlas	-	1	-
	Sacro	-	-	-
	Costilla	-	16	2
	Escápula	-	2	-
Elementos del estilopodio	Pelvis	-	2	-
	Húmero	-	6	-
Elementos del zeugopodio	Fémur	-	5	1
	Radio	-	-	3
	Ulna	-	3	-
	Tibia	-	1	1
	Fíbula	-	1	1
Elementos del autopodio	Rótula	-	-	-
	Calcáneo	-	2	-
	Astrágalo	-	1	1
	Elem. del carpo/tarso	-	41	14
	Falange	-	31	6
Otros	Fragmentos de Corazas	2	65	17
	Osteodermos aislados	-	1	1
	Tubo caudal	-	3	4
	Defensa	-	1	-
	Diáfisis indet.	-	1	-
	Epífisis indet.	-	1	-
<b>Total</b>		<b>3</b>	<b>288</b>	<b>76</b>

Tabla 5-3. Representación anatómica total (NME) y de cada uno de los NF analizados discriminado por elementos anatómicos.

### **Número mínimo de individuos (NMI)**

Se evaluó un NMI de 144 individuos para la asociación. Se destaca que, debido a que los hallazgos en esta formación presentaban una amplia distribución espacial se optó por considerar a cada ejemplar colectado como un único individuo (Méndez *et al.*, 2017) (Tabla 5-4).

Taxa	NMI Total/%	NMI/% Nivel 1	NMI/% Nivel 2	NMI/% Nivel 3
<i>Pampatherium</i> sp.	9/6,25	1/50	6/5,61	2/5,71
<i>Pampatherium typum</i>	8/5,56	-	7/6,54	1/2,86
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	3/2,08	-	3/2,80	-
<i>Holmesina</i> sp.	2/1,39	-	-	2/5,71
Pampatheriidae indet.	4/2,78	-	4/3,74	-
<i>Glyptodon</i> sp.	17/11,81	-	14/13,08	3/8,57
<i>Neosclerocalyptus</i> sp.	27/18,75	-	18/16,82	9/25,71
<i>Neosclerocalyptus</i> cf. <i>N. paskoensis</i>	1/0,69	1/50	-	-
Glyptodontidae indet.	16/11,11	-	14/13,08	2/5,71
<i>Propraopus</i> sp.	4/2,78	-	3/2,80	1/2,86
<i>Chaetophractus</i> sp.	1/0,69	-	-	1/2,86
Dasyopodidae indet.	1/0,69	-	1/0,93	-
<i>Megatherium</i> sp.	1/0,69	-	1/0,93	-
Mylodontidae indet.	1/0,69	-	1/0,93	-
<i>Scelidothorium</i> sp.	1/0,69	-	-	1/2,86
<i>Morenelaphus</i> sp.	4/2,78	-	3/2,80	1/2,86
cf. <i>Morenelaphus lujanensis</i>	1/0,69	-	-	1/2,86
Cervidae indet.	2/1,39	-	-	2/5,71
<i>Lama guanicoe</i>	3/2,08	-	-	3/8,57
<i>Lama</i> sp.	1/0,69	-	1/0,93	-
<i>Hemiauchenia</i> sp.	1/0,69	-	1/0,93	-
<i>Hemiauchenia paradoxa</i>	2/1,39	-	1/0,93	1/2,86
Camelidae indet.	2/1,39	-	2/1,87	-
Cetartiodactyla indet.	11/7,64	-	8/7,48	3/8,57
<i>Toxodon</i> sp.	3/2,08	-	3/2,80	-
Toxodontidae indet.	2/1,39	-	2/1,87	-
<i>Panthera onca</i>	1/0,69	-	1/0,93	-
<i>Procyon</i> cf. <i>P. troglodytes</i>	1/0,69	-	-	1/2,86
<i>Procyon cancrivorus</i>	1/0,69	-	1/0,93	-
Carnivora indet.	1/0,69	-	1/0,93	-
Gomphoteriidae indet.	3/2,08	-	2/1,87	1/2,86
Mammalia indet.	3/2,08	-	3/2,80	-
<i>Synbranchus marmoratus</i>	6/4,17	-	6/5,61	-
<b>TOTAL</b>	<b>144/100</b>	<b>2/100</b>	<b>107/100</b>	<b>35/100</b>

Tabla 5-4. Número mínimo de individuos por taxón obtenido en total (NMI/%NMI) y en cada NF.

### **Formación Toropí/Yupoí**

#### **Número de especímenes identificados por taxón (NEIT) y número mínimo de elementos esqueléticos (NME)**

A partir del número total de ejemplares registrados en cada miembro de las dos localidades bajo estudio de la Formación Toropí/Yupoí, se elaboró un listado con los valores de NEIT y NME. Al igual que en la asociación de la Formación Río Bermejo, los valores de NEIT y NME son muy próximos entre sí, indicando en general un bajo grado de fracturación y buena preservación de los restos. Los cingulados y testudines presentaron valores de NEIT elevados y el NME es mucho menor (Tabla 5-5).

Localidad	Arroyo Toropí				EL Planchón			
	Formación Toropí/Yupoí		M. Superior		M. Inferior		M. Superior	
TAXON	NEIT/%	NME/%	NEIT/%	NME/%	NEIT/%	NME/%	NEIT	NME
<b>Orden Reptilia</b>								
<b>Familia Boidae</b>								
<i>Boa constrictor</i>	87/17,40	87/27,53	-	-	-	-	-	-
<b>Familia Testudinidae</b>								
<i>Chelonoidis lutzae</i>	9/1,80	9/2,85	-	-	-	-	-	-
<i>Chelonoidis</i> cf. <i>Ch. lutzae</i>	3/0,60	3/0,95	3/1,01	2/1,13	-	-	-	-
<i>Trachemys</i> cf. <i>T. dorbigni</i>	8/1,60	1/0,32	-	-	-	-	-	-
Testudines indet.	2/0,40	2/0,63	-	-	16/42,11	3/12	2/10,53	1/5,56
<b>Orden Aves</b>								
<b>Familia Anseriformes</b>								
Anserinae indet.	2/0,40	2/0,63	-	-	-	-	-	-
<b>Orden Rodentia</b>								
<b>Familia Caviidae</b>								
<i>Galea</i> aff. <i>G. leucoblephara</i>	3/0,60	3/0,95	-	-	-	-	-	-
<i>Dolichotis patagonum</i>	24/5	24/8	4/1,35	4/2,26	-	-	-	-
<i>Myocastor</i> cf. <i>M. coypus</i>	2/0,40	2/2,63	14/4,73	14/7,91	-	-	-	-
Rodentia Indet.	44/8,80	43/13,61	0	0	-	-	-	-
<b>Orden Pilosa</b>								
<b>Familia Megatheriidae</b>								
<i>Megatherium</i> sp.	-	-	1/0,34	1/0,56	-	-	-	-
<b>Familia Scelidotheriinae</b>								
<i>Catonyx tarijensis</i>	-	-	66/22,63	31/17,51	-	-	-	-
<i>Catonyx</i> sp.	16/3,20	16/5,06	-	-	-	-	-	-
<i>Scelidothidium leptoccephalum</i>	3/0,60	3/0,95	-	-	-	-	-	-
Mylodontidae indet.	11/2,20	10/3,16	2/0,68	2/1,13	-	-	-	-
<i>Lestodon</i> cf. <i>L. armatus</i>	-	-	22/7,43	22/12,43	-	-	14/73,68	14/77,78
<i>Lestodon</i> sp.	3/1	3/1	1/0,34	1/0,56	8/21,05	8/32	-	-
<b>Orden Cingulata</b>								
<b>Familia Glyptodontidae</b>								
<i>Glyptodon</i> sp.	39/7,80	7/2,22	21/7,09	14/7,91	-	-	-	-
<i>Panoctus tuberculatus</i>	-	-	11/3,72	7/3,95	-	-	-	-
<i>Panoctus</i> cf. <i>P. tuberculatus</i>	13/2,60	6/1,90	4/1,35	3/1,69	-	-	-	-
<i>Neosclerocalyptus</i> cf. <i>N. paskoensis</i>	11/2,20	6/1,90	-	-	-	-	-	-
<i>Neosclerocalyptus</i> sp.	118/23,6	15/4,75	-	-	-	-	-	-
Glyptodontidae indet.	1/0,20	1/0,32	4/1,35	4/2,26	-	-	-	-
<b>Familia Pampatheriidae</b>								
<i>Pampatherium typum</i>	13/2,60	5/1,58	1/0,34	1/0,56	-	-	-	-
<i>Pampatherium</i> sp.	2/0,40	1/0,32	2/0,68	2/1,13	-	-	-	-
<i>Holmesina paulaocotoi</i>	-	-	57/19,26	17/9,60	-	-	-	-
<b>Familia Dasypodidae</b>								
<i>Propraopus grandis</i>	20/4	3/0,95	17/5,74	2/1,13	-	-	-	-
<i>Propraopus</i> sp.	-	-	-	-	1/2,93	1/4	0	0
<i>Euphractus</i> aff. <i>E. sexcinctus</i>	-	-	18/6,08	4/2,26	-	-	-	-
<i>Chaetophractus villosus</i>	1/0,20	1/0,32	-	-	-	-	-	-
Xenarthra indet.	-	-	2/0,68	2/1,13	-	-	-	-
<b>Orden Notoungulata</b>								
<b>Familia Toxodontiidae</b>								
<i>Toxodon platensis</i>	2/0,40	2/0,63	2/0,68	1/0,56	-	-	-	-
<i>Toxodon</i> sp.	3/0,60	1/0,32	9/3,04	9/5,08	12/31,58	12/48	0	0
Toxodontidae indet.	-	-	1/0,34	1/0,56	-	-	-	-
<b>Orden Litopterna</b>								
<b>Familia Macraucheniidae</b>								
<i>Macrauchenia</i> cf. <i>M. patachonica</i>	-	-	6/2,03	5/2,82	-	-	-	-
<b>Familia Camelidae</b>								
<i>Hemiauchenia paradoxa</i>	1/0,20	1/0,32	1/0,34	1/0,56	-	-	-	-
<b>Familia Tayassuidae</b>								
<i>Tayassu pecarí</i>	-	-	7/2,36	7/3,95	-	-	-	-
<b>Orden Cetartiodactyla</b>								
<b>Familia Cervidae</b>								
<i>Morenelaphus</i> sp.	-	-	1/0,34	1/0,56	-	-	-	-
<i>Mazama</i> sp.	-	-	1/0,34	1/0,56	-	-	-	-



Continuación Tabla 5-5								
<i>Hippocamelus sulcatus</i>	29/5,80	29/9,18	-	-	-	-	-	-
Cervidae indet.	-	-	2/0,68	2/1,13	-	-	-	-
<b>Orden Perissodactyla</b>								
<b>Familia Equidae</b>								
<i>Hippidion</i> sp.	3/0,60	3/0,95	2/0,68	2/1,13	-	-	-	-
<i>Equus (Amerhippus)</i> cf. <i>E. (A.) neogeus</i>	3/0,60	3/0,95	-	-	-	-	-	-
<b>Familia Tapiridae</b>								
<i>Tapirus</i> sp.	1/0,20	1/0,32	-	-	-	-	-	-
<b>Orden Proboscidea</b>								
<b>Familia Gomphoteriidae</b>								
<i>Notiomastodon platensis</i>	4/0,80	4/1,27	5/1,69	5/2,82	-	-	-	-
<i>Notiomastodon</i> sp.	16/3,20	16/5,06	2/0,68	2/1,13	1/2,63	1/4	3/16	3/16,67
<b>Orden Carnivora</b>								
<b>Familia Felidae</b>								
<i>Panthera onca</i>	3/0,60	3/0,95	-	-	-	-	-	-
<i>Smilodon populator</i>	-	-	1/0,34	1/0,56	-	-	-	-
<i>Leopardus pardalis</i>	-	-	3/1,01	3/1,69	-	-	-	-
Mammalia indet.	-	-	3/1,01	3/1,69	-	-	-	-
<b>TOTAL</b>	<b>500/100</b>	<b>316/100</b>	<b>296/100</b>	<b>177/100</b>	<b>38/100</b>	<b>25/100</b>	<b>19/100</b>	<b>18/100</b>

Tabla 5-5. Número de especímenes identificados para cada taxón (NEIT) y número de elementos esqueléticos identificados para cada taxón (NME) en cada miembro de cada una de las localidades de la Formación Toropí/Yupoí.

Si bien los restos de mamíferos predominan, también hay un elevado registro de reptiles, que están presentes en las dos localidades y en ambos miembros (Tabla 5-5). Entre los mamíferos, los más diversos son los correspondientes de Cingulata, con 13 taxones distribuidos en 3 familias. Los reptiles se encuentran representados por los Testudiniidae con 3 taxones y los Boidae con un taxón. Por otro lado, las aves están representadas solo por un taxón de Anserinae).

Para la asociación de la Formación Toropí/Yupoí se obtuvo un NME total de 536 (Tabla 5-6). En Arroyo Toropí se obtuvo un NME=316 en el Miembro Inferior y un NME=177 para el Miembro Superior. Por otro lado, la localidad de El Planchón presentó un NME=25 en el Miembro Inferior y un NME=18 en el Miembro Superior.

Localidad		Total	Arroyo Toropí		El Planchón	
Miembro de la formación		Fm. Toropí/Yupoí	M. Inferior	M. Superior	M. Inferior	M. Superior
<b>Elemento anatómico</b>						
<b>Cráneo</b>	Diente aislado	61	28	30	2	1
	Maxilar	4	4	-	-	-
	Mandíbula	23	11	11	-	1
	Asta	4	1	3	-	-
	Cartílago faríngeo	1	-	1	-	-
	Cráneo/Frag. Cráneo	9	5	4	-	-
<b>Elementos axiales/cinturas</b>	Vértebra indet.	173	127	31	3	12
	Atlas	2	-	1	1	-
	Sacro	-	-	-	-	-
	Costilla	22	7	13	1	1
	Escápula	5	5	-	-	-
	Clavícula	1	1	-	-	-

Continuación Tabla 5-6						
	Coracoides	2	2	-	-	-
	Pelvis	5	2	2	1	-
<b>Elementos del estilopodio</b>	Húmero	8	7	-	1	-
	Fémur	18	10	6	2	-
<b>Elementos del zeugopodio</b>	Radio	4	1	2	1	-
	Ulna	8	2	3	3	-
	Fémur	18	10	6	2	-
	Tibia	11	8	1	1	1
	Fíbula	3	3	-	-	-
	Rótula	2	-	2	-	-
<b>Elementos autopodio</b>	Calcáneo	11	9	2	-	-
	Astrágalo	9	6	3	-	-
	Elem. del carpo/tarso	54	20	32	2	-
	Falange	27	13	10	4	-
<b>Otros</b>	Fragm. de Coraza	32	21	10	1	-
	Osteodermos aislados	12	8	4	-	-
	Caparazón	8	5	1	1	1
	Placas aisladas	4	2	-	2	-
	Defensa	5	3	1	-	1
	Diáfisis	2	-	2	-	-
	Epífisis	1	1	-	-	-
	Tubo caudal	6	4	2	-	-
<b>TOTAL NME</b>		<b>537</b>	<b>316</b>	<b>177</b>	<b>26</b>	<b>18</b>

Tabla 5-6. Representación anatómica total (NME) y de cada uno de los miembros analizados en cada localidad de la Formación Toropí/Yupoí discriminado por elementos anatómicos.

Se destaca el abundante registro de fragmentos de corazas, osteodermos aislados y/o asociados que aumentan considerablemente los valores de la muestra (Francia *et al.*, 2015; Méndez *et al.*, 2017). En este sentido, las corazas de los Cingulata son los elementos mejor representados de cada individuo de este grupo, y cada coraza está compuesta por cientos a miles de osteodermos. Se ha calculado aproximadamente 800 osteodermos para Dasypodidae y 1800 para Glyptodontidae (Montalvo *et al.*, 2016).

### **Número mínimo de individuos (NMI)**

El índice NMI resultó de 162 individuos en toda la asociación (Tabla 5-7). Para Arroyo Toropí el NMI=147, en el Miembro Inferior NMI=90 y en el Miembro Superior NMI=57. La diversidad de osteodermos que representan a diferentes taxones perteneciente a los Glyptodontidae aumenta el valor del NMI en ambos miembros. Por otro lado, en El Planchón se evaluó un NMI=15, en el Miembro Inferior NMI=8 y en el Miembro Superior NMI=7.

Localidad	Formación/Miembro	Total	Arroyo Toropí		El Planchón	
		Toropí/Yupoí	Inferior	Superior	Inferior	Superior
Taxón		NMI/%	NMI/%	NMI/%	NMI/%	NMI/%
<i>Boa constrictor</i>		1/0,62	1/1,11	-	-	-
<i>Chelonoidis lutzae</i>		1/0,62	1/1,11	-	-	-
<i>Chelonoidis</i> cf. <i>Ch. lutzae</i>		1/0,62	-	1/1,75	-	-
cf. <i>Chelonoidis</i>		1/0,62	1/1,11	-	-	-
<i>Trachemys</i> cf. <i>T. dorbigni</i>		1/0,62	1/1,11	-	-	-
Testudines indet.		5/3,09	2/2,22	-	2/25	1/14,29
Anserinae indet.		1/0,62	1/1,11	-	-	-
<i>Galea</i> aff. <i>G. leucoblephara</i>		2/1,23	2/2,22	-	-	-
<i>Dolichotis patagonum</i>		8/4,94	7/7,78	1/1,75	-	-
<i>Myocastor</i> cf. <i>M. coypus</i>		3/1,85	2/2,22	1/1,75	-	-
Rodentia indet.		12/7,41	12/13,33	-	-	-
<i>Megatherium</i> sp.		1/0,62	-	1/1,75	-	-
<i>Catonyx tarijensis</i>		1/0,62	-	1/1,75	-	-
<i>Catonyx</i> sp.		1/0,62	1/1,11	-	-	-
<i>Scelidotherium leptcephalum</i>		1/0,62	1/1,11	-	-	-
Mylodontidae indet.		8/4,94	5/5,56	2/3,51	-	1/14,29
<i>Lestodon</i> cf. <i>L. armatus</i>		2/1,23	-	1/1,75	-	1/14,29
<i>Lestodon</i> sp.		5/3,09	3/3,33	1/1,75	1/12,50	-
<i>Glyptodon</i> sp.		12/7,41	6/6,67	6/10,53	-	-
<i>Panoctus tuberculatus</i>		1/0,62	-	1/1,75	-	-
<i>Panoctus</i> cf. <i>P. tuberculatus</i>		7/4,32	4/4,44	3/5,26	-	-
<i>Neosclerocalyptus</i> cf. <i>N. paskoensis</i>		1/0,62	1/1,11	-	-	-
<i>Neosclerocalyptus</i> sp.		11/6,79	11/12,22	-	-	-
Glyptodontidae indet.		3/1,85	1/1,11	2/3,51	-	-
<i>Pampatherium typum</i>		6/3,70	5/5,56	1/1,75	-	-
<i>Pampatherium</i> sp.		3	1/1,11	2/3,51	-	-
<i>Holmesina paulacoutoi</i>		1/0,62	-	1/1,75	-	-
<i>Propraopus grandis</i>		5/3,09	3/3,33	2/3,51	-	-
<i>Propraopus</i> sp.		1/0,62	-	-	1/12,50	-
<i>Euphractus</i> aff. <i>E. sexcinctus</i>		1/0,62	-	1/1,75	-	-
<i>Chaetophractus villosus</i>		1/0,62	1/1,11	-	-	-
Xenarthra Indet.		1/0,62	-	1/1,75	-	-
<i>Toxodon platensis</i>		2/1,23	1/1,11	1/1,75	-	-
<i>Toxodon</i> sp.		10/6,17	1/1,11	6	3/37,50	-
Toxodontidae indet.		1/0,62	-	1/1,75	-	-
<i>Macrauchenia</i> cf. <i>M. patachonica</i>		2/1,23	-	2/3,51	-	-
<i>Hemiauchenia paradoxa</i>		2/1,23	1/1,11	1/1,75	-	-
<i>Tayassu pecari</i>		3	-	3/5,26	-	-
<i>Morenelaphus</i> sp.		1/0,62	-	1/1,75	-	-
<i>Mazama</i> sp.		1/0,62	-	1/1,75	-	-
<i>Hippocamelus sulcatus</i>		1/0,62	1/1,11	-	-	-
Cervidae indet.		2/1,23	-	2/3,51	-	-
<i>Hippidion</i> sp.		4/2,47	3/3,33	1/1,75	-	-
<i>Equus (Amerhippus)</i> cf. <i>E. (A.) neogeus</i>		2/1,23	2/2,22	-	-	-
<i>Tapirus</i> sp.		1/0,62	1/1,11	-	-	-
<i>Notiomastodon platensis</i>		7/4,32	4/4,44	3/5,26	-	-
<i>Notiomastodon</i> sp.		8	2/2,22	2/3,51	1/12,50	3/42,86
<i>Panthera onca</i>		1/0,62	1/1,11	-	-	-
<i>Smilodon populator</i>		1/0,62	-	1/1,75	-	-
<i>Leopardus pardalis</i>		1/0,62	-	1/1,75	-	-
Mammalia indet.		3/1,85	-	2/3,51	-	1/14,29
<b>TOTAL</b>		<b>162/100</b>	<b>90/100</b>	<b>57/100</b>	<b>8/100</b>	<b>7/100</b>

Tabla 5-7. Número mínimo de individuos por taxón obtenido en total (NMI/%NMI) en la Formación Toropí/Yupoí, por localidad y en cada miembro.

En las dos asociaciones bajo estudio los valores obtenidos para los índices de NMI, NME y NEIT fueron próximos entre sí (Tabla 5-8). En cierto modo, esto es lógico ya que el NME y el MNI son índices basados en el NEIT (Grayson y Frey, 2004). Los índices NEIT y NME han sido

tradicionalmente propuestos como medida del grado de fragmentación de los diferentes elementos esqueléticos (Lyman, 1994a), por lo cual se puede interpretar que si los valores NEIT y MNE son similares o muy próximos entre sí, se puede sugerir un bajo grado de fragmentación para la asociación. En este sentido, el grado de fragmentación es bajo en ambas asociaciones, salvo las excepciones de los cingulados y testudines, cuyas diferencias en los valores de los índices NEIT-MNE están dadas por el valor que se obtiene por la fragmentación de las corazas/caparazones.

Índice	NEIT	NME	NMI
Fm. Río Bermejo	716	367	144
Fm. Toropí/Yupoí	853	537	162

Tabla 5-8. Valores obtenidos en los índices NEIT, NME y NMI para las asociaciones de las formaciones Río Bermejo y Toropí/Yupoí.

### **MASA CORPORAL ESTIMADA**

Los taxones fueron agrupados en cinco categorías diferentes, según la masa corporal estimada (MCE).

#### ***Formación Río Bermejo***

Los taxones registrados mostraron una amplia gama de masas corporales, desde *Chaetophractus* sp. (3,5 kg) hasta Gomphotheriidae indet. (5000-7600 kg) (Tabla 5-9 - Figura 5-1). El NF 1 no fue incluido en este análisis ya que solo presenta dos taxones (uno corresponde a la categoría 2 y el otro a la categoría 3). En los otros dos NF analizados (Figura 5-1) predominaron mamíferos medianos a grandes, representados principalmente por cérvidos y camélidos, y por *Panthera onca*. A su vez, fueron considerables los registros de megamamíferos representados principalmente por Cingulata (Glyptodontiidae y Pamphathiidae) y Pilosa. Los mamíferos pequeños (*Chaetophractus* sp. y *Procyon cancrivorus*) son escasos y no se registraron micromamíferos (categoría 0).

TAXÓN	MCE (Kg)	CAT.
<i>Pampatherium</i> sp.	95	2
<i>Pampatherium typum</i>		
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	200	3
<i>Holmesina</i> sp.		
<i>Glyptodon</i> sp.	850-2000	4
<i>Neosclerocalyptus</i> sp.		
<i>Neosclerocalyptus</i> cf. <i>N. paskoensis</i>	300	3
<i>Propaopus</i> sp.	50	2
<i>Chaetophractus</i> sp.	3,5	1
<i>Megatherium</i> sp.	4600-6000	4
<i>Scelidotherium</i> sp.	800-1000	3
Mylodontidae indet.	>1000	4
<i>Morenelaphus</i> sp.	50	2
cf. <i>Morenelaphus lujanensis</i>		2
<i>Lama guanicoe</i>	100	3
<i>Lama</i> sp.		
<i>Hemiauchenia</i> sp.	190	3
<i>Hemiauchenia paradoxa</i>		
<i>Toxodon</i> sp.	1100-1600	4
<i>Panthera onca</i>	95-135	2
<i>Procyon</i> cf. <i>P. troglodytes</i>	15-25	2
<i>Procyon cancrivorus</i>	3-8	1
Gomphoteriidae indet.	5000-7600	4

Tabla 5-9. Masa Corporal Estimada (MCE) para los diferentes taxones registrados Formación Río Bermejo. Categoría 0: micromamíferos (<1 kg) sin representantes en esta asociación; Categoría 1: mamíferos pequeños (1-10kg); Categoría 2: mamíferos medianos (10-100kg); Categoría 3: mamíferos grandes (100-1000kg); y Categoría 4: megamamíferos (>1000kg).

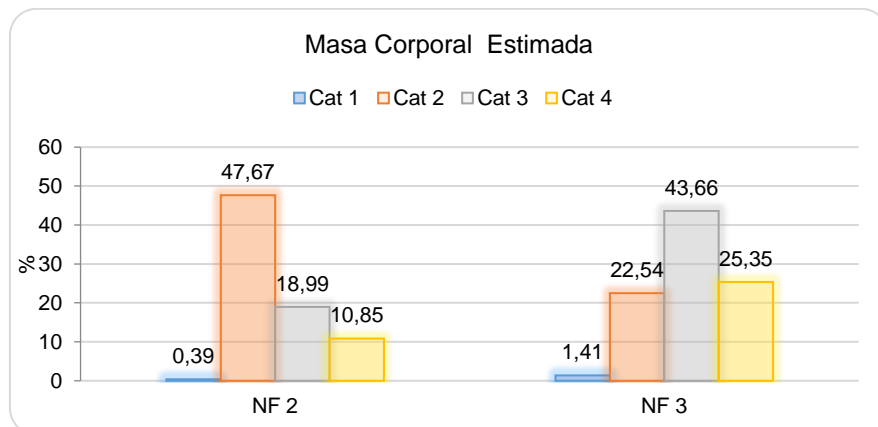


Figura 5-1. Frecuencia de las categorías propuestas en base a la masa corporal estimada, en relación a NMI obtenido para cada taxón en los NF 2 y 3 de la Formación Río Bermejo.

En los NF 2 y 3 fueron exceptuados aquellos individuos a los que no se le pudo asignar una masa corporal estimada (NMI=28 y 5 respectivamente), en el NF 3 se exceptuaron también los registros de peces (NMI=6).

### Formación Toropí/Yupoí

En el Miembro Inferior en Arroyo Toropí, las categorías 1, 3 y 4 son las mejor representadas, seguidas por las categorías 2 y 0, respectivamente. Para este miembro no fue

posible indicar la masa corporal estimada en 6 individuos. En el Miembro Superior la categoría con más registros fue la 4 con un porcentaje superior al 50%, seguido por la categoría 2, mientras que las categorías 3 y 1 presentaron bajos registros y la categoría 0 no presentó ninguno. En este miembro, 9 individuos no contaron con asignación de masa corporal estimada (Tabla 5-10 - Figura 5-2).

El Miembro Inferior de El Planchón solo contó con la presencia de representantes de las categorías 2 y 4, esta última con un registro superior al 80%. En el Miembro Superior solo hubo registros asignados a la categoría 4; dos individuos sin evaluación de masa corporal estimada (Tabla 5-10 - Figura 5-2).

TAXON	MCE (Kg)	CAT.
<i>Galea</i> aff. <i>G. leucoblephara</i>	0,7	0
<i>Dolichotis patagonum</i>	7-8	1
<i>Myocastor</i> cf. <i>M. coypus</i>	4,2	1
<i>Megatherium</i> sp.	4600-6000	4
<i>Catonyx tarijensis</i>	1400-1700	4
<i>Catonyx</i> sp.	1400-1700	4
<i>Scelidotherium leptcephalum</i>	800-1000	3
<i>Lestodon</i> cf. <i>L. armatus</i>	3200-3600	4
<i>Lestodon</i> sp.	3200-3600	4
<i>Glyptodon</i> sp.	850-2000	4
<i>Panochthus tuberculatus</i>	920	3
<i>Neosclerocalyptus</i> cf. <i>N. paskoensis</i>	300	3
<i>Neosclerocalyptus</i> sp.	300	3
<i>Pampatherium typum</i>	95	2
<i>Pampatherium</i> sp.	95	2
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	200	3
<i>Propraopus grandis</i>	50	2
<i>Propraopus</i> sp.	50	2
<i>Euphractus</i> aff. <i>E. sexcinctus</i>	4,68	1
<i>Chaetophractus villosus</i>	3,5	1
<i>Toxodon platensis</i>	1100-1600	4
<i>Toxodon</i> sp.	1100-1600	4
<i>Macrauchenia</i> cf. <i>M. patachonica</i>	1100	4
<i>Hemiauchenia paradoxa</i>	190	3
<i>Tayassu pecarí</i>	33	2
<i>Morenelaphus</i> sp.	50	2
<i>Mazama</i> sp.	18	2
<i>Hippocamelus sulcatus</i>	80	2
<i>Hippidion</i> sp.	500	3
<i>Equus (Amerhippus)</i> cf. <i>E. (A.) neogeus</i>	400	3
<i>Tapirus</i> sp.	200	3
<i>Notiomastodon platensis</i>	5000-7600	4
<i>Notiomastodon</i> sp.	5000-7600	4
<i>Panthera onca</i>	95-135	2
<i>Smilodon populator</i>	400	2
<i>Leopardus pardalis</i>	11-16	2

Tabla 5-10. Masa Corporal Estimada (MCE) para los diferentes taxones registrados Formación Toropí/Yupoí. Categoría 0: micromamíferos (<1 kg); Categoría 1: mamíferos pequeños (1-10kg); Categoría 2: mamíferos medianos (10-100kg); Categoría 3: mamíferos grandes (100-1000kg); y Categoría 4: megamamíferos (>1000kg).

La Figura 5-2 muestra las frecuencias de masa corporal estimada registradas en cada categoría, en base a los taxones de la Formación Toropí/Yupoí.

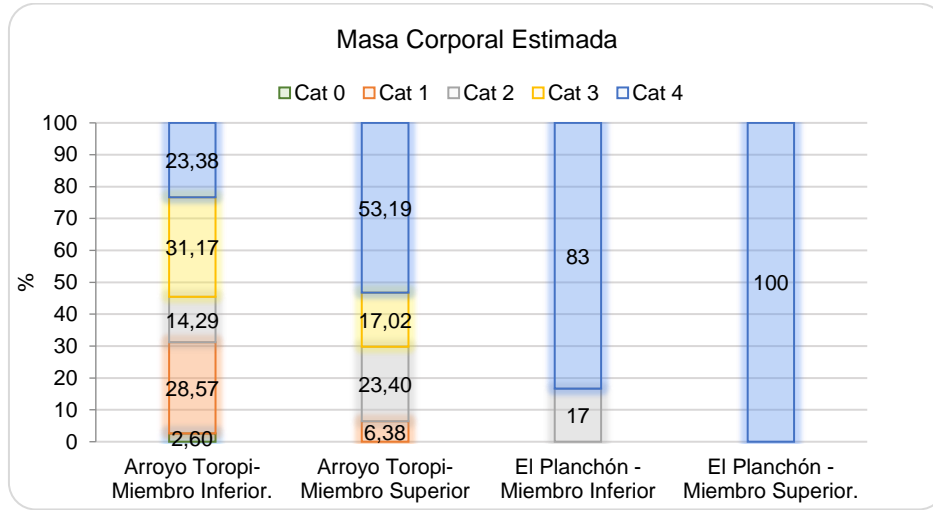


Figura 5-2. Frecuencia de las categorías propuestas en base a la masa corporal estimada, en relación a NMI obtenido para cada taxón, en cada miembro de cada localidad de la Formación Toropí/Yupoí.

En la asociación de la Formación Toropí/Yupoí se observa un predominio de individuos asignados a la categoría 4, es decir megamamíferos, alcanzando un 29,71% de los registros, seguido por la categoría 3. Las categorías 2 y 1 presentan frecuencias similares, mientras que la 0 fue la que contó con menos registros. Es evidente que en esta formación existe una amplia gama de taxones representados, desde micromamíferos como *Galea* aff. *G. leuoblephara* (0,7 kg) a megamamíferos como *Megatherium* sp. (4600-6000 kg).

En base a los taxones registrados para las dos asociaciones recuperadas de las formaciones Río Bermejo y Toropí/Yupoí, el predominio de representantes cuya masa corporal estimada resultó superior a los 100 kg permite inferir que existe una selección de tamaño de los elementos esqueléticos. Si bien los restos de mamíferos medianos, pequeños y micromamíferos están presentes, su frecuencia no es significativa respecto de los grandes y megamamíferos. La baja representación de restos de taxones de menos de 100 Kg podría vincularse con procesos tafonómicos destructivos, ya que, al presentar menor densidad ósea y menor tamaño tienden a resistir menos a estos procesos o a la movilización de los restos a otros sitios.



## **ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD DE ELEMENTOS ESQUELÉTICOS EN BASE A LA SELECCIÓN HIDRÁULICA**

Entre los agentes más estudiados causantes de transporte y dispersión de restos se encuentran las corrientes fluviales (Voorhies, 1969; Behrensmeyer, 1975, 1982; Boaz y Behrensmeyer, 1976; Coard, 1999; Alberdi *et al.*, 2001).

Voorhies (1969) reconoció que los huesos de un mismo esqueleto eran movilizados en forma diferencial por efecto de la acción hidráulica. A partir del desarrollo de estudios vinculados al impacto de los procesos fluviales sobre los restos de mamíferos estableció una serie de categorías, en las que agrupó a los elementos esqueléticos utilizados en función de su susceptibilidad al transporte. Los datos obtenidos se basan en restos de coyotes y ovejas, por lo que proveen poca información sobre el comportamiento, en circunstancias similares, de elementos de organismos cuyas masas corporales sean diferentes. Posteriormente, diversos autores [e.g. Dodson, 1973; Korth, 1979] complementaron estos resultados mediante el desarrollo de experimentos similares con otros taxones de mamíferos con masas corporales distintas a las utilizadas por Voorhies (1969).

Behrensmeyer (1975) afirmó que la clasificación propuesta por Voorhies (1969) no tiene en cuenta la presencia de algunos elementos comunes en los yacimientos fósiles, como los dientes sueltos, los cuales son incluidos en el Grupo III por esta autora, además de los carpos y tarsos, entre otros. A su vez, Voorhies (1969) no planteó en su experimento la posibilidad de que la susceptibilidad al transporte varíe de acuerdo al grupo taxonómico al que pertenecen los elementos, al grado de rotura y articulación de los mismos o a las características propias de cada canal fluvial y el tipo de sustrato sobre el que se movilizan (Boaz y Behrensmeyer, 1976; Hill, 1979; Alcalá, 1994; Coard, 1999; Alberdi *et al.*, 2001; Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2017).

A la hora de analizar el transporte y la dispersión se debe considerar el tamaño, la densidad y la forma de los restos, así como también tener en cuenta que los huesos se comportan como partículas sedimentarias (Behrensmeyer, 1975). En este contexto, Behrensmeyer (1975) propuso utilizar la relación dientes sueltos/vértebras como un criterio para determinar si un conjunto de huesos fue sesgado selectivamente, o no, antes de su enterramiento definitivo. Esta autora

también estableció una correlación entre la densidad estructural de los elementos y los “Grupos de Voorhies” (e.g, el Grupo I coincide con los huesos de menor densidad y tamaño; los Grupos II y III incluyen a los huesos más densos) y también agregó otros elementos esqueléticos a los grupos conformados por Voorhies (1969). Finalmente, Behrensmeyer (1975) sugirió que, una asociación compuesta en su mayoría por elementos incluidos en alguno de estos grupos en particular, representaría una evidencia del accionar de procesos de selección sobre la tanatocenosis original. Por otro lado, Behrensmeyer (1975) identificó algunas limitaciones en la utilización de los “Grupos de Voorhies” para los análisis tafonómicos de transporte hidráulico en asociaciones compuestas por animales de mayor o menor tamaño que aquellos utilizados por Voorhies (1969).

Frison y Todd (1986) realizaron experimentos con huesos de elefante (*Elephas maximus*) y establecieron el índice de transporte fluvial (FTI= Fluvial Transport Index) para sus elementos esqueléticos. Dada la similitud entre el tamaño del animal utilizado en los experimentos y los megamamíferos pleistocenos, este método permite llegar a conclusiones más precisas sobre el transporte involucrado en la formación de depósitos pleistocenos generados por procesos hidráulicos (Araújo-Júnior *et al.*, 2012), si bien muchos elementos esqueléticos no están representados en este índice.

El análisis de transportabilidad de elementos esqueléticos se usó exclusivamente para los restos pertenecientes a la Clase Mammalia, ya que para los Actinopterygii (Formación Río Bermejo) y para los representantes de Reptilia y Aves (Formación Toropí/Yupoí) no hay experimentos en relación a la respuesta de sus elementos esqueléticos al accionar de corrientes hidráulicas, así como las corazas, tubos caudales, calcáneos y astas de mamíferos. Es importante señalar que solo se analizaron restos que corresponden a individuos cuya masa corporal fue estimada; además considerando el planteo de las experimentaciones actualísticas, en este caso fueron desestimados aquellos restos que se encontraron asociados y/o articulados.

### Formación Río Bermejo

En la asociación registrada para la Formación Río Bermejo fueron escasos los ejemplares que se registraron aislados (Tabla 5-11).

Elemento esquelético	NME	Voorhies (1969) Grupo	Frisson y Todd (1986) FTI
Vértebra	2	I	>75
Radio	2	II	-
Ulna	1	II	-
Astrágalo	1	I/II	-
Metatarsal	1	I/II	-
Mandíbula	5	III	<50
Húmero	1	II	-
Cráneo	1	III	-
Fémur	1	-	<50

Tabla 5-11. Cantidad de elementos esqueléticos aislados registrados en la asociación recuperada de la Formación Río Bermejo.

### Formación Toropí/Yupoí

En la asociación recuperada de la Formación Toropí/Yupoí, al igual que en la asociación recuperada en la Formación Río Bermejo, se han registrado escasos ejemplares aislados (Tabla 5-12).

Elemento esquelético	NME	Voorhies (1969) Grupo	Frisson y Todd (1986) FTI
Vértebra	1	I	>75
Atlas	1	-	<50
Mandíbula	2	III	<50
Húmero	1	-	50-74
Cintura pélvica	1	-	<50
Tibia	2	-	50-74

Tabla 5-12. Cantidad de elementos esqueléticos aislados registrados en la asociación recuperada de la Formación Toropí/Yupoí.

En las dos asociaciones bajo estudio predominaron los restos asociados y articulados, por lo cual no fue posible realizar un análisis de transportabilidad debido a los escasos restos aislados. Sin embargo, se puede observar claramente que aquellos elementos que se encuentran

representados por elementos aislados en la Formación Río Bermejo se caracterizan por estar incluidos principalmente en los grupos de Voorhies (1969), mientras que en la Formación Toropí/Yupoí se registran especialmente en los grupos propuestos por Frison y Todd (1986). Si bien en ambas asociaciones los grupos representados son distintos, es importante remarcar que los elementos que predominan son aquellos que presentan resistencia al transporte.

### **ESPECTRO DE EDAD**

La respuesta de los restos esqueléticos de vertebrados frente a algunos procesos tafonómicos varía de acuerdo a la edad del organismo productor al momento de su muerte (Behrensmeyer, 1991). La evaluación de la edad estimada de los distintos individuos que constituyen una asociación fósil puede aportar valiosa información al momento de reconstruir la historia tafonómica de un yacimiento.

#### ***Formación Río Bermejo***

Los restos de los individuos registrados en esta asociación se agruparon según la edad estimada (Figura 5-3). En el NF 1 solo se registró un individuo adulto y uno indeterminado. En los NF 2 y 3 predominaron los restos sin edad determinada, y entre los demás, los más frecuentes fueron los adultos.

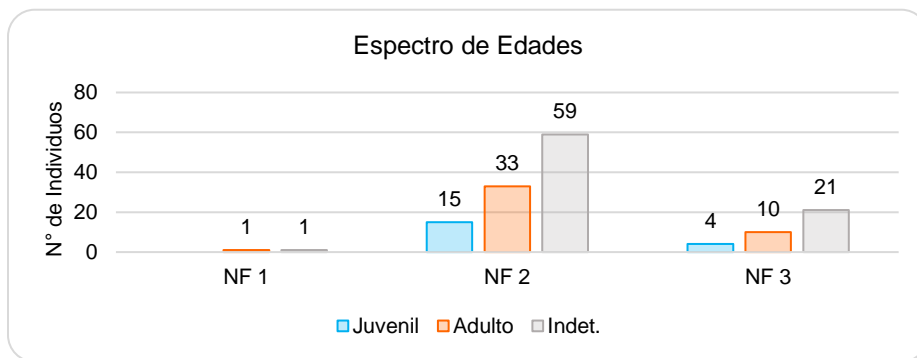


Figura 5-3. Cantidad de individuos identificados por edad estimada del organismo productor en cada NF de la Formación Río Bermejo.

Los ejemplares asignados a juveniles corresponden principalmente a cingulados, artiodáctilos indeterminados y pequeños carnívoros (Lámina 5-1). Para todos los taxones se registraron individuos identificados como adultos (Lámina 5-1).

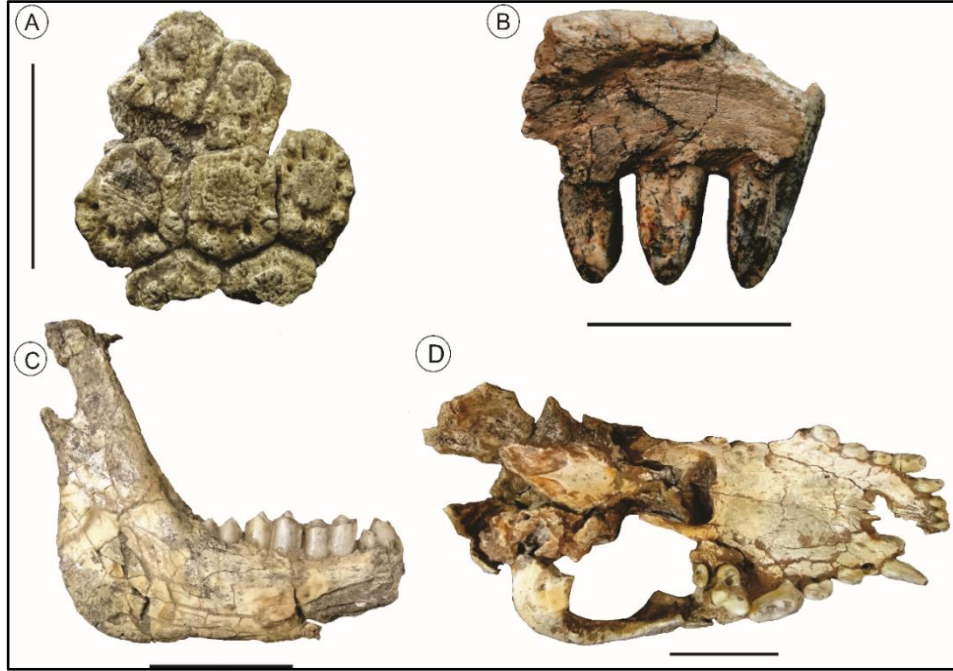


Lámina 5-1. Ejemplares juveniles: A. Fragmento de coraza de *Glyptodon* sp. (PVE-F46); B. Fragmento de mandíbula con dientes de *Megatherium* sp. (PVE-F9); Ejemplares adultos: C. Hemimandíbula derecha con dientes de *Artiodactyla* (PVE-F40); D. Vista ventral de cráneo con dientes de *Protocyon* cf. *P. troglodytes* (PVE-F45). Escalas 5 cm.

### Formación Toropí/Yupoí

En la asociación recuperada de esta formación predominaron los individuos adultos (Figura 5-4).

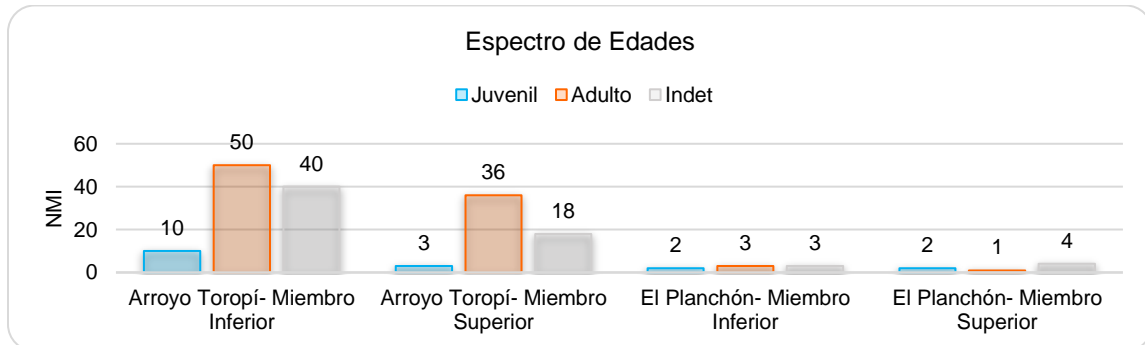


Figura 5-4. Cantidad de individuos identificados por edad estimada del organismo productor en cada miembro de cada localidad de la Formación Toropí/Yupoí.

Los juveniles registrados corresponden a megamamíferos xenartros (sobre la base de fémures, tibias y húmeros), toxodontes y al pequeño roedor *Dolichotis patagonum* (en este último caso los elementos esqueléticos corresponden a astrágalo, calcáneo y epífisis). También se registraron algunos dientes sin desgaste oclusal, referidos a *Notiomastodon* sp., que fueron asignados a la categoría juvenil (Lámina 5-2 C).

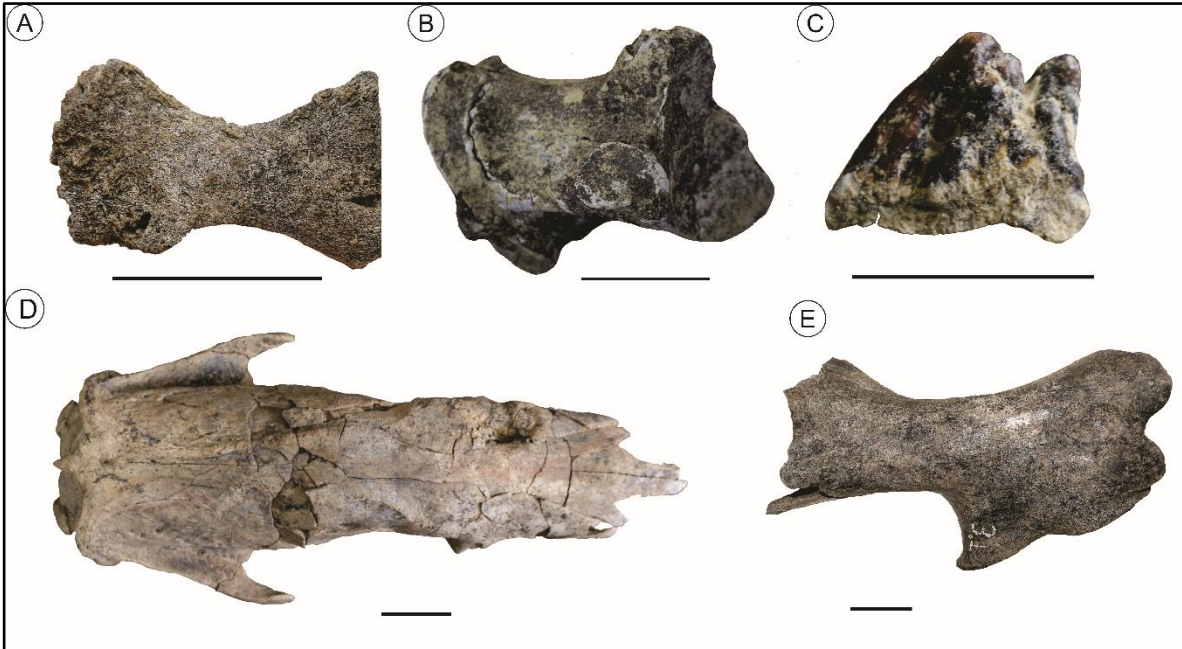


Lámina 5-2. Ejemplares asignados a individuos juveniles A-C. A. Fémur de *Glyptodon* sp. (CTES-PZ 1590 bis); B. Carpal de Mylodontidae indet. (CTE-PZ 7782); C. Fragmento de molariforme de *Notiomastodon* sp. (CTES-PZ 7815); Ejemplares adultos D-E. D. Cráneo de *Catonyx tarijensis* (CTES-PZ 7763); E. Fragmento distal de fémur de *Neosclerocalyptus* cf. *N. paskoensis* (CTES-PZ 1593). Escalas 5 cm.

Teniendo en cuenta los resultados obtenidos en las asociaciones recuperadas de ambas formaciones se puede establecer que se registra un predominio de individuos adultos. Esto permite interpretar que las asociaciones tuvieron su origen partir de un patrón de mortalidad atricional, y no por algún tipo de evento catastrófico, durante episodios sucesivos a lo largo del tiempo

## **MODIFICACIONES ÓSEAS DURANTE LA ETAPA PRE-ENTERRAMIENTO – PROCESOS**

### **INVOLUCRADOS**

#### **Meteorización**

Behrensmeyer (1978) definió a la meteorización como el proceso por el cual se produce la separación y destrucción de los componentes orgánicos e inorgánicos originales del hueso, debido a los agentes físico-químicos que actúan sobre éste, tanto antes como después de su enterramiento. Turros *et al.* (1989), Andrews (1990), Alcalá (1994) y Fernández-Jalvo y Andrews (2016) por su parte sostienen que la meteorización se produce por la exposición de los huesos en la superficie del suelo, es decir previo al enterramiento, frente a los agentes atmosféricos (sol, viento, humedad relativa, temperatura y lluvia). Behrensmeyer (1978) indicó que la descomposición orgánica en los huesos es potenciada por la fluctuación de la temperatura y la humedad. Teniendo en cuenta esto, la posibilidad de que el hueso pueda alcanzar la etapa de fosilización depende de la intensidad y el ritmo de los diversos procesos destructivos y de su entierro antes de su destrucción total.

Varios autores (e.g. Behrensmeyer, 1978; Fernández-Jalvo, 1995; Gifford-González, 1981; Behrensmeyer *et al.* 2003; Lyman, 1994) indicaron que la respuesta de los huesos frente a la meteorización varía según si éstos corresponden a micro o macrovertebrados, juveniles o adultos. En este sentido, Behrensmeyer (1978) y Todd *et al.* (1987) sugieren que las diferencias microestructurales (e.g. densidad ósea, porosidad) que existen entre los huesos facilitan o no este proceso, donde los huesos más pequeños y compactos (e.g. metápodos) presentan un ritmo de meteorización más lento respecto a otros elementos esqueléticos (e.g. vértebras). Debido a esto los huesos de pequeños mamíferos son afectados y destruidos con mayor velocidad posiblemente afectados principalmente por la meteorización.

La etapa de meteorización registrada en un resto puede actuar como un proxy relativo para estimar, en parte, la intensidad y la duración del proceso (Vietti, 2016). Sin embargo, Andrews y Armour-Chelu (1998) sugirieron que las condiciones climáticas en las que los restos se encuentran producen diferencias en el estadio de meteorización alcanzado a lo largo del tiempo. Esto es así ya



que este proceso obedece a diferentes factores (e.g. microambiente depositacional, vegetación circundante).

A partir del total de número de restos recuperados (NR) en cada formación se evaluó la presencia-ausencia de meteorización sobre cada uno de los restos, teniendo en cuenta las categorías propuestas por Alcalá (1994) (ver Capítulo 2).

### **Formación Río Bermejo**

En el NF 2, la frecuencia de restos sin evidencias de meteorización (categoría 1) es de 16,40%, en tanto que un 83,6% presentaron signos de meteorización (Figura 5-4 - Lámina 5-3). En el NF 3, el 45,2% de los restos no presentaron evidencias de meteorización, mientras que el 54,8% restantes presentaron algún grado de meteorización (Figura 5-4 - Lámina 5-3). Los escasos restos provenientes del NF 1 fueron asignados a la categoría 1.

Los restos que fueron asignados a la categoría 2 de meteorización en los tres NF se caracterizaron por presentar superficies con grietas poco profundas, éstas eran paralelas a la estructura fibrosa del hueso, también se registró una leve descamación con pérdida de la capa ósea superficial. Aquellos elementos que fueron asignados a la categoría 3 presentaron grietas más profundas que las registradas en la categoría 2, además de exposición del hueso esponjoso.

De los ejemplares juveniles del NF 2 (NME=42), el 61,9% alcanzó la categoría 2 de meteorización, y un 11,9% la categoría 3, el 26,2% restante no presentaron signos de meteorización. Para el NF 3 (NME=2) el 100% de los restos asignados a juveniles alcanzó la categoría 2. Los restos indeterminados anatómicamente presentaron las categorías 2 y 3 de meteorización, los restos que fueron asignados a la primera presentan grietas profundas, en tanto que los que se encuentran en la última presentan intensa exfoliación exponiendo en algunas partes el hueso esponjoso.

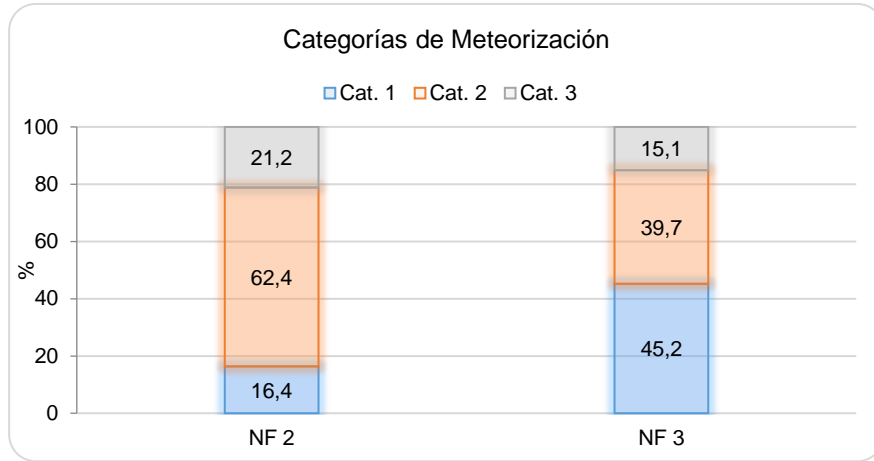


Figura 5-4. Frecuencias relativas observadas para cada una de las categorías de meteorización propuestas por Alcalá (1994) en los NF analizados de la Formación Río Bermejo.

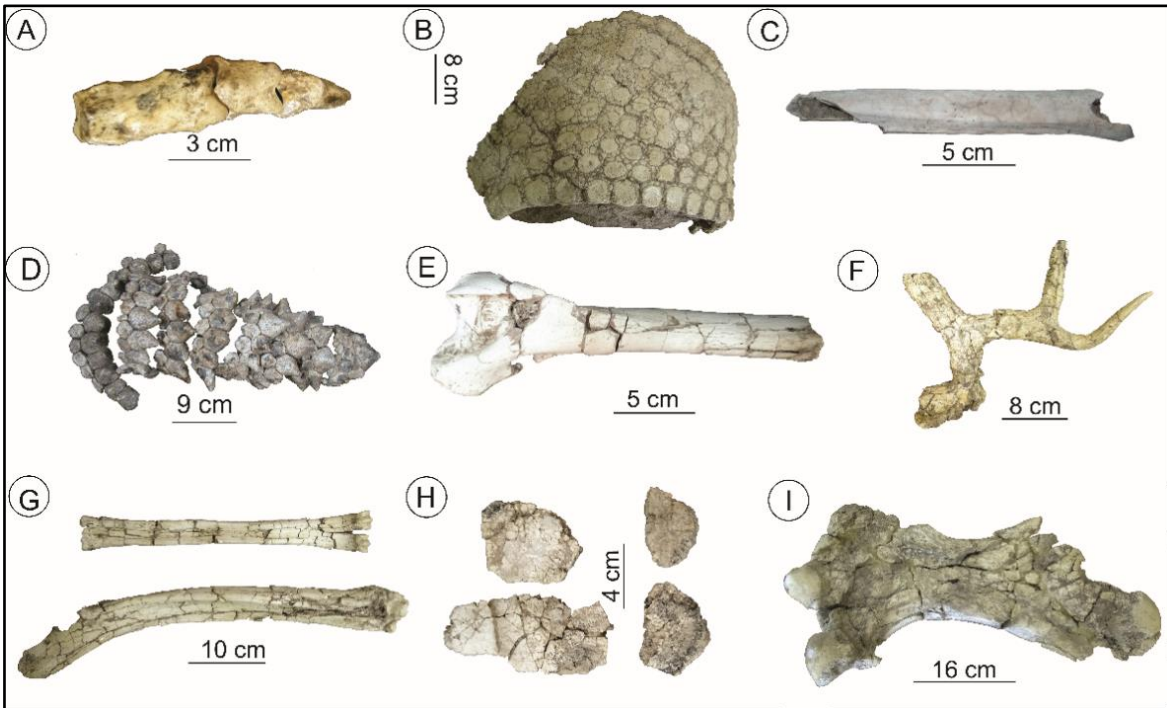


Lámina 5-3. Meteorización en diferentes estadios. Categoría 1: A. Falanges de *Pampatherium typum* (PVE-F50); B. Fragmento de región lateral de coraza de *Neosclerocalyptus* sp. (PVE-F118); C. Diáfisis (radio-ulna) de *Lama guanicoe* (PVE-F89); D. Tubo caudal de *Glyptodon* sp. (juvenil) (PVE-F85); Categoría 2: E. Húmero de *Panthera onca* (PVE-F130); F. Fragmento de asta con porción de cráneo de *Morenelaphus* sp. (PVE-F117); Categoría 3: G. Radio-ulna de *Hemiauchenia paradoxa* (PVE-F104); H. Osteodermos de *Holmesina paulocoutoi* (PVE-F55); I. Fémur izquierdo de *Glyptodon* sp. (PVE-F126).

Las distintas frecuencias de distribución en las categorías de meteorización, sugieren que los restos estuvieron expuestos a los agentes meteorizantes durante un período de tiempo variable

y a su vez, condicionados por las características ambientales del contexto depositacional (Coe, 1980; Shipman, 1981). En este escenario se pone en evidencia lo planteado por Behrensmeyer (1978), quien afirma que los procesos de meteorización en los ambientes de pantano son más equitativos, es decir que, la humedad y la sombra tienden a moderar las fluctuaciones diurnas y estacionales de la temperatura y la humedad de la superficie, provocando una meteorización más lenta.

### **Formación Toropí/Yupoí**

En el Miembro Inferior en Arroyo Toropí se registran restos con todas las categorías de meteorización propuestas por Alcalá (1994) para macromamíferos. El 10,07% carecen de señales de meteorización, en tanto que el 89,93% restante muestra algún grado de intemperismo (categorías 2 y 3) (Figura 5-5). En el Miembro Superior los restos sin evidencias fueron apenas más abundantes que en el otro miembro (21,20%), mientras que los que si presentaron signos (categorías 2 y 3) conforman el 78,80% restante.

De los ejemplares juveniles registrados en el Miembro Inferior, la mayoría se asignaron a la categoría 2 (78,57%), aunque también hubo registros de la categoría 3 (17,85%) y 1 (3,58%), mientras que en el Miembro Superior predominaron los ejemplares sin meteorización (66,67%), seguidos de aquellos que evidenciaron signos leves, categoría 2 (33,33%). No hubo ejemplares categorizados en 3.

En El Planchón todos los restos presentan evidencias de intemperismo, con un marcado predominio de la categoría 2 (Figura 5-5). Todos los juveniles registrados en esta localidad fueron asignados a la categoría 2 de meteorización, ya que presentaron principalmente grietas superficiales y leve descamación de la superficie ósea.

Aquellos restos que fueron asignados a la categoría 2 presentaban en su mayoría grietas superficiales y descamación de la superficie ósea, en tanto que aquellos que registraron exposición del hueso esponjoso fueron asignados a la categoría 3

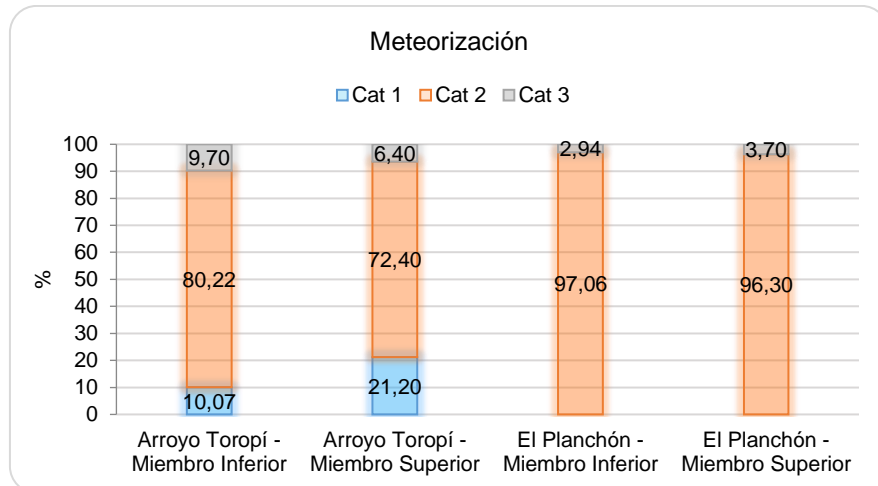


Figura 5-5. Frecuencias relativas observadas en cada una de las categorías de meteorización propuestas por Alcalá (1994), en las localidades del Arroyo Toropí y El Planchón.

Por su parte, los ejemplares de micromamíferos fueron escasos y solo fueron registrados en el Miembro Inferior, en ellos se pueden reconocer muy bien los estadios de meteorización presentes. Los asignados a la categoría 0 no mostraron ningún tipo de evidencia (Lámina 5-4 A), en tanto que los asignados a la categoría 1 (*sensu* Andrews, 1990) presentaron agrietamientos ligeros y superficiales (Lámina 5-4 B).

Por otro lado, los restos de macrovertebrados fueron los que resultaron más afectados por este proceso. Los de la categoría 2 se caracterizan por presentar leve resquebrajamiento de la superficie cortical, descamación superficial y grietas incipientes paralelas a la estructura fibrosa del resto (Lámina 5-4 E y F), mientras que los de la categoría 3 presentaron principalmente grietas profundas paralelas al eje principal, y en menor medida, descamación profunda exponiendo la estructura más interna (Lámina 5-4 G y H).

En base a los resultados obtenidos en micromamíferos se puede inferir que aquellos que se preservaron, fueron enterrados rápidamente (Behrensmeyer, 1978, 1982; Andrews, 1990), lo cual fue de importancia para su preservación, ya que estos elementos son muy sensibles a los agentes causantes del intemperismo. Los megamamíferos debido a sus grandes dimensiones estuvieron mucho más tiempo expuestos, por lo que fueron más afectados por procesos de meteorización. En este contexto, la distribución en las distintas categorías es indicadora de que los

restos estuvieron condicionados por las características ambientales del contexto depositacional durante diferentes períodos de tiempo debido a una acumulación gradual de los restos.

Las características observadas en los niveles portadores avalan la interpretación de que se trataba de un ambiente fluvial con periodos intermitentes de exposición subaérea e inundaciones, condicionado por la dinámica del ambiente. Smith (1993) menciona que las llanuras de inundación son ambientes óptimos para la acumulación gradual de los restos, donde estos son afectados por el intemperismo en épocas de estabilidad sedimentaria, pero a su vez durante eventos de crecida los restos son cubiertos por el sedimento rápidamente, presentando de esta forma un equilibrio entre los mecanismos de acumulación y enterramiento de los restos.

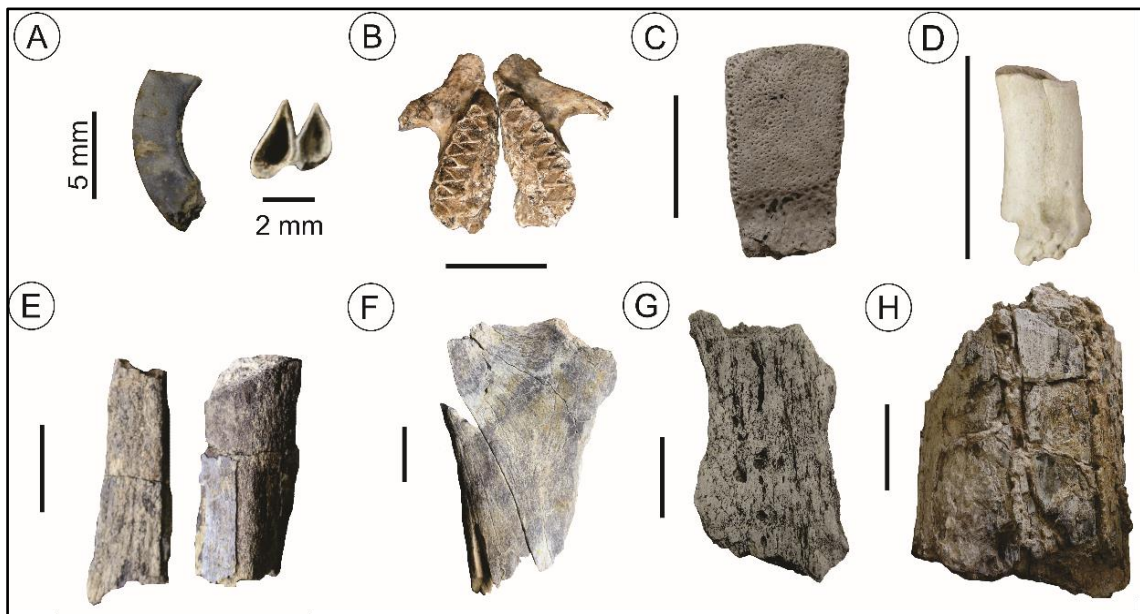


Lámina 5-4. Diferentes estadios de meteorización en micro y macromamíferos. Micromamíferos A-B. Categoría 0: A. P4 de *Galea* aff. *G. leucoblephara* en vista lateral y vista oclusal (CTES-PZ 7537); Categoría 1: B. Maxilar con serie dentaria de *Galea* aff. *G. leucoblephara* en vista oclusal (CTES-PZ 7471). Macromamíferos: Categoría 1: C. Osteodermo de *Pampatherium typum* (CTES-PZ 7517); D. Fragmento de asta con roseta de *Mazama* sp. (CTES-PZ 7816); Categoría 2: E. Fragmentos de diáfisis de fémur de *Macrauchenia* sp. (CTES-PZ 7816); F. Fragmento indeterminado de *Xenarthra* indet. (22 N/C); Categoría 3: G. Fragmento indeterminado de *Panocthus* cf. *P. tuberculatus* (CTES-PZ 7500); H. Fragmento de defensa de *Notiomastodon platensis* (CTES-PZ 7159). Escalas 5 cm.

Tanto en la Formación Río Bermejo, como en la Formación Toropí/Yupoí se registraron todas las categorías de meteorización, sin embargo, presentaron un claro predominio de ejemplares en la categoría 2, el elevado registro de elementos dentro de esta categoría permite

interpretar que los restos estuvieron expuestos a los agentes meteorizantes suficiente tiempo como para que estos puedan modificarlos. La presencia de las demás categorías implica que los restos estuvieron expuestos al intemperismo por diferentes períodos de tiempo. Por otro lado, la evidencia sugiere que los aportes sedimentarios provenientes del sistema fluvial eran periódicos, y a su vez, existían períodos de estabilidad sedimentaria en los que los restos quedaban expuestos a los efectos de intemperismo, pero no lo suficiente como para provocar la destrucción de los mismos. En este sentido, Berhensmeyer (1978) sugiere para asociaciones vinculadas a ambientes de llanuras de inundación y pantanos un elevado registro de la categoría 0-1, lo cual es equiparable a la categoría 2 propuesta por Alcalá (1994). Por otro lado, el contexto depositacional también influyó en la preservación de los restos, teniendo en cuenta sobre todo la presencia de vegetación asociada a los restos moderó los efectos del intemperismo. Berhensmeyer (1978) además señala que la presencia de una amplia gama de estadios de meteorización en los restos de una misma asociación indicaría que se trata de un conjunto atricional, interpretando un enterramiento gradual de los restos.

Tomassini y Montalvo (2013) registraron en uno de los niveles de la Formación Monte Hermoso, interpretado como llanura de inundación, diferentes categorías de meteorización en micro y macromamíferos, por lo cual sugirieron que los restos se fueron incorporado gradualmente al sustrato, además sugieren que, debido al mayor tamaño de los macromamíferos, el periodo de exposición subaérea debió ser más largo. Por su parte, Montalvo *et al.* (2017) analizaron un sistema fluvial efímero de la provincia de La Pampa, en el que registraron tres tipos de asociaciones, refiriendo para éstas bajos grados de meteorización, ya que su exposición se encontraba condicionada por eventos de rápido enterramiento en los tres casos. Smith (1993) mencionó, para depósitos de llanura de inundación del Pérmico de la cuenca de Karoo (Sudáfrica), que los grados de meteorización varían de acuerdo a la posición que ocupen los restos dentro de la llanura de inundación.

## **Abrasión**

La abrasión es el proceso que produce redondeo o pulido de los huesos (y fósiles), ya sean los extremos rotos o las estructuras que sobresalen en su forma original (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). El resultado de este proceso es el desgaste y pérdida de los relieves positivos y, a largo plazo, la pérdida de la forma original (Shipman, 1981; Fernández-López, 2000). Se puede generar por un proceso físico, como consecuencia del impacto de las partículas transportadas por el agua y el viento, o por el rozamiento entre los mismos restos al ser movilizados en sistemas fluviales, también los procesos químicos producen redondeamiento en los restos, como por ejemplo la digestión (Shipman y Rose, 1988; Behrensmeyer, 1975; Lyman, 1994; Fernández-Jalvo y Andrews, 2003). Existen diferencias de acuerdo al modo en el que se produce la abrasión en función del agente responsable. En ausencia de transporte, estos atributos también pueden ser ocasionados por otros factores físicos como el pisoteo de vertebrados (Brain, 1967; Haynes, 1980) o la meteorización intensa (Behrensmeyer, 1978).

El transporte fluvial produce abrasión en toda la superficie del espécimen, mientras que la acción eólica sólo afecta la superficie expuesta como resultado del impacto continuo del sedimento, siempre que éste sea tamaño arena (Brain, 1967; Lyman, 1994a).

Con el fin de entender cuáles son los factores que más influyen en la abrasión de los huesos, numerosos autores han llevado a cabo estudios experimentales con flujos de agua, tanto en huesos de micromamíferos como de macromamíferos (Korth, 1979; Shipman y Rose, 1983; 1988; Fernández-Jalvo y Andrews, 2003). Estos experimentos se centran fundamentalmente en la abrasión producida por la acción fluvial simulando una corriente de agua natural en donde los huesos están expuestos a la fricción continua con las partículas de sedimento. Así, Fernández-Jalvo y Andrews (2003) determinaron que la velocidad e intensidad con la que los restos de vertebrados son abrasionados varía según las características que éstos presentan (frescos, secos, meteorizados, fósiles) y el tamaño de los sedimentos que los afectan. Behrensmeyer (1990) también indicó que es importante tener en cuenta que los huesos meteorizados son más vulnerables a la abrasión y la fragmentación que los huesos frescos en condiciones de transporte



fluvial. Martill (1991) advierte sobre este mismo hecho y señala que los huesos frescos todavía retienen su matriz orgánica y ésta sirve de amortiguación frente al impacto de las partículas sedimentarias.

Las categorías de abrasión propuestas por Alcalá (1994) (ver Capítulo 2) fueron evaluadas sobre el total de restos de mamíferos recuperados en las dos asociaciones analizadas.

### **Formación Río Bermejo**

En los tres NF se observó un marcado predominio de ejemplares que conservaron sus bordes naturales intactos (Figura 5-5 - Lámina 5-5 C y D). En el NF 2 fueron escasos los ejemplares que presentaron evidencias de abrasión (Lámina 5-5 A y B), éstos fueron asignados a la categoría 2 de Alcalá (1994), caracterizados por un leve redondeamiento de los bordes.

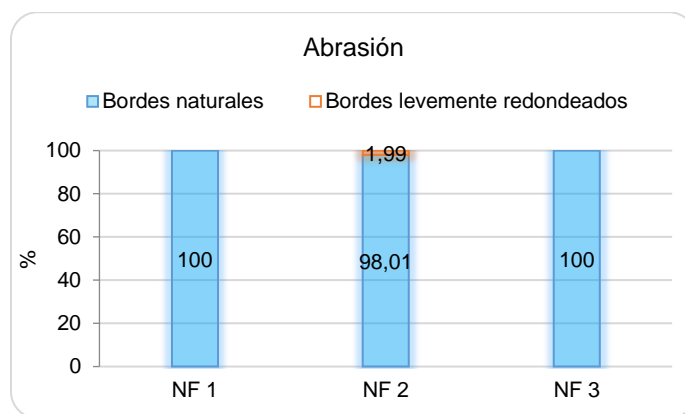


Figura 5-5. Frecuencias relativas de abrasión observadas en cada uno de los NF y en cada una de las categorías.

Los restos registrados en la asociación proveniente de la Formación Río Bermejo, en general, no presentan abrasión (Lámina 5-5), esto se debe probablemente a la falta de flujos de agua que arrastren sedimentos capaces de generar modificaciones en los restos.

Considerando el contexto de depositación y teniendo en cuenta el predominio de ejemplares sin evidencias de abrasión, se puede interpretar que el tiempo de exposición a las condiciones abrasivas de partículas sedimentarias movilizadas por los flujos de agua habría sido limitado o nulo. Esta interpretación es coherente con el contexto ambiental sugerido para esta asociación (Méndez *et al.*, 2017), afectada por flujos esporádicos provenientes del canal principal.



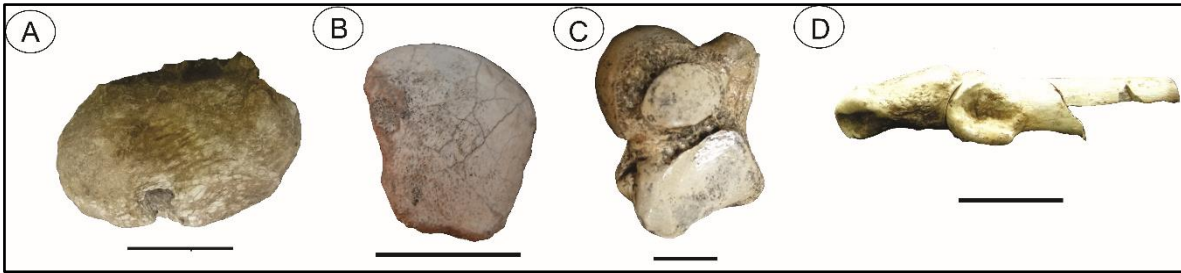


Lámina 5-5. Abrasión. Bordes redondeados: A. Epífisis de fémur de Camelidae indet. (PVE-F120); B. Epífisis de *Glyptodon* sp. (PVE-F11) Bordes naturales: C. Astrágalo de *Pampatherium typum* (PVE-F50); D. Falanges I y II de *Hemiauchenia paradoxa* (PVE-F104). Escalas 5 cm.

### Formación Toropí/Yupoí

En los dos miembros analizados en Arroyo Toropí, fue elevado el número de ejemplares que conservaron sus bordes naturales, sin evidencia de abrasión; sin embargo, también se registran elementos que presentan un leve redondeamiento, aunque en porcentajes muy bajos respecto del total (Figura 5-7).

En El Planchón predominaron los ejemplares que preservaron sus bordes naturales, sin embargo, también se registraron ejemplares con bordes redondeados, en frecuencias mayores a las observadas en la localidad del Arroyo Toropí (Figura 5-7).

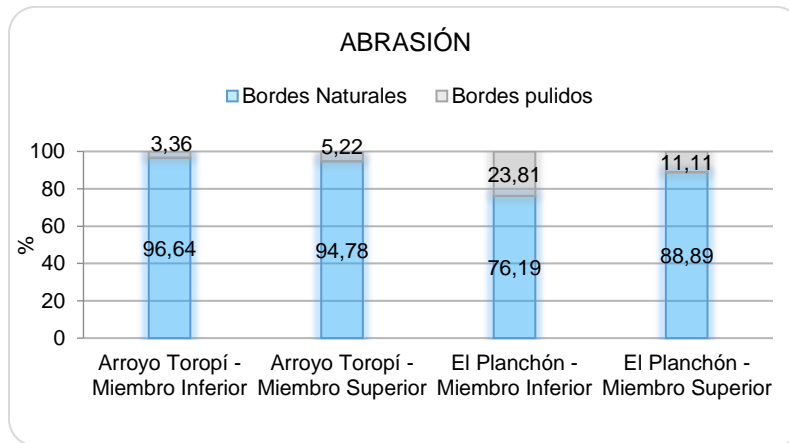


Figura 5-7. Frecuencias relativas de abrasión observadas en cada categoría para cada localidad y en cada miembro analizado de la Formación Toropí/Yupoí.

Los restos de la Formación Toropí/Yupoí, en general presentan buena preservación (Lámina 5-6). La baja frecuencia de abrasión registrada puede ser una señal de la interacción de los restos con el ambiente sedimentario. Sin embargo, algunos restos se encuentran más

afectados que otros, esto se debe a las variaciones que ocurren dentro de un mismo ambiente, donde los restos son afectados de forma diferencial dependiendo del lugar que ocupen dentro del mismo. Por otro lado, si bien se interpreta que los restos fueron levemente movilizados de su lugar de depositación, este desplazamiento no los afectó de manera significativa.



Lámina 5-6. Abrasión. Elementos que conservaron sus bordes naturales: A. Metatarso de *Hippocamelus* sp. (CTES-PZ 7494); B. Vértebra dorsal de *Toxodon* sp. (CTES-PZ 7836). Elementos que presentaron suavizamiento de sus aristas: C. Fragmento indeterminado de *Panochthus* cf. *P. tuberculatus* (CTES-PZ 7500); D. Carpalo de *Notiomastodon* sp. (CTES-PZ 7631). Escalas 5 cm.

Tanto en la Formación Río Bermejo, como en la Formación Toropí/Yupoí fueron escasos los elementos que presentaron evidencias de abrasión. En este contexto, teniendo en cuenta que previamente se ha planteado un flujo hidráulico limitado y un rápido enterramiento de los restos, se debe considerar que la presencia de abrasión no necesariamente indica transporte, sino más el bien tiempo de interacción de los restos con el sedimento movilizado, durante la etapa previa al enterramiento, tal como sugirió Behrensmeyer (1991). En este sentido, varios autores (e.g. Behrensmeyer, 1982; Badgley, 1986 a, b; Cook, 1995) señalan como una característica propia de los depósitos de llanura de inundación la baja frecuencia de restos con señales de abrasión. Badgley (1986), Andersson y Kaakinen (2004) y Montalvo *et al.* (2019) han obtenido resultados similares sobre abrasión en depósitos asociados a sistemas fluviales. Tomassini y Montalvo (2013) registraron para la Formación Monte Hermoso un predominio de restos con ausencia de abrasión, sin embargo, el nivel que menos registros de abrasión tuvo fue la llanura de inundación, tal como ocurre en las formaciones analizadas en este trabajo, en tanto que el nivel interpretado como canal

presenta mayores registros de ejemplares con abrasión extrema. En este último caso, los autores suponen que, una vez que los materiales se incorporaron al canal, fueron afectados por las corrientes hidráulicas y las partículas sedimentarias transportadas, como lo plantea Behrensmeyer (1991).

### **MODIFICACIONES ÓSEAS OCURRIDAS TANTO DURANTE LAS ETAPAS PRE-ENTERRAMIENTO COMO POST-ENTERRAMIENTO. PROCESOS INVOLUCRADOS.**

#### **Fracturación: Grado y tipo de rotura. Intensidad de la fractura, tipos de fractura y ángulos de rotura en huesos largos**

De acuerdo a Fernández-López (2000), la distorsión tafonómica comprende cualquier tipo de modificación en la forma, tamaño y/o textura de un elemento conservado debido al desarrollo de esfuerzos mecánicos. En este sentido, las roturas son el resultado de los efectos discontinuos de la distorsión y las mismas pueden originarse por diversos procesos. La fracturación se define como la disociación mecánica de elementos esqueléticos a lo largo de planos no articulares (Lyman, 1994a). Se trata de una modificación que puede ocurrir en la etapa pre-enterramiento o post-enterramiento. La rotura de los huesos en la etapa pre-enterramiento puede ser producida por diferentes agentes como pisoteo, acción de los carnívoros, transporte o meteorización, entre otros. En la etapa post-enterramiento, la rotura de los elementos esqueléticos se produce por compactación debida a la presión litostática, por esfuerzos tectónicos, acción de raíces o por reelaboración.

En cuanto al tipo de ángulo de la rotura es importante identificar las condiciones en las que se encontraba el hueso cuando se produjo la fractura (Shipman, 1981; Johnson, 1985; Marshall, 1989; Alcalá, 1994). Por otro lado, también se describió la superficie de la rotura, ésta última indica la morfología de la superficie de la fractura independientemente del ángulo que forme con el eje mayor del hueso (Shipman, 1981; Gifford-González, 1989; Marshall, 1989; Villa y Mahieu, 1991; Kos, 2003), considerando si la textura de la misma era lisa o escalonada o mixta. En estado fresco, los huesos tienen un comportamiento dúctil y elástico, lo que les permite soportar grandes

presiones y deformaciones antes de romperse. En el caso de los huesos secos, al perder materia orgánica, éstos suelen evidenciar un grado de elasticidad más bajo y, por lo tanto, tienden a romperse con mayor facilidad (Lyman, 1994). El aspecto que presenta la superficie de fracturas producidas en fósiles suele ser liso (Alcalá y Martín Escorza, 1998; Kos, 2003; Pesquero *et al.*, 2013) aunque puede adquirir otras configuraciones (columnar o escalonada). Lo que lleva a interpretar que el tipo de superficie de rotura está directamente relacionada con el porcentaje de materia orgánica presente en el hueso e incluso, en algunos casos, puede sugerir la cantidad de fuerza necesaria para que éste se rompa (Behrensmeyer, 1991; Fernández-López, 2000).

Teniendo en cuenta la importancia de este atributo al momento de estudiar las asociaciones conservadas en los yacimientos fósiles, en esta oportunidad se evaluó el grado y tipo de rotura presente en todos restos fósiles de los niveles analizados. El grado de rotura hace referencia a la cantidad de roturas presentes en cada uno de los ejemplares analizados. A partir de ello, todos los restos recuperados (NR) en cada formación bajo estudio, se clasificaron en base a las diferentes categorías propuestas por Pesquero *et al.* (2013) (ver Capítulo 2). La superficie de fractura también fue evaluada sobre el total de restos recuperados (NR) que presentaron algún tipo de rotura, a excepción de las corazas, fragmentos de las mismas y tubos caudales.

Sobre huesos largos se evaluó la intensidad y los tipos de fractura, además se analizaron los ángulos de rotura, identificando si eran longitudinales, transversales y espirales, aunque en algunos casos se presentan combinaciones de dos o más de ellas, y la superficie de la rotura.

### **Formación Río Bermejo**

Todos los elementos recuperados del NF 1 se incluyen en la categoría 3, caracterizados principalmente por poseer tres o más fracturas en el resto, dentro de los cuales se encuentran: una coraza que presenta varias fracturas, una hemimandíbula (dentario con los molariformes en sus alvéolos), osteodermos que presentan fracturas rellenas con sedimento del nivel hospedante y un elemento indeterminado. En este nivel no se recuperaron huesos largos. Para el NF 2 la mayoría de los restos presentaron algún grado de rotura (Figura 5-8 A y B). En la categoría 0 se incluyeron todos aquellos elementos que no presentaron ningún tipo de fractura, se registraron con mayor

frecuencia elementos del autopodio: carpales/tarsales (NME=37), falanges (NME=30). Estos restos tienen en común la alta densidad estructural que poseen, característica los hace más resistentes; además, también se registraron completos dientes (NME=10), ulnas (NME=2), húmeros (NME=2), tibia-fíbula (NME=1), así como cráneo (NME=1) y mandíbula (NME=1).

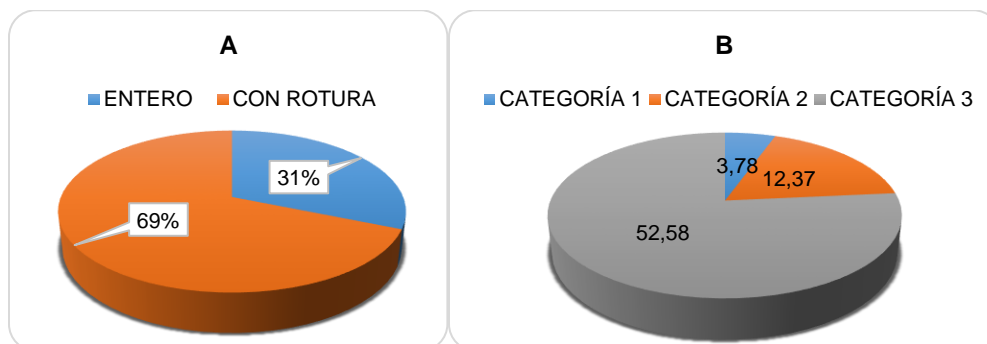


Figura 5-8. A. Frecuencia relativa de elementos esqueléticos completos y rotos en el NF 2. B. Frecuencia relativa de categorías con presencia de roturas en el NF 2.

Entre los ejemplares que presentaron algún grado de rotura (Tabla 5-13 - Lámina 5-7), predominaron aquellos que se encuentran dentro de la categoría 3 propuesta por Pesquero *et al.* (2013), en la que se agruparon los restos con un elevado grado de fracturación que resultaron indeterminables. Entre las costillas, es común observar fracturas con diferentes orientaciones a lo largo de todo el elemento; las vértebras se caracterizan por presentar ausencia de prácticamente todas las apófisis, preservándose únicamente los cuerpos vertebrales. Las mandíbulas, en la mayoría de los casos, solo conservaron porciones con los dientes en sus alvéolos. Los huesos largos conservaron solamente las epífisis, además éstas se encontraban también afectadas por fracturación. En los dientes, la fractura se encontraba a la altura de la base de los mismos, es por ello que se preserva la región de la corona. La evaluación de la superficie de fractura para el NF 2 registró un predominio de superficie de fractura escalonada (45,31%) por sobre las lisas (39,58%), aunque también se registraron especímenes con combinaciones de ambas, denominadas como mixtas (15,10%).

	CATEGORÍA 0	CATEGORÍA 1	CATEGORÍA 2	CATEGORÍA 3
Diente	10	4	7	11
Maxilar	-	-	-	2
Hemimandíbula	-	2	-	9
Asta	-	4	-	1
Cráneo/Frag. craneano	-	-	-	3
Vértebra	4	-	20	26
Atlas	-	-	1	-
Costilla	-	-	-	16
Escápula	-	-	-	2
Pelvis	-	-	-	3
Húmero	2	1	1	3
Ulna	2	-	-	1
Fémur	-	-	-	5
Tibia	1	-	-	1
Calcáneo	1	1	-	-
Elem. del carpo/tarso	37	2	-	3
Falange	30	-	-	1
Defensa	-	-	-	1
Epífisis	-	-	-	1
Indet.	1	-	1	54
<b>TOTAL</b>	<b>88</b>	<b>14</b>	<b>30</b>	<b>143</b>

Tabla 5-13. NME presentes en cada una de las categorías de rotura en el NF 2.

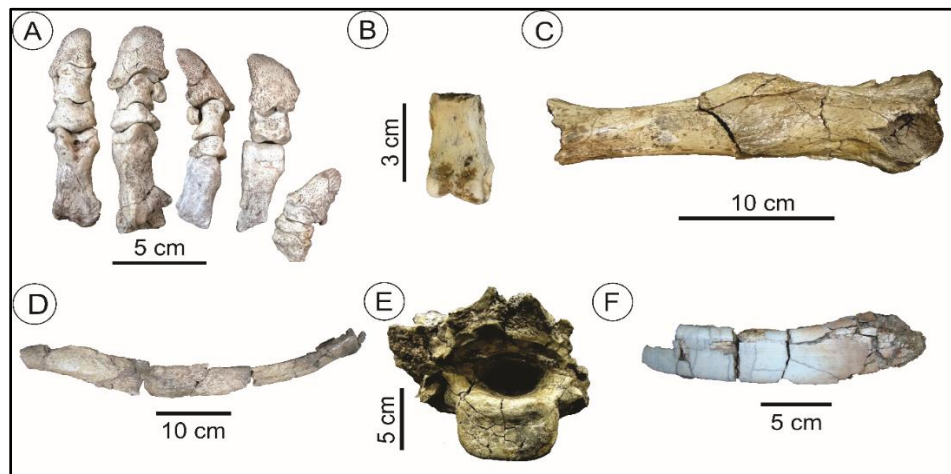


Lámina 5-7. Grado de fracturación. Entero: A. Falanges de *Pampatherium typum* (PVE-F37); Una rotura: B. Metacarpal de Pampatheriidae indet. (PVE-F140); Dos roturas: C. Húmero de *Pampatherium typum* (PVE-F50); Mas de dos roturas: D Costilla de *Scelidothorium leptocephalum* (PVE-F73). E. Vértebra de *Pampatherium* sp. (PVE-F27); F. Incisivo de *Toxodon* sp. (PVE-F84).

En el NF 2 se recuperaron 15 elementos correspondientes a huesos largos; 5 de ellos enteros (Figura 5-9 A). Aquellos restos que se encontraban representados por menos de la mitad de su estructura, presentaron igual número de registros que los completos. Entre ellos, más de la mitad se encuentran representados por epífisis de fémures, ulnas y húmeros. Contaron con menos registros las porciones de especímenes que son mayores a la mitad del hueso original (epífisis y diáfisis de dos húmeros y una tibia), mientras que aquellos que se encuentran incompletos están

representados por dos fémures casi enteros. En cuanto al ángulo de rotura todos presentan fracturas transversales, seguidas por las longitudinales y finalmente las espirales (Figura 5-9 B). En tanto que, para las mixtas, la combinación registrada fue transversal/longitudinal.

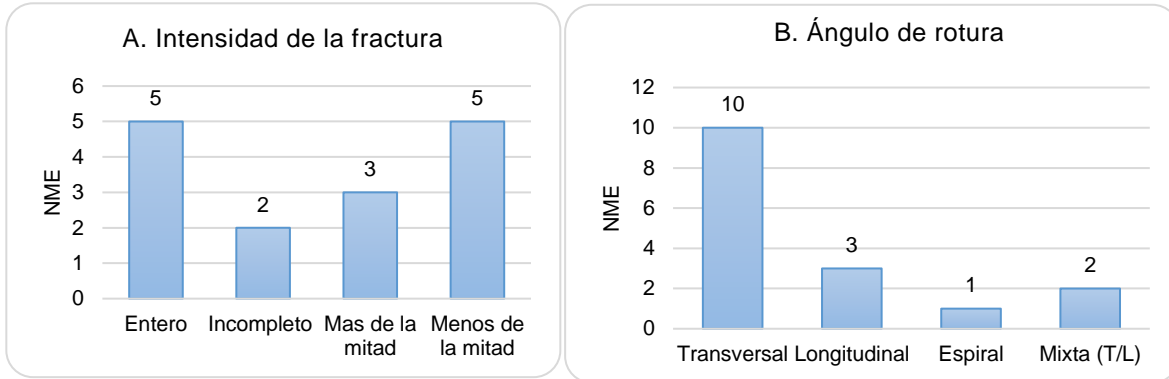


Figura 5-9. Intensidad de fracturas y tipos de ángulos registrados sobre huesos largos en NF 2. A. Intensidad de la fractura. B. Tipos de roturas en base a los ángulos registrados. (T/L=Transversales/Longitudinales)

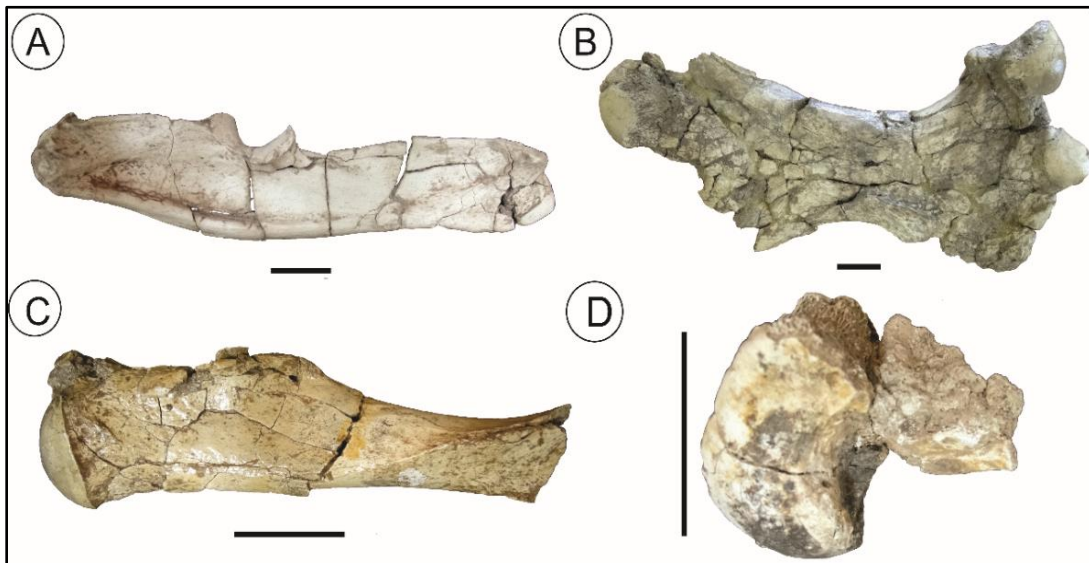


Lámina 5-8. Intensidad de rotura en elementos correspondientes a huesos largos. Entero: A. Ulna derecha de *Pampatherium typum* (PVE-F136); Incompleto: B. Fémur izquierdo de *Glyptodon* sp. (PVE-F126); Más de la mitad: C. Extremo distal y diáfisis de húmero izquierdo de *Pampatherium typum* (PVE-F50); Menos de la mitad: D. Epífisis distal de fémur de *Glyptodon* sp. (PVE-F35). Escalas 5 cm.

Para el NF 3, la mayoría de los ejemplares presentaron roturas, los demás se conservaron completos (Figura 5-10 A). Entre estos últimos se registraron elementos de autopodio: carpo/tarso (NME=13), falanges (NME=5), estos se caracterizan por la alta densidad estructural que poseen, y eso los hace más resistentes (Figura 5-10 B - Lámina 5-8 A) y otros, como un radio-ulna.



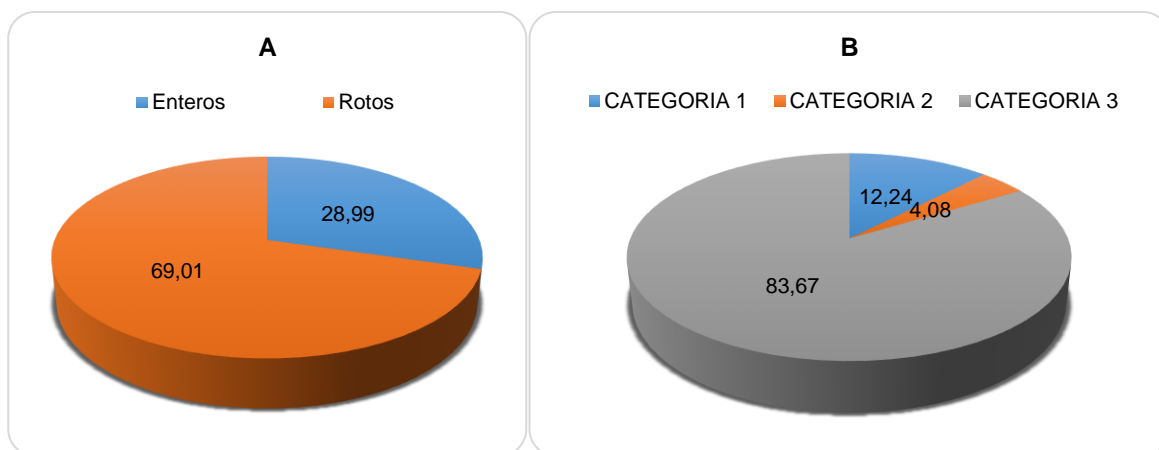


Figura 5-10. A. Frecuencia relativa de elementos esqueléticos completos y rotos en NF 3. B. Frecuencia relativa de categorías con presencia de roturas en NF 3.

Entre los incompletos (Figura 5-11 - Lámina 5-7 B-F) los mejor representados fueron los agrupados dentro de la categoría 3 (hemimandíbulas, dientes, cráneos y costillas). Cuatro hemimandíbulas estaban casi completas, con ausencia de la región anterior o posterior de las mismas, mientras que otras solo preservan el cuerpo mandibular con los dientes en sus alvéolos (NME=3), en tanto que una de las mandíbulas que se encuentra casi completa carece de dientes y rama ascendente. Las vértebras están representadas por cuerpos vertebrales. Dos de los cráneos solo preservan la región anterior. Los dientes se encuentran en estado muy fragmentario, representados principalmente por las coronas. Los restos indeterminados de este nivel se agruparon dentro de la categoría 3. En la categoría 1 se registraron: una tibia, un fémur, un radio, y un diente. La categoría 2 registró una falange incompleta y una fíbula.

En el NF 3 predominan las fracturas con superficies escalonadas (45,10%), al igual que las lisas (45,10%), mientras que las mixtas son las menos representadas (7,84%).



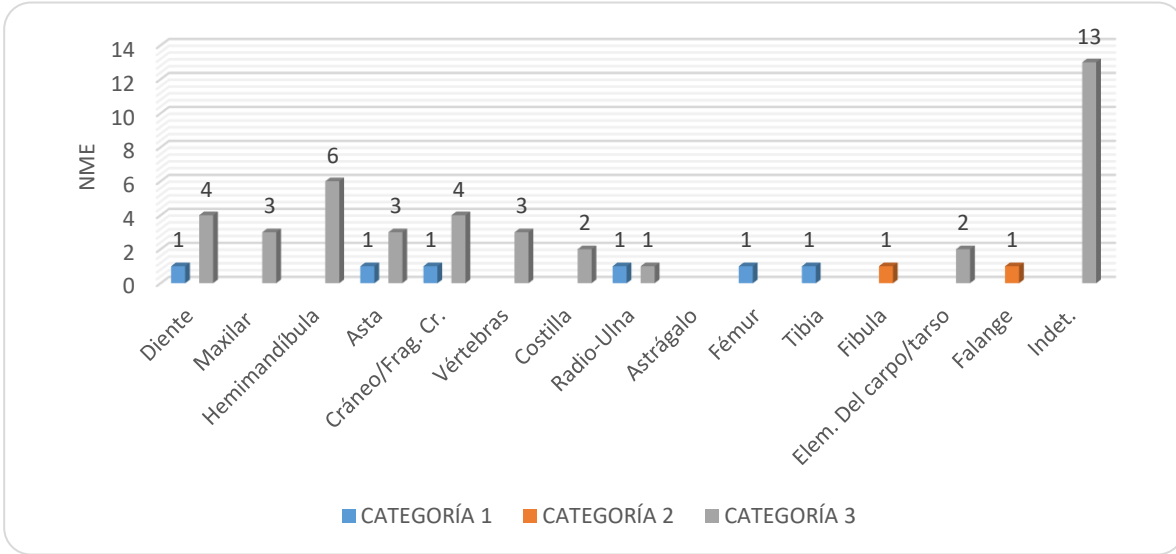


Figura 5-11. Representación gráfica de los elementos presentes en cada una de las categorías del NF 3 de la Formación Río Bermejo.

En el NF 3 se recolectaron 6 ejemplares correspondientes a huesos largos. Respecto de la intensidad de las fracturas, los que presentaron más registros fueron los incompletos, mientras que las demás categorías cuentan solo con un registro cada una (Figura 5-12 A). En cuanto al ángulo de rotura fueron más frecuentes las fracturas transversales y la restante presentó fracturas mixtas, siendo la combinación de las fracturas longitudinales/espaciales (Figura 5-12 B).

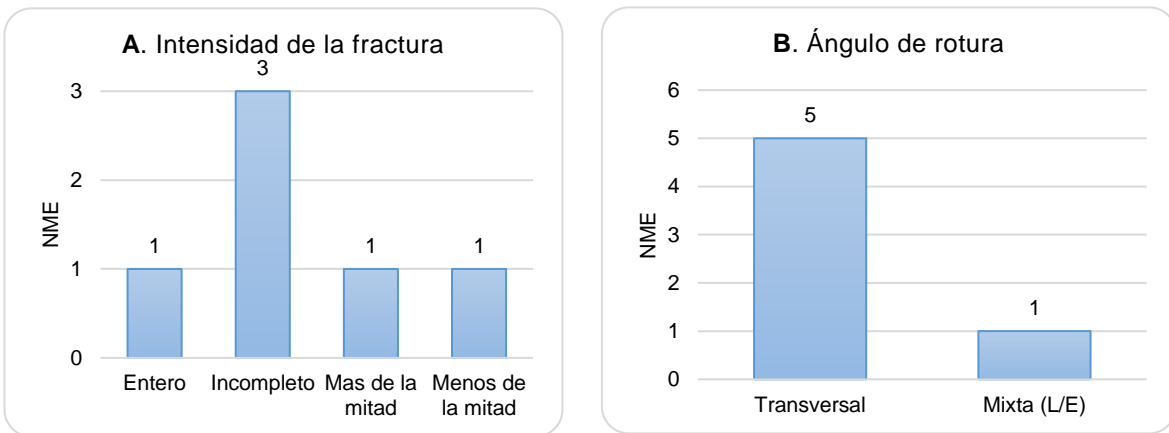


Figura 5-12. Intensidad de fracturas y tipos de ángulos registrados sobre huesos largos en NF 3. A. Intensidad de la fractura en NF 3. B. Tipos de roturas en base a los ángulos de registrados en NF 3.

Los restos obtenidos del NF 1 son escasos, no obstante, registra la única coraza que se recuperó completa en toda la asociación de la Formación Río Bermejo, los demás restos

recuperados de este nivel son fragmentarios. En este escenario, debido a que los restos son escasos no es posible realizar una correcta apreciación sobre la intensidad de los procesos que afectaron a este nivel.

El NF 2 presentó un escaso registro de elementos completos. El predominio de fracturas con ángulos transversales es indicio de que se encontraban secos y sin componentes orgánicos. Por otro lado, la presencia de fracturas longitudinales y transversales indican que las mismas se produjeron durante la etapa post-enterramiento, al igual que las superficies de fracturas escalonadas seguidas por la combinación lisas. También se registraron fracturas espirales (típicas de la etapa pre-enterramiento). Es frecuente que dos (o más) fragmentos se encuentren en su posición original, separados por algo de sedimento entre las distintas porciones (Lámina 5-8 A), por lo que se interpretó que se fracturaron durante la etapa post-enterramiento. El hecho de que han permanecido unidos o cercanos es indicador de que los mismos no han sufrido reelaboración tafonómica.

En el NF 3 fue bajo porcentaje de elementos que se preservaron completos. Fue significativo el porcentaje de elementos que presentaron algún tipo de rotura, predominando aquellos con un alto grado de fracturación. El predominio de fracturas transversales permitió interpretar que las mismas tuvieron su origen durante la etapa post-enterramiento. En cuanto a la intensidad de fractura sobre huesos largos, se puede afirmar que al igual que en el NF 2, predominan aquellos restos que se preservaron más completos.

En cuanto a las superficies de fractura (Lámina 5-9), las escalonadas fueron más abundantes que las lisas, aunque también se presentan de forma combinada. Siguiendo la interpretación del nivel anterior, se sugirió que fueron producidas durante la etapa post-enterramiento. En este contexto se interpreta que en ambos niveles la etapa post-enterramiento jugó un rol importante, ya que la composición de los depósitos hospedantes con predominio de arcillas favoreció la fracturación debido a su contracción y expansión; sin embargo, a pesar del alto grado de fracturación muchos de los restos permanecieron unidos (Lámina 5-9 A), con sedimento rellenando los espacios de fracturas en algunos casos.

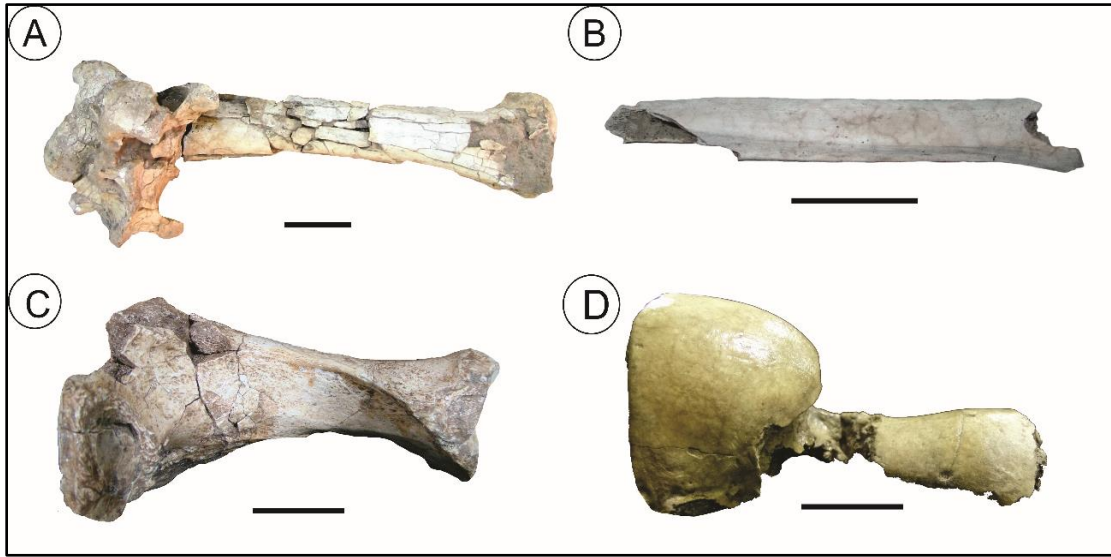


Lámina 5-9. Ángulo de rotura en huesos largos y superficie de fractura. A. Fémur con ángulo de fractura mixto (transversal, espiral y longitudinal) con superficie de fractura lisa en Camelidae indet. (PVE-F4); B. Radio-ulna diáfisis con ángulo de fractura espiral de superficie lisa en *Lama guanicoe* (PVE-F89); C. Tibia derecha con ángulo de fractura transversal con superficie escalonada en *Scelidotherium leptcephalum* (PVE-F73); D. Fémur con fractura longitudinal de superficie escalonada en *Glyptodon* sp. (PVE-F19). Escalas 5 cm.

### **Formación Toropí/Yupoí**

En la asociación de Arroyo Toropí predominaron los elementos esqueléticos enteros, es decir aquellos que pertenecen a la categoría 0 (Figura 5-13 A - Lámina 5-10). En los dos miembros, las frecuencias de cada una de las categorías fueron similares, siendo la categoría 3 la mejor representada, ya que los restos se caracterizaron por presentar 3 o más fracturas (Figura 5-13 B). Dentro de los elementos que se conservaron enteros en el Miembro Inferior se reconocieron principalmente vértebras (NME=11), elementos del carpo/tarso (NME=9), falanges (NME=8), calcáneos (NME=8) y astrágalos (NME=5), en tanto que los dientes (NME=3) fueron poco frecuentes. Los elementos registrados para esta categoría se caracterizan por presentar una alta densidad estructural, rasgo que favorece la preservación.

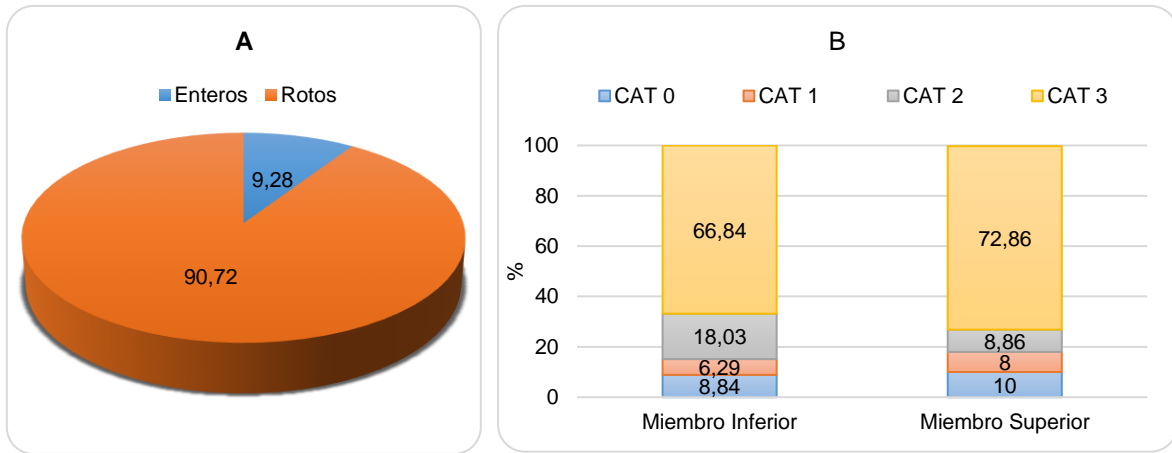


Figura 5-13 A. Frecuencia relativa de elementos esqueléticos completos y rotos en la Formación Arroyo Toropí. B. Frecuencia relativa de categorías con presencia de roturas en los miembros inferior y superior de la Formación Toropí/Yupoí.

Los elementos esqueléticos registrados en el Miembro Inferior que presentan algún grado de rotura se encuentran representados en la Tabla 5-14. En la categoría 3, es decir aquellos que presentan tres o más fracturas, se encontraron altas frecuencias de vértebras, las cuales solo conservaban el cuerpo vertebral, además dientes y mandíbulas bastante completas, pero con varias fracturas. Los húmeros preservaron sus epífisis y algún segmento de la diáfisis, en tanto los fémures están representados únicamente por sus diáfisis. También se registraron costillas, fragmentos de cráneo y escápulas. Se incluyen en esta categoría las corazas y tubos caudales, así como los caparazones de tortugas, ya que los mismos están desarticulados, pero se destaca que las placas y osteodermos presentan roturas. Finalmente, se incluyen en esta categoría los elementos indeterminados. En el Miembro Inferior se observó un predominio de restos con la superficie de rotura de tipo escalonada (NME=166), seguido por las lisas (NME=74) y finalmente las combinadas o mixtas (NME=11).

Elemento anatómico	Cat 1	Cat 2	Cat 3
Diente	4	2	19
Maxilar	-	-	4
Mandíbula	2	3	9
Asta	1	-	-
Cráneo/Fragmento craneano	-	1	3
Vértebra	1	88	27
Atlas	-	-	-
Costilla	2	-	6
Escápula	1	-	3
Clavícula	2	-	-
Coracoides	2	-	-
Pelvis	3	-	3
Húmero	1	-	7
Radio	1	-	-
Ulna	3	-	1
Fémur	4	3	2
Tibia	1	2	2
Fíbula	-	-	1
Rotula	2	-	-
Calcáneo	1	-	1
Astrágalo	4	-	-
Elementos del carpo/tarso	4	1	6
Falange	-	2	-
Defensa	-	-	3
Epífisis	-	-	1
INDET	1	-	83

Tabla 5-14. Cantidad de elementos que presentan algún grado de rotura registrados en cada una de las categorías en el Miembro Inferior de la Formación Toropí/Yupoí.

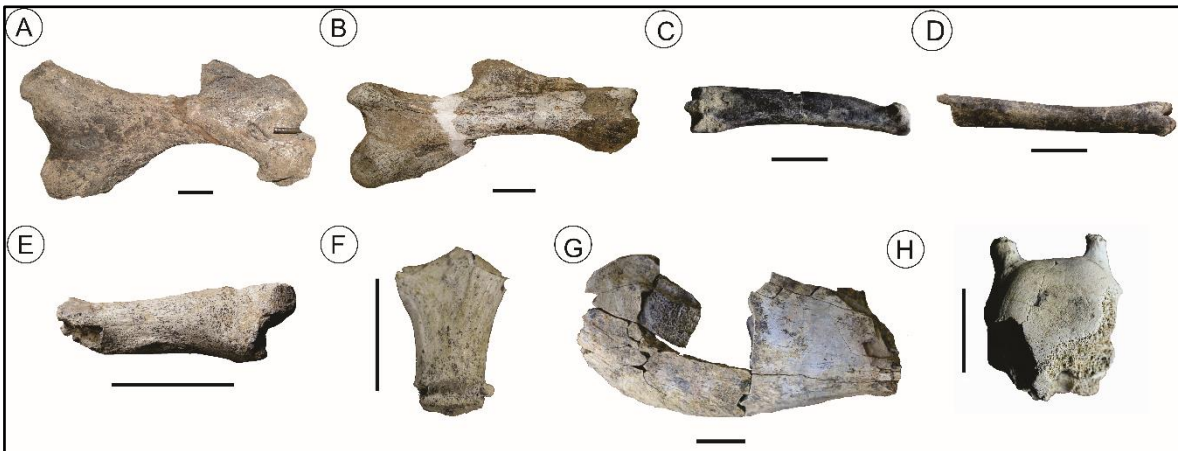


Lámina 5-10. Grado de rotura y fracturación: A. Fémur derecho completo de *Neosclerocalyptus* cf. *N. paskoensis* (CTES-PZ 1593); B. Fémur derecho completo de *Holmesina paulacoutoi* (CTES-PZ 7495); C. Metatarsal incompleto (una rotura) de *Macrauchenia* sp. (CTES-PZ 7764); D. Extremo distal con dos roturas de tibia de Rodentia indet. (CTES-PZ S/N 1); E. Diáfisis de fémur con dos roturas de *Chelonoidis* cf. *Ch. lutzae* (CTES-PZ 7781); F. Fragmento de asta con roseta con dos roturas de *Morenelaphus* sp. (CTES-PZ 1605); G. Hemimandíbula con más de dos roturas de *Toxodon* sp. (CTES-PZ 7784); H. Vértebra con más de dos roturas de Glyptodontidae indet. (CTES-PZ 7803). Escalas 5 cm.

En el Miembro Superior, fueron frecuentes las vértebras (NME=10), elementos del carpo/tarso (NME=8) y las falanges (NME=6) en la categoría 0, es decir aquellos elementos que se preservaron completos. Los elementos con algún grado de rotura se encuentran representados en la Tabla 5-15. La categoría 3 incluye principalmente por fragmentos de costillas, cuerpos

vertebrales, fragmentos de dientes, epífisis, diáfisis de fémures y mandíbulas. Al igual que en el Miembro Inferior, en esta categoría se incluyen las corazas y tubos caudales de cingulados y los caparazones de testudines, así como también los elementos indeterminados. A su vez, en el Miembro Superior predominaron los que presentaron fracturas lisas (NME=78), seguidas por las escalonadas (NME=59) y finalmente las mixtas (NME=8).

Elemento esquelético	Cat 1	Cat 2	Cat 3
Diente	7	4	29
Mandíbula	-	4	13
Asta	1	2	-
Cartilago faríngeo	-	-	2
Cráneo/Fragmento craneano	-	-	4
Vértebra	1	2	33
Atlas	-	-	-
Costilla	-	-	38
Pelvis	-	-	1
Radio	2	-	-
Ulna	1	-	2
Fémur	-	2	18
Calcáneo	1	-	-
Astrágalo	2	-	-
Elementos del carpo/tarso	8	-	-
Falange	4	-	-
Defensa	-	-	1
Diáfisis	-	-	5
Indet.	1	-	12

Tabla 5-15. Cantidad de elementos que presentan algún grado rotura en cada una de las categorías en el Miembro Superior de la Formación Toropí/Yupoí.

Para la Formación Toropí/Yupoí en Arroyo Toropí la intensidad de fractura en huesos largos fue evaluada en ambos miembros bajo estudio (Lámina 5-11). En total se registraron 46 ejemplares, en la mayoría (NME=25) solo se preservó más de la mitad del elemento, mientras que en los restantes se presentaban menos de la mitad (NME=9) o estaban incompletos (NME=7), los menos frecuentes fueron los completos (NME=5). En el Miembro Inferior se registraron 32, la mayoría preservaron más de la mitad de su estructura (Figura 5-14 A). Por otro lado, en el Miembro Superior la mayor frecuencia de registros estuvo dada por elementos que se encontraban representados por menos de la mitad de su totalidad (Figura 5-14 A).

Los ángulos de fracturas registrados en la asociación de Arroyo Toropí fueron longitudinales, transversales y espirales, aunque en algunos casos se presentan combinaciones de dos o tres de ellas (Lámina 5-12). Los tipos de fracturas con mayor frecuencia fueron las transversales, seguidas por las mixtas, mientras que las espirales y longitudinales fueron las

menos frecuentes. Dentro de las mixtas se destacaron aquellas que presentaban la combinación transversal/espiral, seguidas por las transversales/longitudinales y en menor medida la combinación de las tres, transversal/longitudinal/espiral (Figura 5-14 B).

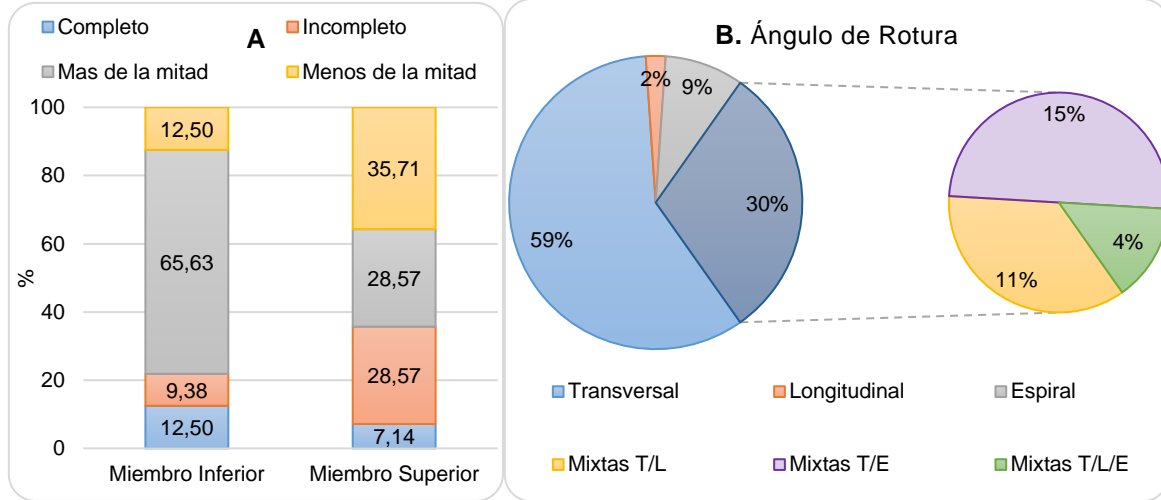


Figura 5-14. A. Frecuencia relativa respecto de la integridad de huesos largos. B. Frecuencia relativa de los tipos de ángulos de rotura identificadas en los huesos largos de los miembros inferior y superior de la localidad del Formación Toropí/Yupoí en Arroyo Toropí. (T=Transversal; L=Longitudinal; E=Espiral).

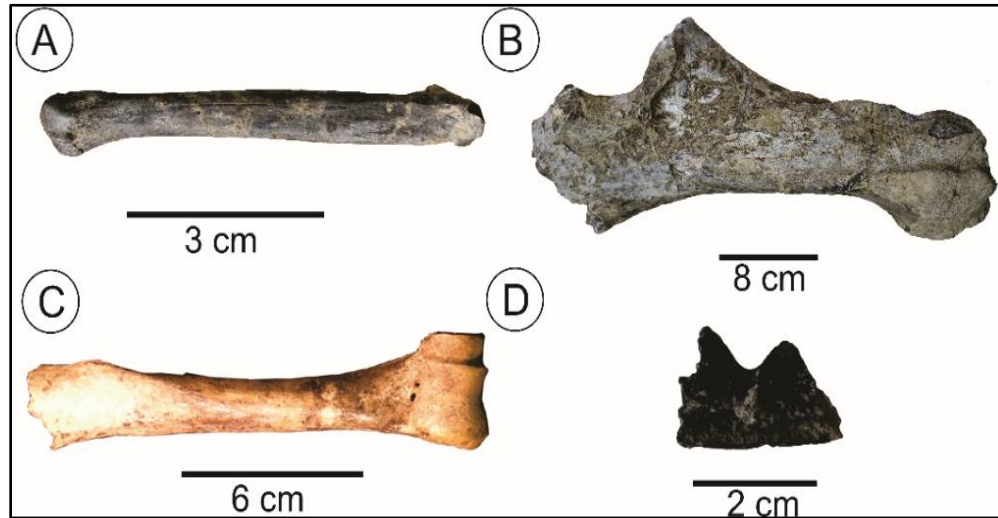


Lámina 5-11. Intensidad de rotura en huesos largos. A. Metápodo completo de *Dolichotis patagonum* (CTES-PZ 3559); B. Ulna derecha incompleta de *Toxodon* sp. (CTES-PZ 7785); C. Húmero izquierdo (representado por más de su mitad) de *Hippocamelus sulcatus* (CTES-PZ 7494); D. Fragmento de ulna (representado por menos de la mitad) de *Euphractus* sp. (CTES-PZ 1655).

En El Planchón se recuperaron escasos elementos sin ningún tipo de rotura, mientras que aquellos rotos estuvieron distribuidos en las diferentes categorías (Figura 5-15 A y B), siendo la 3 la que presenta mayor frecuencia. En el Miembro Inferior, los elementos correspondientes a la categoría 0 (enteros) se encuentran representados por falanges (NME=2), metatarsales (NME=1), atlas (NME=1) y vértebras (NME=2). Mientras que para el Miembro Superior solo se registran elementos correspondientes a la categoría 3 (Figura 5-15 B). Las vértebras (NME=12) son las que presentan mejores registros, aunque solo se preservaron los cuerpos vertebrales. También se registraron un diente, una hemimandíbula, una costilla, una tibia y una defensa. Otro registro muy frecuente fue el de elementos no determinados anatómicamente debido al alto grado de fracturación que presentan.

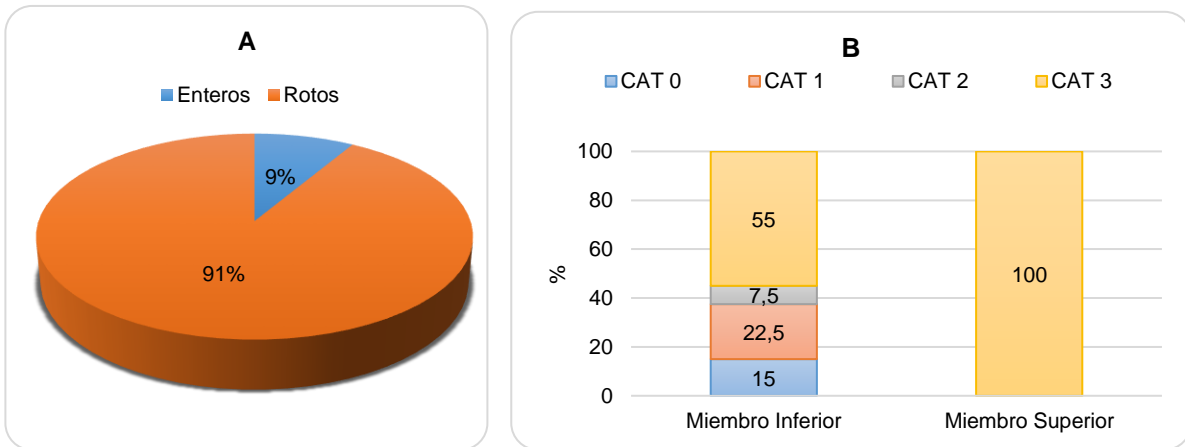


Figura 5-15 A. Frecuencia relativa de elementos esqueléticos completos y rotos en El Planchón. B. Frecuencia relativa de categorías con presencia de roturas en los miembros inferior y superior de la Formación Toropí/Yupoí.

En el Miembro Inferior de El Planchón los restos con rotura incluyen representantes en cada categoría (Figura 5-16). En la categoría 1 predominan los elementos del estilopodio/zeugopodio (húmero, radio y ulna sin las epífisis distales, y fémures, uno solo conserva la epífisis proximal y el otro carece de un fragmento de la epífisis proximal); también dientes, falanges y elementos del carpo/tarso. Los elementos de la categoría 2 son escasos (ulnas sin sus extremos proximales y falanges). La categoría 3 presenta los mayores registros para este miembro, dados por elementos indeterminados, cuerpos vertebrales, dientes, pelvis y costillas. En el



Miembro Superior solo hay registros en la categoría 3. Las vértebras (solo cuerpos vertebrales; NME=12) son las más frecuentes. También se registraron un diente, una hemimandíbula, una costilla, una tibia y una defensa. Otro registro abundante fue el de elementos no determinados anatómicamente.

En El Planchón solo se registraron restos con fracturas escalonadas y lisas. En el Miembro Inferior se registró un predominio de restos con superficies de fracturas lisas (NME=7), seguidas por las escalonadas (NME=5). Mientras que el Miembro Superior el predominio estuvo dado por restos con fracturas escalonadas (NME=3) seguidas de las lisas (NME=1).

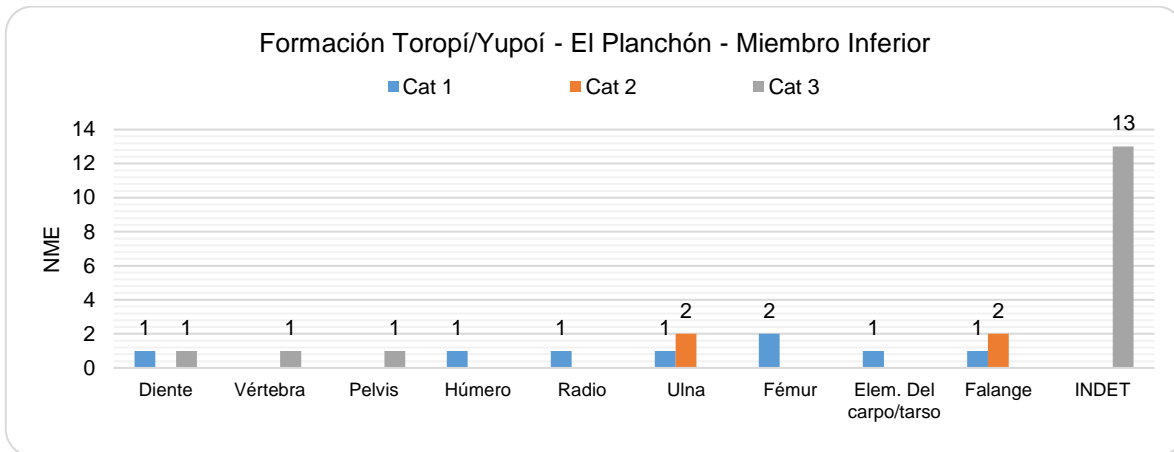


Figura 5-16. Representación gráfica de los elementos que presentan algún grado rotura registrados en cada una de las categorías en el miembro inferior de El Planchón.

En la evaluación de la intensidad de fracturas en El Planchón se registraron 8 ejemplares, de los cuales el 75% (NME=6) están incompletos, mientras que el 25% (NME=2) completos. En el Miembro Inferior, el mayor registro estuvo dados por incompletos, mientras que los restantes son restos que se recuperaron completos (Figura 5-17 A). En el Miembro Superior solo uno se encontró incompleto (Figura 5-17 A). Por otro lado, en El Planchón predominaron las fracturas de tipo transversal, seguidas por la combinación transversal/longitudinal y por último las longitudinales (Figura 5-17 B). En este sentido el Miembro Inferior solo presentó fracturas de tipo transversal y la combinación transversal/longitudinal, mientras que el Superior solo presentó fracturas longitudinales (Figura 5-17 B).

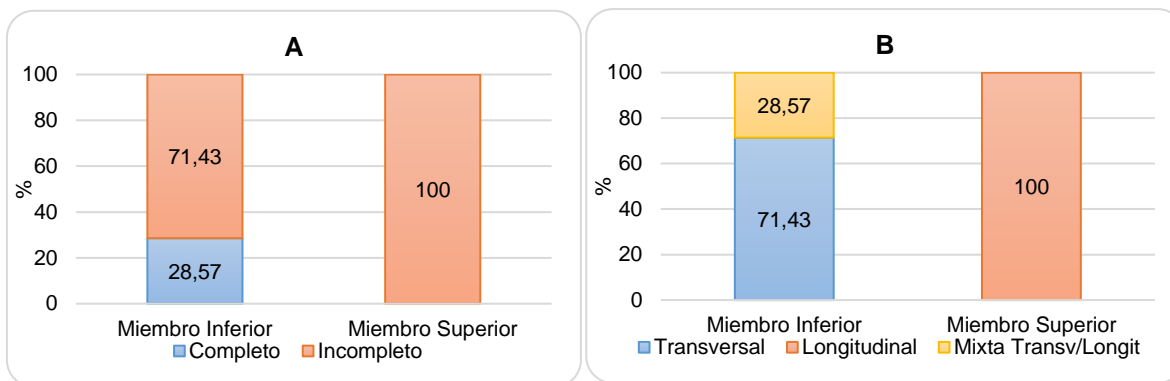


Figura 5-17. A. Frecuencia relativa respecto de la integridad de huesos largos. B. Frecuencias relativas de los tipos de fracturas identificadas en huesos largos en los Miembros Inferior y Superior de la Formación Toropí/Yupoí en El Planchón.

En ambos miembros en Arroyo Toropí se puede observar un porcentaje muy elevado de elementos que presentan la categoría 3 (más de tres fracturas). Todas las categorías evaluadas en esta localidad presentan frecuencias muy similares en ambos miembros, lo que permite afirmar que los procesos destructivos actuaron en igual intensidad. Estos resultados muestran cierta concordancia con los obtenidos para el atributo meteorización, donde la categoría predominante fue la 2, dejando en evidencia que los restos estuvieron expuestos suficiente tiempo como para que los efectos del intemperismo cause modificaciones en los mismos, como grietas bien delimitadas que generaron mayor debilidad y por ello, el alto grado de rotura. Es importante señalar que la mayoría de los elementos que presentan roturas son aquellos con mayor susceptibilidad a las alteraciones (vértebras, costillas, cráneos). En este contexto, la frecuencia de los tipos de superficies de fracturas en ambos miembros fue distinto, infiriendo para el inferior un proceso pre-enterramiento más intenso, debido al predominio de fracturas escalonadas por sobre las lisas, ya que los huesos aún preservaban parte de su componente orgánico, indicando una rotura temprana del elemento. En el superior predominan las fracturas lisas, características de la etapa post-enterramiento, ya que este tipo de superficies se dan cuando el hueso ha perdido gran parte de sus componentes orgánicos.

En la localidad del Arroyo Toropí la intensidad de rotura fue un atributo muy importante en los huesos largos, con el 90% de los mismos presenta ausencia de alguna de sus partes,

recuperándose enteros solo un 10%. Si bien en ambos miembros analizados se observa una clara distribución en todas las categorías, se puede establecer que la mayoría solo conservó la mitad o menos de la mitad del elemento. Entre los que presentaron algún tipo de fractura, predominaron aquellos con fracturas transversales, indicando que las mismas se produjeron en la etapa post-enterramiento, por movimiento o compactación de los sedimentos. Fernández-Jalvo y Andrews (2016) plantearon que estas fracturas también pueden ser producidas por pisoteo durante etapas tempranas del enterramiento, o por modificaciones diagenéticas durante la fosilización, o por la compactación de sedimentos. Aunque son escasas las fracturas longitudinales y las espirales, en la mayoría de los casos se encuentran combinadas, permitiendo interpretar que éstas posiblemente se produjeron en etapas tempranas a causa de la meteorización y pisoteo respectivamente, aunque de este último proceso no se cuenta con evidencias suficientes (e.g. lineamientos paralelos, estrías).

En ambos miembros de El Planchón existe un predominio muy marcado de restos en categoría 3, que evidencia el alto grado de fracturación. Al igual que en Arroyo Toropí se puede establecer una estrecha relación entre el grado de meteorización y el grado de fracturación, ya que el intemperismo jugó un papel fundamental en el deterioro de los restos durante su exposición. En el Miembro Inferior el predominio de superficies de fracturas lisas permite inferir una etapa post-enterramiento significativa, en tanto que, en el Miembro Superior predominaron las superficies de fracturas escalonadas sugiriendo para este un proceso pre-enterramiento intenso.

En El Planchón la mayoría de los huesos largos se presentaron completos. Respecto del tipo de ángulo de rotura predominaron las longitudinales en el Miembro Superior, en tanto que en el Inferior, las transversales, indicando de este modo que la etapa pre-enterramiento en el Miembro Superior fue significativa dando lugar a grietas longitudinales que pudieron tener su origen gracias a los efectos de intemperismo, en tanto que en el Miembro Inferior el predominio de transversales indica fracturas tardías, producto de la compresión litostática.

En la asociación completa de la Formación Toropí/Yupoí se puede inferir que los procesos destructivos jugaron un rol muy importante. En efecto, se puede establecer una estrecha relación

entre el grado de meteorización y el grado de fracturación, ya que los elementos meteorizados requieren menos fuerza para fracturarse tal como indicó Lyman (1994).

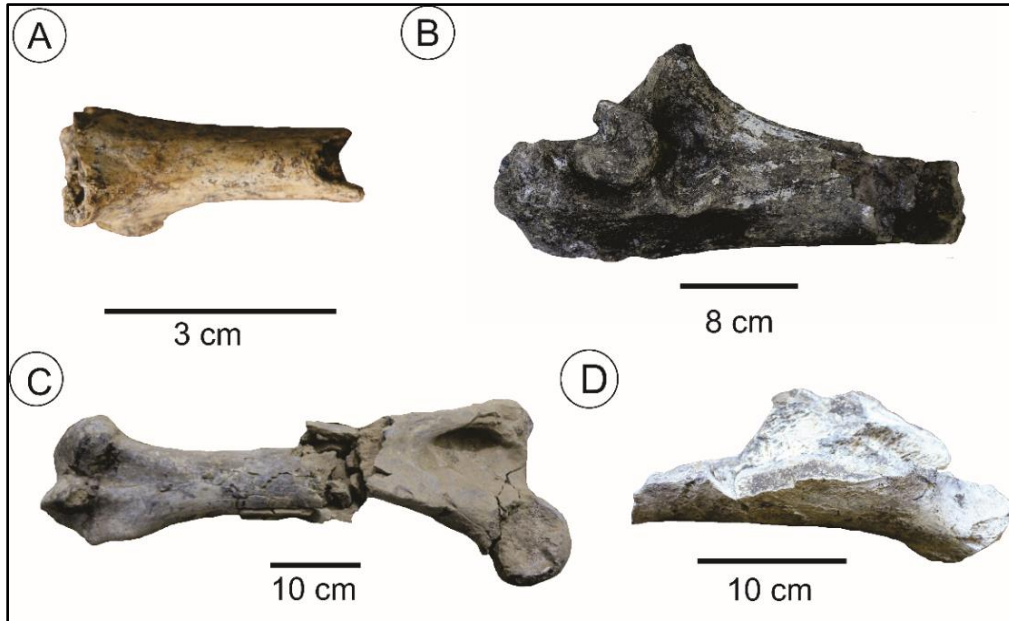


Lámina 5-12. Ángulo de rotura en huesos largos y superficie de fractura. A. Extremo proximal de fémur de *Myocastor* cf. *M. coypus* con ángulo de rotura en espiral y superficie de fractura lisa (CTES-PZ 3561); B. Ulna derecha de *Toxodon* sp. con ángulo de rotura transversal y superficie de fractura escalonada (CTES-PZ7782); C. Fémur de derecho de *Toxodon* sp. con ángulo de rotura transversal y superficie escalonada (CTES-PZ7785); D. Diáfisis de húmero de *Toxodon* sp. con ángulo de rotura mixta (transversal/longitudinal) y superficie lisa (63 N/C).

Si bien en ambas formaciones bajo estudio se registraron distintos tipos de fracturas, éstas se produjeron en distintas etapas de la historia tafonómica de cada asociación. En la Formación Río Bermejo, el predominio de fracturas transversales se puede vincular principalmente con la retracción y expansión de las arcillas, componente principal de los niveles hospedantes, es decir que se produjeron durante la etapa post-enterramiento. En tanto que, en la Formación Toropí/Yupoí el predominio de las fracturas longitudinales tuvo su origen durante la etapa pre-enterramiento cuando los huesos aún se encontraban frescos, interpretando así que la causa principal de las fracturas fue producto de los efectos del intemperismo, generando fracturas longitudinales en los restos, debido a un tiempo de exposición considerable a los procesos meteorizantes (Behrensmeyer 1978; Marshall, 1989; Behrensmeyer *et al.*, 1989). En este contexto, Montalvo *et al.* (2019) han registrado un elevado número de fracturas en restos durante la etapa

pre-enterramiento en niveles interpretados como llanuras de inundación, que fueron rellenadas posteriormente con sedimentos del nivel hospedante, también estos autores registraron casos similares a los de la Formación Río Bermejo, donde atribuyen las grietas observadas en algunos ejemplares a la acción del crecimiento expansivo de las arcillas que componen los niveles portadores. Por su parte, Viseras *et al.* (2006) registraron restos de vertebrados en sistemas fluviales de tipo meandriforme, donde la mayor acumulación de los restos se dio en los niveles interpretados como de canal abandonado, que posteriormente fue bioturbado, este nivel presentó un predominio de fracturas post-enterramiento, relacionadas con la composición del nivel hospedante, en este caso; arenas, limos y arcillas. Por su parte, Araújo-Junior *et al.* (2013c) registraron una asociación con fracturas post-enterramiento, ya que sugieren que estas son producto de la presión litostática.

### **Grado de Desarticulación**

De acuerdo a Lyman (1994) la desarticulación hace referencia a la disociación anatómica de los elementos del esqueleto y suele ser el primer paso en la pérdida de su integridad anatómica. El tejido blando mantiene las articulaciones unidas, la ruptura química o mecánica, y la eliminación de éstos tejidos dan lugar, en última instancia, a la desarticulación (Schafer, 1962, 1972; Payne, 1965; Toots, 1965; Dodson, 1973; Coe, 1978; Hill, 1980; Micozzi, 1986;). Domingo (2009) sostiene que un enterramiento rápido del cadáver mitiga la acción de los agentes causantes de la eliminación del tejido blando. El proceso de desarticulación puede ocurrir poco tiempo después de la muerte, previo al enterramiento, por corrientes de agua, descomposición, biodegradación, pisoteo, depredación o carroñeo, entre otros; así como también luego del sepultamiento, debido a fenómenos de bioturbación o reelaboración, entre otros.

Hill (1979:744) concluye que "los controles determinantes de los patrones [de desarticulación] son inherentes a la anatomía del propio animal muerto y, por lo tanto, independientes de los agentes con los que se realiza". Estos patrones también dependen de los factores externos a los que están sometidos los restos (condiciones climáticas, ambientales,

pisoteo y organismos necrófagos), por lo que, en determinadas circunstancias, pueden ser utilizados como indicadores de condiciones paleoecológicas y paleoambientales (Hill, 1979; Behrensmeyer, 1991).

El análisis de la desarticulación aporta información valiosa sobre el tiempo que ha transcurrido desde la muerte del animal hasta su enterramiento, de modo que la presencia de elementos articulados que tienen un orden de desarticulación temprano indicaría un enterramiento rápido en algunos casos, en tanto que los restos aislados cuya desarticulación es tardía indicarían un período extenso entre la muerte y el enterramiento. Sin embargo, Domingo (2009) sostiene que hay que tomar con precaución este dato ya que puede haber variaciones en función del ambiente en el que se encuentren los restos.

En ambientes terrestres, puede deberse a que diferentes agentes causantes de desarticulación como el pisoteo, los movimientos en el sedimento, el crecimiento vegetal, el carroñeo y/o las corrientes de agua (Hill, 1979; Behrensmeyer, 1991 y referencias allí citadas). En el caso de que un cadáver haya sido incorporado a un medio acuático, la descomposición de los tejidos blandos y la caída sucesiva de elementos esqueléticos al fondo puede dar como resultado que los huesos queden asociados (Hill, 1979). En este contexto, debido al accionar de las corrientes y las oscilaciones del agua, la velocidad de desarticulación es más elevada en los ambientes acuáticos (Korth, 1979; Brand *et al.*, 2003). Se debe tener en cuenta que tanto los carnívoros y/o carroñeros, como el agua, pueden originar concentraciones secundarias compuestas por restos pertenecientes a distintos individuos (Hill, 1979).

### **Formación Río Bermejo**

La Figura 5-18 muestra la diversidad y cantidad de restos en los diferentes grados de desarticulación recuperados en cada nivel de esta formación. Es de importancia remarcar que los restos que se encontraban articulados en el NF 1 corresponden a fragmentos de una coraza. En el NF 2 se registró articulado un cráneo completo con su mandíbula, además de fragmentos de corazas. En el NF 3, los ejemplares articulados corresponden a un asta articulada, a un fragmento de cráneo de *Morenelaphus lujanensis*, y la armadura caudal de *Glyptodon* sp. casi completa.

Cabe destacar que en todos los niveles se dio la ocurrencia de elementos que se encontraban asociados con algunos elementos esqueléticos articulados, como el ejemplar PVE-F 130 del NF 2. Se trata de un cráneo completo articulado a la mandíbula, y asociado a otros elementos esqueléticos (húmero y atlas). En el NF 2, los ejemplares asociados corresponden a una escápula, vértebras y costillas; un cráneo, hemimandíbula, carpales, tibia-fíbula, ulna, húmero y vértebras; y elementos del autopodio, ulna, húmero y vértebras. Mientras que para el NF 3, los registros de ejemplares asociados corresponden a cráneo, mandíbula, radio-ulna, elementos del autopodio y falanges de *Glyptodon* sp.; radio-ulna de *Lama guanicoe* y cráneo, mandíbula, tibia, fíbula, costilla, vértebras y metápodo de *Scelidotherium leptcephalum*.

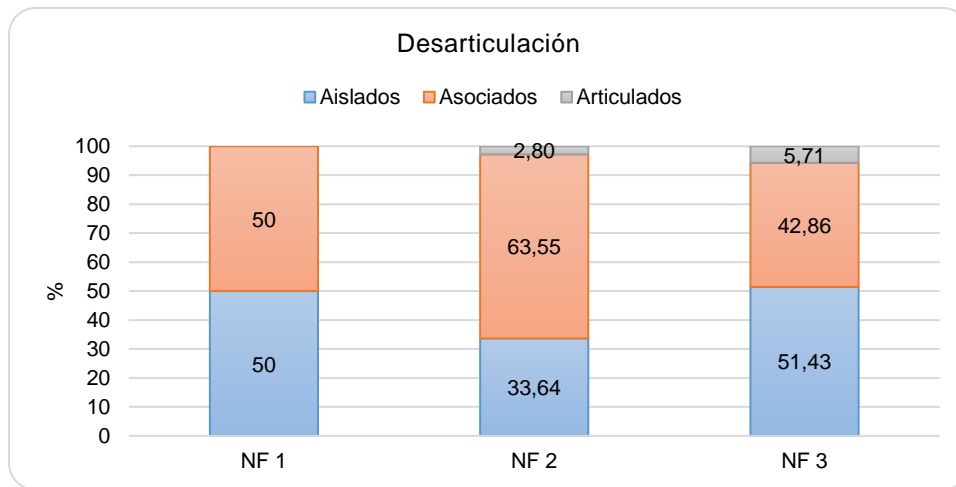


Figura 5-18. Frecuencia relativa de grados de desarticulación en los tres NF analizados.

El registro de ejemplares con distintos estadios de desarticulación en todos los niveles, es un indicador de que las tasas de enterramiento eran desiguales. Esto deja en evidencia que luego de la muerte de los organismos y previo a su enterramiento, los restos estuvieron expuestos un tiempo como para llegar a desarticularse. La presencia de ejemplares articulados, indicaría que éstos se enterraron más rápido debido a un gran aporte sedimentario, mientras aún conservaban tejidos blandos que permitían mantener la conexión anatómica.

Por otro lado, siguiendo lo planteado por Hill y Behrensmeyer (1982) quienes agruparon los elementos según el tiempo transcurrido para que se desarticulen, se puede afirmar que en la

asociación recuperada de la Formación Río Bermejo se registran ejemplares con elementos de desarticulación tardía y otros con elementos de desarticulación temprana. Esto permite interpretar que el grado de desarticulación de los restos pudo estar influenciado por el microambiente donde se encontraba.

### **Formación Toropí/Yupoí**

En Arroyo Toropí se puede observar un claro predominio de ejemplares asociados y articulados (Figura 5-19). En ambos miembros, la mayor frecuencia estuvo dada por elementos asociados. En El Planchón solo se encuentran representadas las categorías asociado y aislado (Figura 5-19 - Lámina 5-13 D).

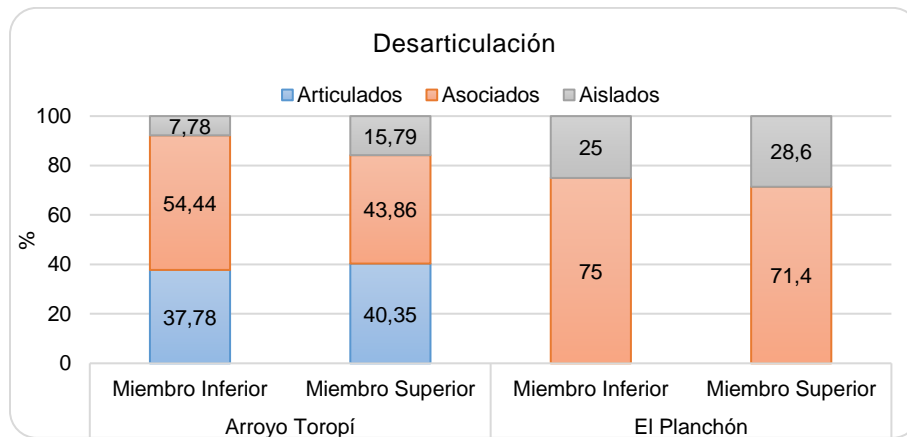


Figura 5-19. Frecuencia relativa de grados de desarticulación en ambas localidades bajo estudio, discriminando los dos miembros.

El predominio de varios ejemplares articulados y otros asociados permite establecer en dichas ocasiones que el tiempo de exposición de los restos fue relativamente corto (Lámina 5-13 A-C). Finalmente, el registro de las tres categorías de desarticulación indica que los restos estuvieron expuestos por diferentes períodos de tiempo, predominando aquellos que fueron sometidos a un rápido enterramiento. Estas condiciones pudieron estar dadas por la intensidad de los eventos propios del sistema fluvial, asociado a una incorporación gradual de los elementos al sustrato.



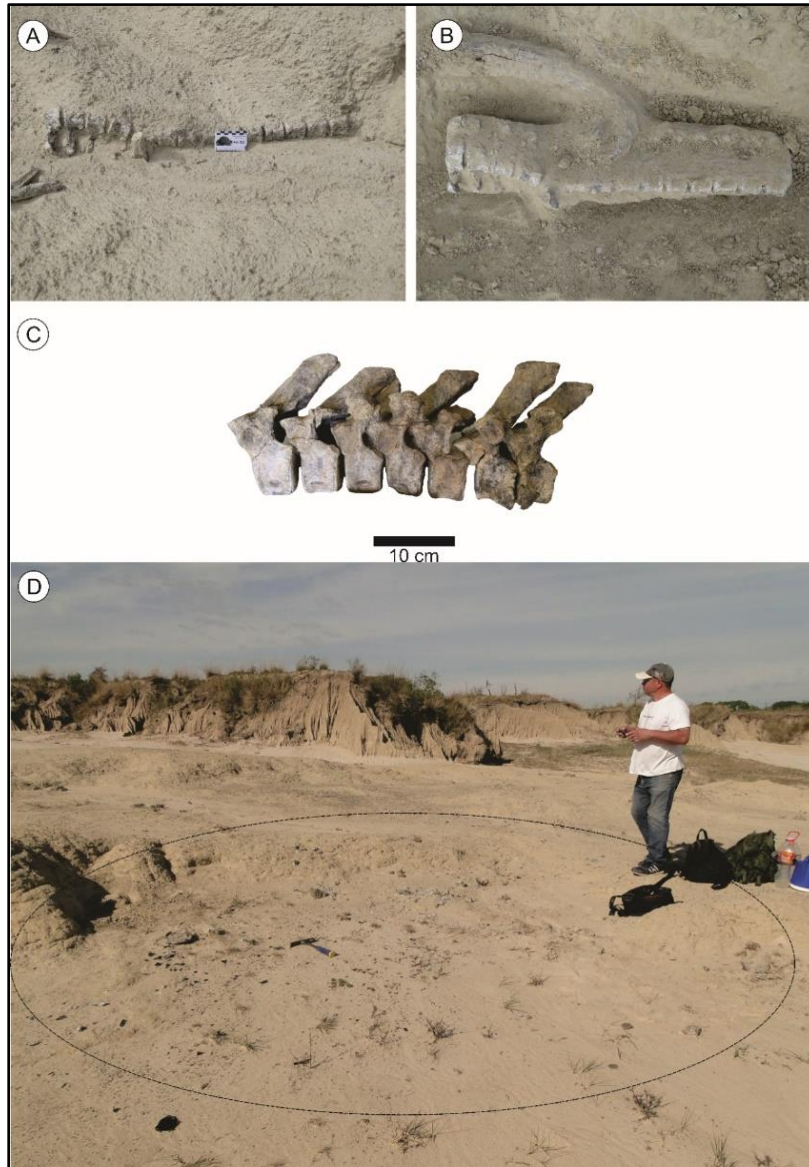


Lámina 5-13. A, B y C. Ejemplar con costillas y vértebras articuladas de *Catonyx tarijensis* (CTES-PZ 7763) en área del Arroyo Toropí. D. Varios ejemplares asociados, vértebra dorsal y falange de *Toxodon* sp. (CTES-PZ 7836), falange ungueal, costilla, ulna, húmero, carpal y radio de Mylodontidae indet. (CTES-PZ 7782), fragmentos de huesos indeterminados y fragmentos de caparazón de Testudinidae indet. (CTES-PZ 7807/08).

Para la Formación Río Bermejo se puede establecer que el predominio de restos asociados y aislados es propio del ambiente de relleno de canal abandonado, tal como lo plantean Behrensmeyer y Hook (1992). Para la Formación Toropí/Yupoí se puede establecer que la presencia de todos los estados de desarticulación, con predominio de ejemplares articulados y asociados, es característica de los ambientes de llanura de inundación (*sensu* Behrensmeyer, 1991). La existencia de ejemplares parcialmente articulados y de otros asociados en ambas

formaciones sugieren un tiempo de exposición en superficie corto, avalado por otros atributos tafonómicos (e.g. bajo grado de meteorización, ausencia de abrasión, pisoteo o actividad de depredadores y/o carroñeros). En este contexto, se puede interpretar que los eventos de rápido enterramiento pudieron estar vinculados a aportes sedimentarios provenientes del canal principal.

Resultados similares fueron obtenidos por Tomassini y Montalvo (2013) en los niveles interpretados como de llanura de inundación que conforman a la Formación Monte Hermoso, donde se registró un marcado predominio de ejemplares desarticulados pero asociados y ejemplares articulados, en tanto que para los niveles interpretados como canal fueron predominantes los restos aislados y dispersos. Por otro lado, Smith (1993) en su trabajo realizado en depósitos de llanura de inundación en el Sur de África observó un marcado predominio de algunos ejemplares articulados y otros asociados, e indicó que el grado de desarticulación varía en función del tiempo de exposición que tuvieron los restos y la frecuencia e intensidad de los flujos hidráulicos vinculados al canal principal.

El registro de ejemplares aislados en ambas formaciones, indicaría que el resto de los elementos que componen el esqueleto del individuo, pudieron ser transportados o destruidos, esto considerando que la mayoría de los restos que se registraron aislados se caracterizan por presentar alta resistencia al transporte (e.g. fémur, mandíbula, dientes, húmero, cráneo). De modo que en algunos casos los restos fueron enterrados rápidamente, y en otros, quedaron suficientemente expuestos para ser transportados/destruidos.

## **MODIFICACIONES ÓSEAS DURANTE LA ETAPA POST-ENTERRAMIENTO – PROCESOS INVOLUCRADOS**

### **Deformación por compresión**

La deformación por compresión es un atributo inherente a la etapa post-enterramiento, y se encuentra directamente relacionada con la carga litostática. Al aumentar la profundidad de enterramiento y la carga litostática durante la diagénesis, los materiales experimentan presiones

cada vez mayores y se produce un esfuerzo mecánico unidireccional (Domingo, 2009). Durante la compresión litostática, los huesos están sometidos a una presión constante, provocando el cambio en las dimensiones lineares del cuerpo dando lugar a la deformación.

El comportamiento del hueso ante la presión litostática está condicionado por su estado al ser enterrado. Si el hueso presenta aún componentes orgánicos, el comportamiento será dúctil y ante presiones no muy intensas la tendencia va ser a la deformación. Johnson (1985) indica que el hueso fresco, que tiene cierta humedad y médula en sus cavidades, se comportará de modo dúctil siendo capaz de soportar grandes presiones y deformaciones antes de fracturarse. Caso contrario ocurre con un hueso fosilizado, el cual ha perdido gran parte de sus componentes orgánicos y, ante la presión, este puede deformarse levemente o hasta romperse, dependiendo de la presión a la que se encuentra sometido. El grado de distorsión de un elemento óseo responde también a la morfología del mismo. Los elementos más grandes, esféricos, delgados y ornamentados serán más susceptibles de sufrir dicha distorsión. La presencia de tabiques o estructuras internas puede incrementar diferencialmente la resistencia mecánica de los elementos óseos (Fernández-López, 2000).

Shipman (1981) indica que cuando la depositación del sedimento es rápida, la compresión procedente del gran peso añadido en poco tiempo genera fracturas en los huesos. Por otro lado, una depositación más lenta puede producir deformación plástica en la que se produce un cambio en las dimensiones originales del fósil sin que se generen fracturas. La composición del sedimento hospedante influye en los efectos compresivos y descompresivos que generan alteraciones en los restos.

### ***Formación Río Bermejo***

En los tres NF analizados se han registrado escasos ejemplares que presentan deformación por compresión. En el NF 2 se registró 5,50% de los restos con deformación, en tanto que en el NF 3 esta frecuencia fue apenas más elevada (8,45%). En el NF 1 se registra una coraza completa (Lámina 5-13 F) que presenta deformación y fracturación producto de compresión.

El mayor registro de restos corresponde a hemimandíbulas y cráneos, aunque también es elevado el registro de vértebras (Lámina 5-13 B) y costillas (Tabla 5-16), húmeros, ulnas, fémures y una cintura pélvica.

	NF 2	NF 3
	NME/%	NME/%
<b>Costillas</b>	13/27,66	1/9,09
<b>Escápulas</b>	2/4,26	-
<b>Cráneos</b>	3/6,38	3/27,27
<b>Hemimandíbulas</b>	4/8,51	5/45,45
<b>Vértebras</b>	8/17,02	1/9,09
<b>Astas</b>	1/2,13	-
<b>Ulnas</b>	1/2,13	-
<b>Dientes</b>	1/2,13	-
<b>Pelvis</b>	2/4,26	-
<b>Fémures</b>	1/2,13	-
<b>Húmeros</b>	2/4,26	-
<b>Corazas</b>	4/8,51	-
<b>Tubos caudales</b>	-	1/9,09
<b>Indet.</b>	5/10,64	-

Tabla 5-16. Frecuencias absolutas y relativas de los distintos elementos esqueléticos (NME) registrados en los NF 2 y 3.

La mayoría de los cráneos muestra una compresión lateral, que afecta a la región de los nasales, premaxilas y maxilas (Lámina 5-14 A, D y E), además, las mandíbulas y el arco cigomático (Lámina 5-13 C) y los frontales también fueron modificados. Otros cráneos presentan modificaciones del foramen magnum y arcos cigomáticos. Todos los ejemplares que presentaron deformación también registraban grietas rellenas con sedimento del nivel que los contenía, lo que significa que, si bien los restos sufrieron deformación por la compresión provocada por la compresión litostática, ésta también provocó fracturas en los restos, lo cual permite inferir que los restos no contaban con suficiente materia orgánica en el momento o que la compresión fue lo suficientemente fuerte como para generar las fracturas en los restos.

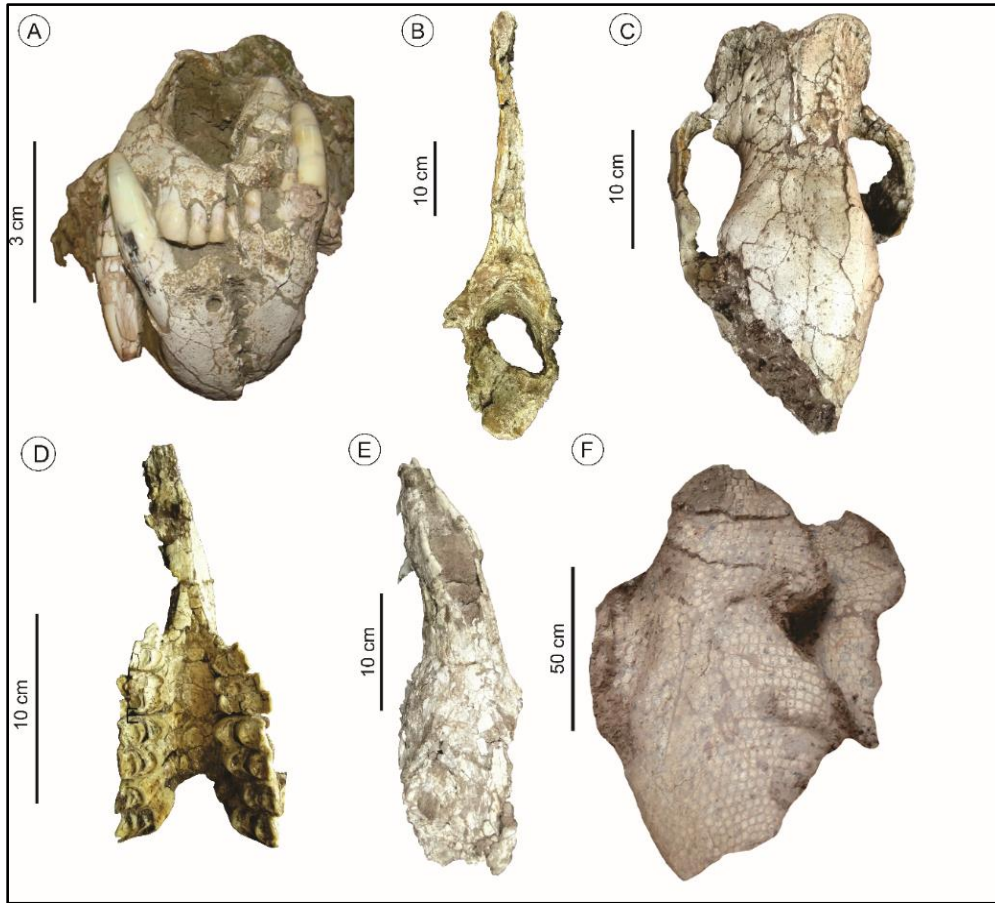


Lámina 5-14. Elementos esqueléticos que presentaron deformación por compresión. A. Cráneo y mandíbula con compresión lateral de *Panthera onca* (PVE-F130); B. Vértebra cervical con deformación del canal neural de Toxodontidae (PVE-F116); C. Cráneo con deformación de arcos cigomáticos de *Scelidotherium leptcephalum* (PVE-F37); D y E Cráneo con compresión lateral afectando principalmente a nasales, premaxilares y maxilares de *Hemiauchenia* sp. y *Hemiauchenia paradoxa*. F. Coraza completa con deformación y aplastamiento de *Neosclerocalyptus* cf *N. paskoensis* (PVE-F69).

De todos los materiales que registraron deformación, ninguno presentó un colapso completo de sus estructuras, por lo que se puede inferir que la deformación plástica jugó un papel importante en la distorsión de los mismos, pero fue suficiente como para generar la fractura de los elementos afectados. Los elementos que registraron deformaciones en esta asociación tienen características en común como: morfología esférica, compuestos por hueso cortical y estructura hueca. Este atributo bien puede estar dado por la compresión litostática de los sedimentos suprayacentes. Otra interpretación vincularía estas deformaciones con eventos de hidratación y deshidratación de los sedimentos portadores que contienen un alto contenido de arcillas y a la alternancia entre periodos húmedos y secos. En este sentido, Behrensmeyer (1975) afirma que los efectos de la compactación son mayores en sedimentos con contenido en arcillas, ya que éstas



pierden un considerable volumen de agua cuando son compactadas. La pérdida y ganancia de agua de este tipo de sedimentos genera expansión y contracción de los mismos como consecuencia de la alternancia de estaciones secas y húmedas. Estos fenómenos de contracción-expansión generan al mismo tiempo presiones en el conjunto del sedimento diferentes a las que se dan por carga litostática (Domingo, 2009). En este contexto, Badiola *et al.* (2009) registraron elementos con evidencias de deformación en depósitos interpretados como pantanos, donde sugieren que los restos fueron enterrados con relativa rapidez en la zona freática y sufrieron un considerable aplastamiento y fragmentación debido a la compactación sedimentaria. En la Formación Río Bermejo es posible que se hayan dado al menos uno de los dos eventos mencionados, dado que el ambiente de depositación favorece, tanto los procesos de dilatación y contracción de las arcillas, así como también la depositación abrupta de sedimentos y en consecuencia la importante carga litostática sobre los restos previamente enterrados.

#### **Formación Toropí/Yupoí**

Los restos con signos de deformación en la asociación recuperada de la Formación Toropí/Yupoí son escasos y alcanzan solo el 2,18% de total. Solo se recuperaron restos con estas evidencias en ambos miembros en Arroyo Toropí (Lámina 5-15).

Los resultados obtenidos sugieren que la presión litostática de los sedimentos suprayacentes no actuó con intensidad luego del enterramiento de los restos.

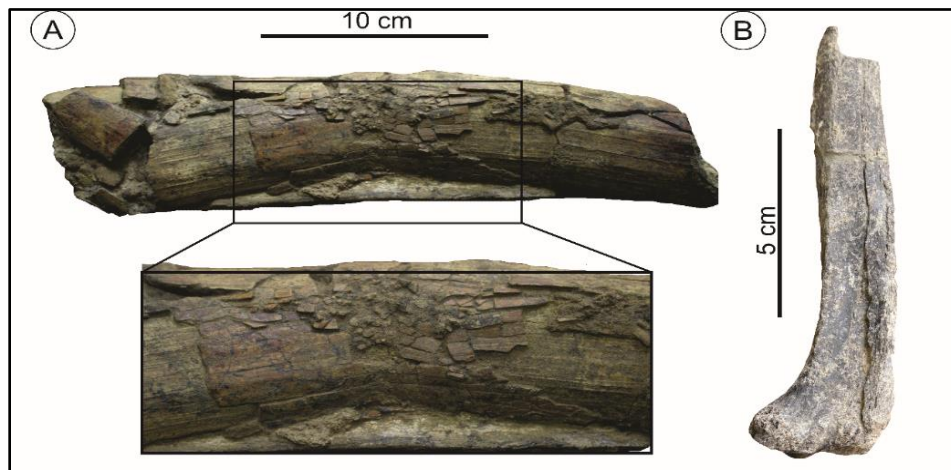


Lámina 5-15. Elementos esqueléticos que presentaron deformación por compresión A. Fragmento de defensa con compresión y deformación con desplazamiento en zona media de *Notiomastodon* sp. (CTES-PZ 7761); B. Extremo distal de tibia con compresión y hundimiento en zona media de Rodentia indet.

## **MODIFICACIONES EN RELACIÓN A LA EVOLUCIÓN DE LOS NIVELES HOSPEDANTES –**

### **PROCESOS INVOLUCRADOS**

#### **Encostramientos calcáreos y rellenos sedimentarios**

Los encostramientos calcáreos, desarrollo de rizoconcreciones y rellenos sedimentarios ofrecen importante información acerca de la historia tafonómica de la asociación y también de sus niveles hospedantes (Montalvo, 2004). La presencia de estos atributos está directamente relacionada con el desarrollo y evolución del sustrato en el que fueron enterrados.

Se define al encostramiento como el revestimiento de los elementos conservados en la asociación formando costras superficiales, que pueden ser o no de origen biogénico (Fernández-López, 2000). El relleno sedimentario puede ocurrir por corrientes hidráulicas que transportan el sedimento al interior de los restos, así como a la actuación de fuerzas tractivas independientes del objeto relleno (acción gravitatoria o bioturbación, por ejemplo). Las cavidades de los elementos pueden ser rellenadas con partículas sedimentarias, antes de que sean definitivamente enterrados o después del enterramiento (Fernández-López, 2000). Klappa (1980) define a las rizoconcreciones como acumulaciones pedodiagénicas de materia mineral en la rizosfera, generalmente acompañada de cementación, puede ocurrir durante la vida o después de la muerte de las raíces de las plantas.

#### ***Formación Río Bermejo***

En los NF analizados se encuentran ejemplares con rellenos sedimentarios y encostramientos calcáreos, aunque no se presentan de forma homogénea en todos los elementos (Figura 5-20 - Lámina 5-16). Para el NF 1, el total de los restos presentó relleno sedimentario. Para el NF 2 se registraron restos con encostramientos (NME=74) y otros con relleno sedimentario (NME=281) aunque también se registraron restos con ambos atributos, por lo cual se le asignó la categoría de mixta (NME=18). Los restantes (NME=354) se caracterizaron por no presentar ninguno de los atributos antes mencionados. Para el NF 3 la mayoría de los registros presentaron relleno sedimentario (NME=78), seguidos por los mixtos (NME=12). No se registraron elementos

que presenten solamente encostramientos, en tanto que los restantes (NME=45) no presentaron ninguno de los anteriores.

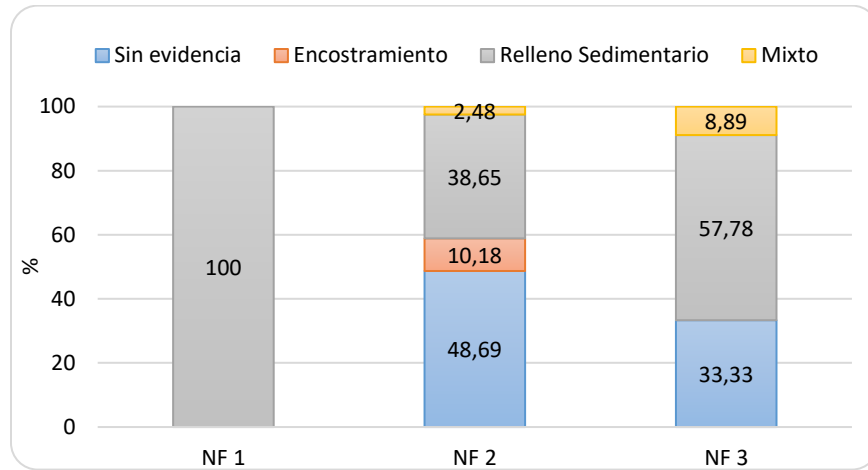


Figura 5-20. Frecuencia relativa de encostramientos, rellenos sedimentarios y combinaciones de ambos para los NF 1, 2 y 3. También se representa la ausencia de los atributos anteriores.

El NF 1, al presentar escasos ejemplares, no permite realizar una precisa inferencia sobre los procesos que afectaron al nivel hospedante. Por su parte, las evidencias registradas en los restos pertenecientes del NF 2 sugieren que la formación del encostramiento calcáreo podría estar relacionada con procesos que ocurrieron en el nivel hospedante, como variaciones en los niveles de la capa freática o en las condiciones de precipitación de los minerales, ya que los restos presentan encostramiento superficial que cubre parcial o totalmente los ejemplares. Aunque con escasos registros, también se registraron elementos que presentaban relleno sedimentario y encostramientos simultáneamente, estos presentan los bordes de las fracturas recubiertos por encostramiento. Este encostramiento permitió definir que las roturas se produjeron antes del encostramiento. Todos los restos que presentan fracturas presentan también relleno sedimentario. Este nivel también presentó una importante cantidad de ejemplares sin encostramiento, ni relleno sedimentario, esto podría deberse a que los procesos que se desarrollaron fueron más acentuados en algunos sectores que en otros.



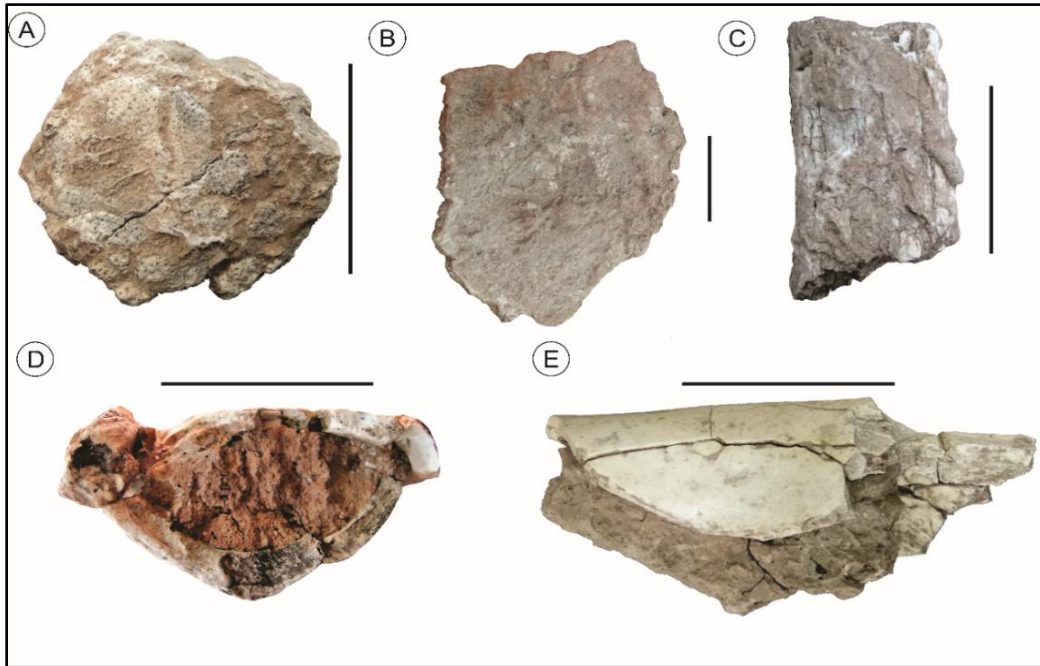


Lámina 5-16. Encostramiento: A. Fragmento indeterminado de *Neosclerocalyptus* sp. (PVE-F1); B. Parte interna de fragmento de coraza de *Glyptodon* sp. (PVE-F2); C. Fragmento indeterminado de *Hemiauchenia paradoxa* (PVE-F21); Relleno sedimentario: D. Fémur de Camelidae indet. (PVE-F21); E. Fragmento indeterminado de *Lama guanicoe* (PVE-F104). Escalas 5 cm.

Para el NF 3 se registró un porcentaje mayor de ejemplares que presentaban relleno sedimentario. En todos los restos las fracturas estaban rellenas con sedimento del nivel hospedante. Por su parte, no se registraron ejemplares con encostramiento calcáreo únicamente, en tanto que se presentaron de manera combinada con los que poseen relleno sedimentario. Mientras que los ejemplares sin encostramientos, ni relleno sedimentario, presentaron menor frecuencia que en el nivel anterior. La presencia de encostramientos calcáreos sugiere condiciones alcalinas y oxidantes del entorno de preservación durante períodos secos (Lyman, 1994; Fernández-López 2000; López-González *et al.*, 2006; Marín Arroyo *et al.*, 2008; Tomassini *et al.*, 2014).

En todos los niveles se registraron elementos con relleno sedimentario similar al nivel hospedante, lo que permite inferir que en ninguno de los niveles analizados se hallaron restos que hayan sufrido reelaboración.

### Formación Toropí/Yupoí

En esta asociación se registró una elevada frecuencia de materiales con encostramientos calcáreos (47,62%), seguido por aquellos que presentaron relleno sedimentario (12,90%). Los restos que no presentaron ninguno de esos atributos también registraron una elevada frecuencia (39,48%).

Entre los ejemplares de Arroyo Toropí predominaron los que presentan encostramientos calcáreos (Figura 5-20 A). Si se tiene en cuenta la frecuencia por miembros, se puede observar que en el Miembro Inferior hay un predominio de elementos con encostramientos calcáreos, seguidos por aquellos que no presentan evidencias (Figura 5-20 B). Un gran número de restos presentan los dos atributos juntos, mientras que en el Miembro Superior el mayor registro estuvo dado por aquellos elementos que no presentaron relleno sedimentario, ni encostramientos calcáreos (Figura 5-20 B).

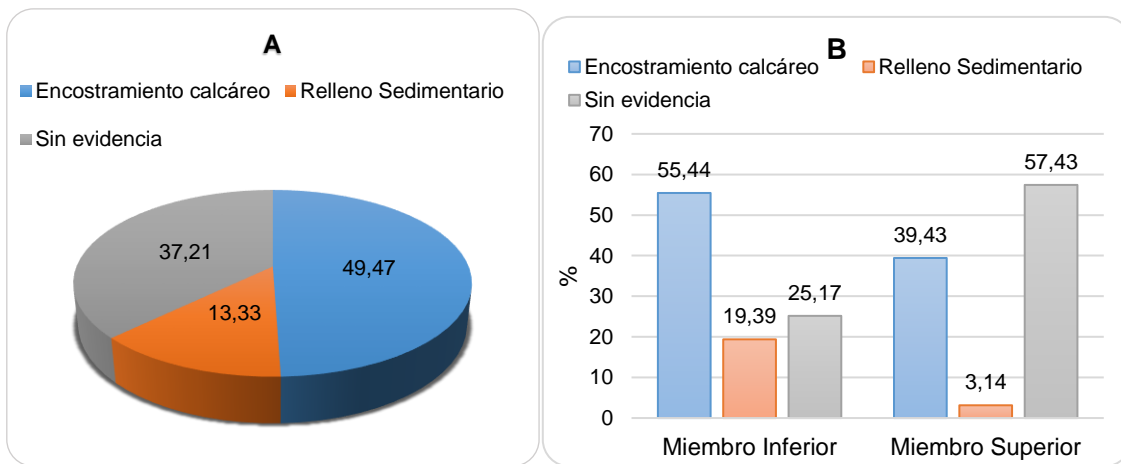


Figura 5-20 A. Frecuencia relativa de elementos con presencia/ausencia de encostramientos calcáreos y relleno sedimentario en la Formación Toropí/Yupoí en Arroyo Toropí. B. Frecuencia relativa de elementos con presencia/ausencia de encostramientos calcáreos y relleno sedimentario en los Miembros Inferior y Superior.

En El Planchón predominaron los ejemplares sin ningún tipo de alteración (Figura 5-21 A). Si se tienen en cuenta los resultados analizados por miembros, resalta que en el Miembro Inferior predominan los restos sin encostramientos ni relleno (Figura 5-21 B) y en el Miembro Superior predominaron los elementos sin ninguno de los atributos evaluados (Figura 5-21 B). En ambos miembros fueron escasos los elementos que presentaron ambos atributos combinados.

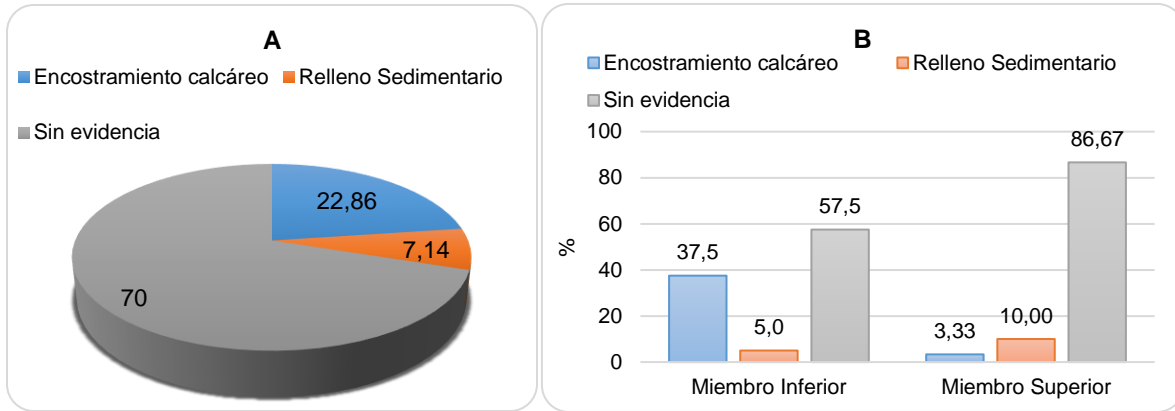


Figura 5- 21 A. Frecuencia relativa de elementos con presencia/ausencia de encostramientos calcáreos y relleno sedimentario en El Planchón. B. Frecuencia relativa de elementos con presencia/ausencia de concreciones calcáreas y relleno sedimentario en los Miembros Inferior y Superior.

En la Formación Toropí/Yupoí fueron muy frecuentes los restos con presencia de rizoconcreciones. El Miembro Inferior de ambas localidades fue el que presentó mayores registros (Figura 5-22).

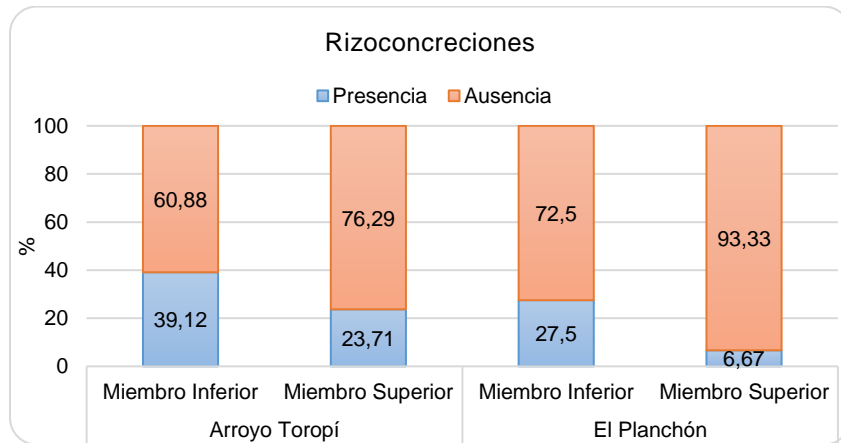


Figura 5-22. Frecuencia relativa de elementos con presencia/ausencia de rizoconcreciones en las dos localidades bajo estudio de la Formación Toropí/Yupoí.

La asociación de la Formación Toropí/Yupoí presentó un alto porcentaje de elementos con encostramientos calcáreos (Lámina 5-17), a su vez éstos son significativamente más frecuentes en el Miembro Inferior en ambas localidades. Éstas estarían vinculadas a la precipitación de soluciones carbonáticas a partir de los fluidos que circulaban por los niveles portadores. La precipitación de carbonatos que dio origen a estos encostramientos puede estar relacionada con

eventos de sucesivas variaciones de la capa freática, lo cual es característico de climas con alternancia entre períodos de mayor y menor humedad. Esto lleva a interpretar que al menos en el momento en que se formaron los encostramientos, los niveles que los contienen debían estar cerca de la superficie expuesta. Según Wright y Tucker (1991) estos encostramientos calcáreos se forman por la cementación, reemplazo e introducción de  $\text{CO}_3\text{Ca}$  en el perfil del suelo, en áreas donde la zona vadosa y el agua de la capa freática se saturan de  $\text{CO}_3\text{Ca}$ . Por otro lado, la presencia de encostramientos calcáreos sugiere condiciones alcalinas y oxidantes del entorno de preservación durante períodos secos (Lyman, 1994; Fernández-López, 2000; López-González *et al.*, 2006; Marín Arroyo *et al.*, 2008; Tomassini *et al.*, 2014).

La ubicación de los encostramientos en cada resto fósil ha permitido establecer en qué momento de su historia tafonómica se produjeron. Por ejemplo, la relación entre los encostramientos y las fracturas, ya que la presencia de encostramiento cubriendo los bordes del espécimen indicará una rotura temprana del resto (Montalvo, 2004). También permite inferir en qué momento los restos que presentan encostramientos calcáreos fueron afectados por otros procesos de origen pedológico, como las impregnaciones por óxidos y corrosiones (Montalvo, 2004).

Las rizoconcreciones son abundantes en restos provenientes del Miembro Inferior de las dos localidades, mientras que en el superior estas rizoconcreciones son poco frecuentes. Estas observaciones permiten interpretar que los restos permanecieron durante un período de tiempo enterrados cercanos a la superficie, en un sustrato con abundante cobertura vegetal. La mayoría de estas rizoconcreciones se registraron sobre elementos previamente impregnados por óxidos, lo que sugiere que éstas se pudieron desarrollar tardíamente durante la etapa post-enterramiento. En estos casos se puede observar la traza de la raíz sobre la superficie del hueso, la identificación del contorno de la misma sugiere que ésta fue previa a la impregnación por dichos óxidos. También se observó que sobre especímenes muy impregnados se provocó cambio de coloración, acción corrosiva de la raíz con el resto.

El relleno sedimentario no cementado encontrado en los elementos que presentaban fracturas estaba constituido por sedimentos provenientes del nivel hospedante. En algunos casos

se encontraba solo rellenando grietas presentes en los restos, en tanto que en los huesos largos se encontraba rellenando la cavidad medular. Cabe destacar que en algunos casos se pudo observar el desarrollo de rizoconcreciones dentro de las cavidades rellenas por sedimentos.

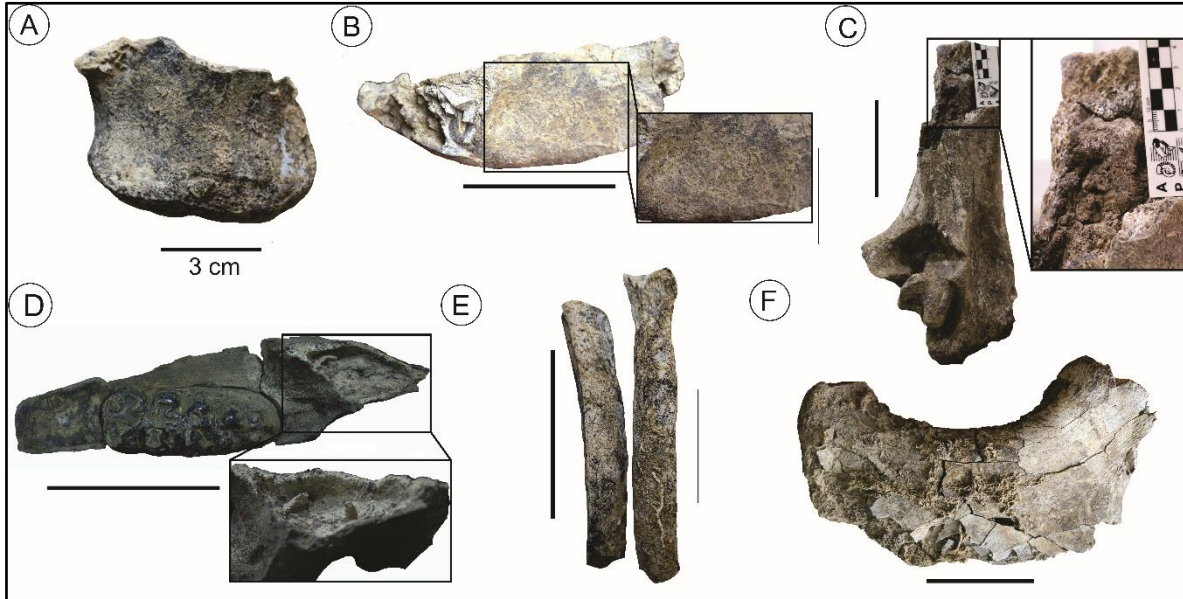


Lámina 5-17. Encostramiento calcáreo: A. Fragmento indeterminado de *Macrauchenia* sp. (CTES-PZ 7764); B. Hemimandíbula de *Lestodon* sp. (CTES-PZ 7790). Relleno Sedimentario: C. Ulna de Mylodontidae indet. (CTES-PZ 7782); D. Hemimandíbula de *Notiomastodon* sp. (CTES-PZ 7761); Rizoconcreciones: E. Costillas de *Catonyx tarijensis* (CTES-PZ 7763); F. Cintura pélvica de *Toxodon* sp. (CTES-PZ 7785). Escalas 10 cm.

En ambas asociaciones estudiadas se registraron restos con presencia de rellenos sedimentarios y encostramientos calcáreos. Estos atributos se encuentran en estrecha relación con la evolución que afectó a los niveles hospedantes. En este contexto, los restos provenientes de las dos formaciones bajo estudio presentan rellenos sedimentarios similares a los de los niveles hospedantes, lo que permite interpretar que al menos los restos que presentaban este atributo, no registraron procesos de reelaboración tafonómica. Por su parte, la presencia de encostramientos calcáreos en la Formación Río Bermejo se encuentra vinculada a la precipitación de carbonatos disueltos en los niveles hospedantes, mientras que en la Formación Toropí/Yupoí la presencia de encostramientos calcáreos y las abundantes rizoconcreciones son coetáneos con el desarrollo de un gran paleosuelo y de una costra calcárea que divide los dos miembros que componen la formación, de ahí el predominio de ejemplares con encostramientos y rizoconcreciones en el Miembro Inferior. En este contexto, Viseras *et al.* (2006) sugieren que las depositaciones de

encostramientos calcáreos se encuentran vinculadas a eventos de variaciones de los niveles freáticos, así como también al desarrollo de vegetación palustre.

### **Impregnación por óxidos**

Con frecuencia el agente responsable del color negro es la depositación natural de óxidos de manganeso (López-González *et al.*, 2006), es por ello que el contexto donde fueron depositados los restos es de gran importancia para determinar el origen de los cambios de coloración. Estos pueden proporcionar información valiosa sobre el origen y la secuencia de formación de un depósito (López-González *et al.*, 2006). Potter y Rossman (1979) consideran que las concentraciones de óxidos de manganeso son un producto común de los procesos erosivos terrestres y se producen en diversos entornos. Pfretzschner (2004) y Pfretzschner y Tütken (2011) señalaron que el origen más frecuente de las impregnaciones de manganeso en ambientes terrestres está relacionado a las altas concentraciones de este elemento, que pueden estar presentes en las aguas subterráneas que circulan por los niveles fosilíferos. De acuerdo a estos autores, la fase soluble y móvil del manganeso ( $Mn^{2+}$ ) es transportada por el agua hacia el interior de los restos óseos. En un primer momento y bajo las condiciones adecuadas, el manganeso precipita en forma de  $Mn(OH)_2$ . Luego, como resultado de la pérdida de agua y el contacto directo con el oxígeno, por variaciones en el nivel freático, se forman los óxidos de manganeso, entre los cuales la pirolusita ( $MnO_2$ ) es la más común.

Las manchas de color marrón rojizo (5 YR 4/4) pueden ocurrir en suelos oxigenados y biológicamente activos ricos en hierro. Ese color es una buena identificación de tales condiciones en el momento del entierro (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). El comportamiento de las diferentes formas de hierro depende directamente de las condiciones de reducción/oxidación y acidez/alcalinidad. La precipitación de los óxidos de hierro está asociada a entornos alcalinos y oxidantes, es decir con valores altos de pH y de Eh, aunque no se conocen con certeza los parámetros exactos (Luque *et al.*, 2009; Pfretzschner y Tütken, 2011). El hierro ( $Fe^{+2}$ ) ferroso que se va incorporado en el agua podría precipitar en forma de  $Fe(OH)_2$  y ser posteriormente

transformado en hematites o en goethita en el contexto del ambiente oxidante que produce también la oxidación del manganeso (Pfretzschner, 2004).

Generalmente es complicado determinar la génesis de las impregnaciones y su ubicación temporal. Sin embargo, asociadas a otros atributos tafonómicos (e.g. roturas, corrosiones, bioerosiones), constituyen una herramienta muy útil que aporta valiosa información sobre la historia tafonómica de los restos y los mecanismos de formación de los yacimientos fósiles (López-González *et al.*, 2006; Pfretzschner y Tütken, 2011).

### **Formación Río Bermejo**

Entre los pocos restos registrados en el NF 1, las impregnaciones se presentaron predominantemente en forma de manchas sobre los ejemplares, donde se puede observar un predominio del color grisáceo oscuro (5 YR 2/1 al 5 Y 3/2; 10 YR 2/2; 10 YR 4/2) por sobre el marrón rojizo (5 YR 4/4) (Figura 5-23 B). Solo dos ejemplares de los 11 no presentaron ningún tipo de impregnación (Figura 5-23 A).

Para el NF 2 se puede observar un predominio de ejemplares con diferentes grados de impregnación (80,15%) (Figura 5-23 A), entre los que se pudo observar una gradación en la intensidad de la impregnación, que va desde especímenes muy poco afectados a otros muy modificados. De los ejemplares afectados por impregnaciones, el 90,84% presentó manchas de color negro pardo a marrón amarillento oscuro (5 YR 2/1 al 10 YR 4/2) y un 2,15% presentaron manchas de colores rojizos amarronados (5 YR 4/4) (Figura 5-23 B). Éstas últimas se caracterizaron por ser impregnaciones aisladas y que no cubren la gran parte del resto. Por otro lado, el 2% restante presentó combinaciones de las dos anteriores, siendo siempre predominante la de color gris oscuro (Figura 5-23 B). Respecto de los ejemplares totalmente impregnados (Hue 5 YR 3/4), para este nivel el registro fue poco frecuente, al igual que los que no presentan ningún tipo de impregnación (Figura 5-23 A).

En el NF 3, al igual que el nivel anterior, se registró un alto número de ejemplares con algún tipo de impregnación (83,01%) (Figura 5-23 A). De estos ejemplares un 77,6% presentaron manchas color negro pardo a marrón amarillento oscuro (5 YR 2/1 al 10 YR 4/2), mientras que un



4% registro manchas rojizas (5 YR 4/4) (Figura 5-23 B). El 18,4% restante presentó combinaciones de las dos anteriores. (Figura 5-23 B).

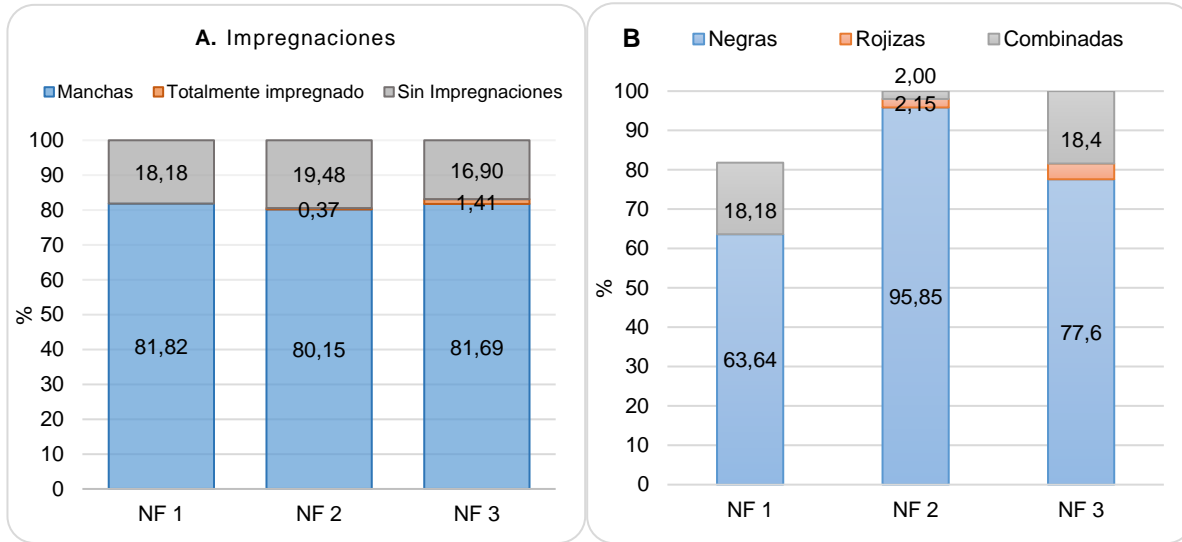


Figura 5-23. A Frecuencia relativa de impregnaciones en los restos conservados en los NF 1, 2 y 3. B. Frecuencia de coloraciones en ejemplares con diferentes grados de impregnación registradas en cada NF analizado.

El análisis realizado mediante la técnica MP-AES en una muestra cuyo color predominante era negro pardo (5 YR 2/1), ha arrojado una mayor concentración de hierro (Fe=36,43mg/L) que de manganeso (Mn=5,26 mg/L), en relación a los demás elementos presentes (Figura 5-24). Este valor de hierro responde a que éste es un elemento esencial en un amplio grupo de minerales de arcilla (Bataglia, 1991). Por otro lado, el valor elevado de potasio se debe a que el potasio se halla en la mayoría de los suelos en cantidades significativas, al igual que el manganeso. En este contexto, los suelos arcillosos presentan un elevado contenido de potasio, y la variación en su concentración está influenciada por la intensidad de los procesos de lixiviación (característico de climas húmedos) y erosión (Navarro García y Navarro Blaya, 2000). El magnesio también presenta cantidades elevadas respecto de los demás elementos, esto se debe a que el magnesio es uno de los minerales que componen los sedimentos arcillosos (Schachtschabel *et al.*, 1992).



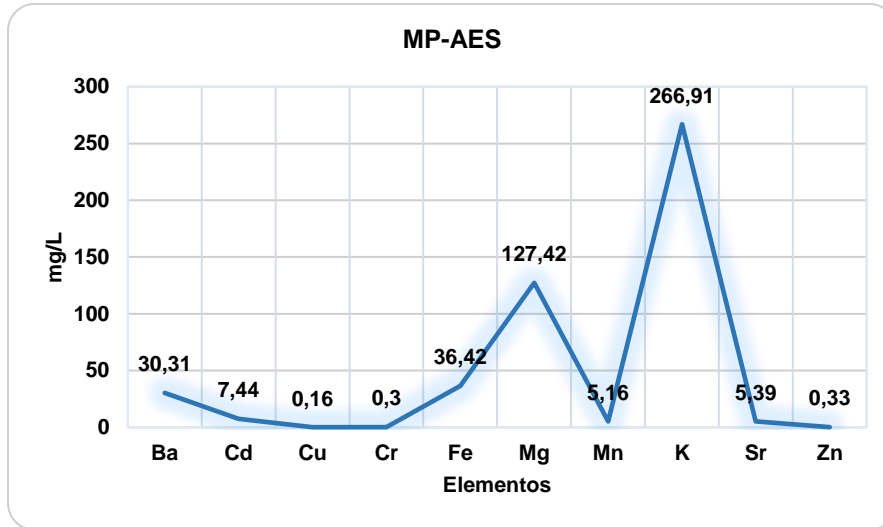


Figura 5-24. Valores obtenidos en la muestra analizada de la Formación Río Bermejo de los diferentes elementos presentes, mediante la técnica MP-AES.

Los tres NF bajo estudio poseen un gran predominio de ejemplares con algún grado de impregnación (Lámina 5-18). En ese contexto, se puede sugerir que, de acuerdo a la posición de cada ejemplar dentro del ambiente depositacional, pudo haber recibido un aporte mayor o menor de agua que facilitó la impregnación por óxidos y esto dio como resultado las diferencias registradas. La presencia de estas impregnaciones es un indicador de ambientes húmedos, lo cual es totalmente compatible con el ambiente de depositación de los restos. En este sentido, Iriondo (2010) mencionó la presencia de nódulos de manganeso en los NF aquí considerados. Sin embargo, los resultados obtenidos mediante el análisis MP-AES arrojó valores más elevados de hierro que de manganeso, en este sentido se puede inferir que, si bien predomina el hierro como elemento en la muestra analizada, no se puede descartar la presencia de impregnaciones de manganeso en los mismos, más aún si se tienen en cuenta que la mayoría de los restos responden a las consideraciones propuestas por Fernández-Jalvo y Andrews (2016) para identificar la presencia de manganeso en los restos, basados principalmente en el color que presentan las impregnaciones, así como la forma que adquieren luego de su precipitación sobre los restos.

Por otro lado, se debe tener en cuenta que estas precipitaciones sobre los restos pudieron tener su origen durante la diagénesis tardía, donde las condiciones redox ya no están controladas por el hueso en sí, sino por las condiciones de su entorno, es por eso que la precipitación

dependiente del pH es el proceso más importante de formación de minerales durante esta etapa (Pfretzschner, 2004).

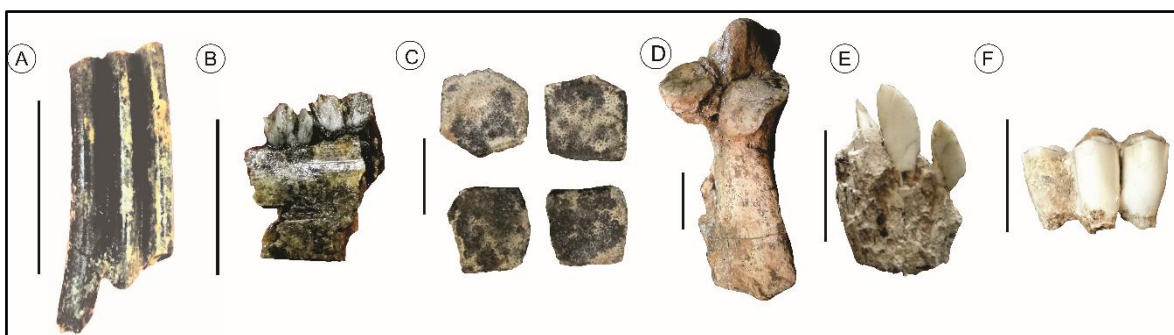


Lámina 5-18. Diferentes grados de impregnación. Totalmente impregnado: A. Fragmento de molariforme de Glyptodontidae indet. (PVE-F115); B. Fragmento de mandíbula con molariformes de Artiodactyla indet. (PVE-F22); Parcialmente impregnado: C. Osteodermos desarticulados de coraza de *Pampatherium typum* (PVE-F136); D. Calcáneo de *Pampatherium* sp. (PVE-F5); Sin impregnaciones: E. Fragmento de mandíbula de *Lama* sp. (PVE-F119); F. Molariformes de Artiodactyla indet. (PVE-F42). Escalas 3 cm.

### **Formación Toropí/Yupoí**

Si bien Tomassini *et al.* (2015) realizaron estudios de composición mineralógica e impregnaciones en algunos restos provenientes de la Formación Toropí/Yupoí, la localidad de proveniencia de los mismos fue Riachuelo (distante 120 km de la localidad bajo estudio). Los resultados obtenidos son de difícil aplicación a los de las localidades estudiadas aquí. Las condiciones de enterramiento pueden presentar variaciones inclusive dentro de una misma localidad, y de un mismo hueso (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

En el Miembro Inferior de la Formación Toropí/Yupoí en Arroyo Toropí se registraron frecuencias similares entre los elementos que presentaron impregnaciones totales o parciales (Figura 5-25). En el Miembro Superior predominaron los elementos que se encontraban parcialmente impregnados (Figura 5-25). En el Miembro Inferior de El Planchón, predominaron restos parcialmente impregnados, mientras que en el Miembro Superior predominaron los totalmente impregnados. Se destaca que en esta localidad ningún miembro presentó restos sin evidencias de impregnaciones (Figura 5-25). La coloración que predomina en los ejemplares impregnados va desde tonos grises a negros grisáceos-azulados, típicos de las impregnaciones

con manganeso (5 YR 2/1 al 10 YR 4/2). Por otro lado, aunque muy escasos, se observaron impregnaciones rojizas amarronadas (5 YR 4/4), cabe destacar que éstas se registraron en ejemplares aislados y siempre en combinación con las impregnaciones grisáceas.

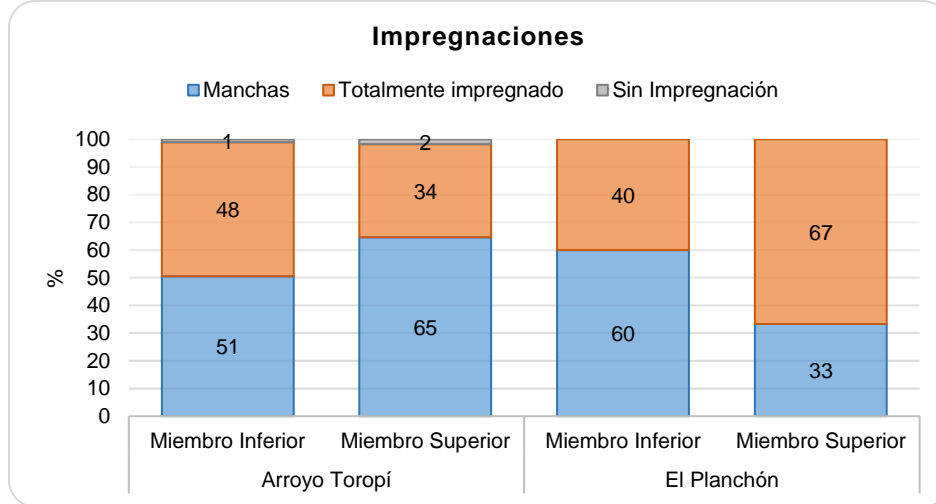


Figura 5-25. Frecuencias relativas de elementos que registran impregnaciones parciales o totales o ninguna de ellas recuperados de la Formación Toropí/Yupoí de las dos localidades bajo estudio, discriminado por miembros.

El análisis realizado a la muestra mediante la técnica MP-AES registró un elevado contenido de manganeso (Mn=77,12 mg/L) en la muestra respecto de los demás elementos, en tanto que los valores arrojados para el hierro (Fe=12,81 mg/L) fueron mucho menores (Figura 5-26). Por otro lado, el elevado registro de K podría estar dado por la composición de los niveles hospedantes, si bien en estos se registran componentes arcillosos, su componente principal son arenas.

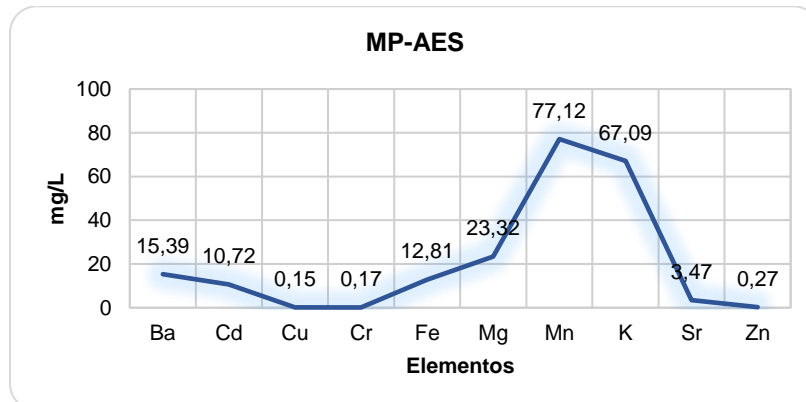


Figura 5-26. Valores obtenidos en la muestra analizada de la Formación Toropí/Yupoí de los diferentes elementos presentes mediante la técnica MP-AES.

En la Formación Toropí/Yupoí hay un gran predominio de ejemplares con algún grado de impregnación (Lámina 5-19). Según lo propuesto por Fernández-Jalvo y Andrews (2016) se puede establecer que la gran mayoría de los restos presenta impregnaciones por manganeso, ya que la forma más directa de considerar el tipo de impregnación es categorizar por el color en lugar de por el agente, e infieren el color negro para las impregnaciones que se producen por la precipitación de manganeso. En este sentido, los valores obtenidos mediante el análisis de MP-AES de la muestra cuyo color predominante era negro pardo (5 YR 2/1) se registraron valores muy elevados de Mn, aunque también se registró Fe, sin embargo, este fue significativamente más bajo. Generalmente las impregnaciones se presentan de forma irregular, pero hay ejemplares donde la impregnación del elemento es total. También se identificaron patrones dendríticos, una de las fases más características de la depositación de manganeso.

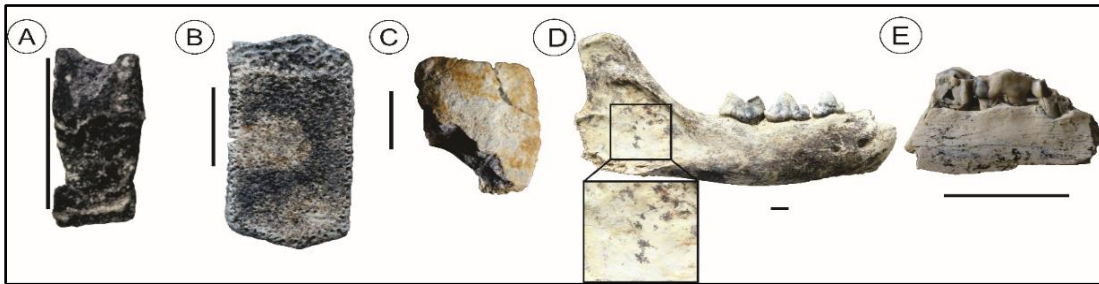


Lámina 5-19. Diferentes grados de impregnación. Totalmente impregnado: A. Osteodermo de *Euphractus* aff. *E. sexcinctus* (CTES-PZ 1655); B. Osteodermo de Pampatheriidae indet. (CTES-PZ 7762); Parcialmente impregnado: C. Fragmento de caparazón de Testudinidae indet. (CTES-PZ 7804); D. Hemimandíbula con patrones dendríticos de *Leopardus pardalis* (CTES-PZ 7780); E. Fragmento de hemimandíbula de Cervidae indet. (CTES-PZ 7792). Escalas 5 cm.

Basados principalmente en la coloración de los restos en las dos formaciones bajo estudio se registraron impregnaciones por óxidos, principalmente de Mn. La presencia del mismo se encuentra relacionado a las variaciones que ocurren en la capa freática, provocando la depositación del manganeso sobre los restos generando así que éstos adquieran una coloración oscura (Shahack-Gross *et al.*, 1997; López-González *et al.*, 2006; Marín Arroyo *et al.*, 2008). De esta manera se interpretó que este proceso afectó a los restos durante la etapa post-enterramiento, en diferentes momentos de su historia tafonómica, lo que resulta coherente con la interpretación de que las asociaciones registradas para las formaciones Río Bermejo y

Toropí/Yupoí que se originaron a partir de la acumulación gradual de restos. Para que ocurran las impregnaciones con óxidos de manganeso, una de las condiciones es la presencia de agua que se mantenga oxigenada, debido a que como se mencionó anteriormente los depósitos de manganeso están relacionados con condiciones ambientales húmedas, ligeramente alcalinas y oxidantes, como así también con actividad de bacterias (López-González *et al.*, 2006). Por otro lado, la presencia de restos con impregnaciones marrones-rojizas permite inferir para estos dos posibles agentes, la presencia de ácidos orgánicos en el suelo o suelos oxigenados y ricos en hierro, ambos agentes proveen al hueso una tonalidad rojiza, sin embargo, en los análisis de muestras se observaron pequeñas cantidades de Fe, lo cual sugiere dos opciones: no se dieron las condiciones ambientales para su precipitación o las muestras seleccionadas contenían una baja proporción de Fe.

Por su parte, Tomassini (2012) registró restos con impregnaciones de manganeso en diferentes grados para los restos provenientes de la Formación Monte Hermoso, para lo cual infiere una incorporación gradual de los restos al sustrato debido a la diversidad en la intensidad en la que se produjeron las impregnaciones. Montalvo *et al.* (2019) registraron restos con impregnaciones de hierro en niveles relacionados a depósitos de llanura de inundación, para los cuales se sugieren variaciones estacionales en la humedad del suelo (Bown y Kraus, 1981), en este contexto, los huesos proporcionaron un lugar favorable para la acumulación de Fe.

Se puede establecer que la precipitación del manganeso o el hierro se relaciona directamente con el grado de alcalinidad/acidez (pH) y el potencial redox (Eh) del sustrato en el que los elementos óseos se encuentran enterrados. En este contexto, el predominio de óxidos de manganeso constituye una evidencia del incremento de las condiciones alcalinas y de la intensificación de las condiciones oxidantes originales (Pfretzschner, 2004; Pfretzschner y Tütken, 2011), por lo que se puede inferir que, los sustratos portadores eran predominantemente alcalinos, bien aireados al momento de producirse la precipitación del manganeso (Diez *et al.*, 1999; Marín Arroyo *et al.*, 2008).

## Grado de bioerosión

La presencia de trazas bioerosivas en huesos fósiles constituye una evidencia de las relaciones interespecíficas entre los organismos, durante las distintas etapas de la historia tafonómica. Si bien en la mayoría de los casos es imposible determinar con exactitud el organismo que las produjo, estas marcas suelen reflejar modos de vida, niveles tróficos y condiciones de preservación, por lo que son excelentes indicadores sedimentológicos, paleoambientales, paleobiológicos y paleoecológicos (Buatois *et al.*, 2002; Bromley *et al.*, 2007). Comúnmente, las trazas originadas a partir de procesos bioerosivos se pueden relacionar, de manera más o menos directa, con la morfología del organismo productor (Frey y Pemberton, 1985) y son indicativas de su comportamiento ("comportamiento etológico" *sensu* Pickerill, 1994).

El término "*Bioerosión*" fue propuesto por Neumann (1966) como abreviatura de "*erosión biológica*", e incluye los procesos de modificación en un sustrato duro producidos por organismos. Este término es utilizado para describir cualquier forma de penetración biológica en sustratos duros (*e.g.*, líticos, esqueléticos o leñosos), conjuntamente con la modificación del sustrato y la generación de rastros fósiles preservables que resultan de este proceso.

En los huesos de vertebrados de ambientes terrestres son comunes las marcas de mordeduras (Haynes, 1983; Rogers *et al.*, 2003; Vega-Díaz y Schultz, 2007; Bader *et al.*, 2009; Budziszewska-Karwowska *et al.*, 2010), marcas de raíces y hongos (Behrensmeyer, 1991; Bader *et al.*, 2009), marcas de insectos (Behrensmeyer, 1978; Martin y West, 1995; Kaiser, 2000; Roberts *et al.*, 2007) y marcas de pisoteo (Behrensmeyer *et al.*, 1986; Olsen y Shipman, 1988). Tales patrones muestran el comportamiento y, a menudo, las interacciones tróficas de una comunidad extinta (Hill, 1980; Rogers *et al.*, 2003). Estos rasgos están sujetos a varios factores ambientales destructivos, como la degradación de los tejidos óseos (Behrensmeyer, 1991). Por esta razón, su potencial de preservación es a menudo diferente en las distintas partes del esqueleto (Hasiotis y Dubiel, 1995).

El estudio de trazas de insectos en entornos continentales, es una rama relativamente nueva de la icnología que ha sufrido un evidente desarrollo en los últimos años (Genise *et al.*, 2005). Se reconocen registros de este tipo de trazas el Jurásico Superior (Britt *et al.*, 2008; Bader

*et al.*, 2009). Para el Pleistoceno de Sudamérica hay registros atribuidos a Derméstidos (Dominato *et al.*, 2009, 2011; Luna, 2011) e Isópteros (Pomi y Tonni 2011; Huchet, 2011). Las trazas producidas por insectos necrófagos sobre el hueso se interpretan actualmente como una evidencia importante para entender el momento de la muerte, y también los diversos factores que afectan a las modificaciones post-mortem de un cadáver de vertebrado antes de su entierro (Martin y West, 1995; Hasiotis *et al.*, 1999; West y Hasiotis, 2007). Varios autores sostienen que los insectos son extremadamente sensibles a las condiciones locales (humedad, temperatura, luz) y utilizan una amplia gama de materiales biológicos (tejidos blandos, heces, huesos) para alimentarse, reproducirse y refugiarse (Hinton, 1945; Payne, 1965; Payne *et al.*, 1968).

El accionar de depredadores y carroñeros genera diferentes modificaciones en los huesos que van desde fracturas espirales, marcas de dentición de diversa forma y tamaño y, modificaciones por ingestión y digestión de los huesos (generada por corrosión química de los jugos gástricos; Andrews, 1990; Vasileiadou *et al.*, 2007; Fernández y Montalvo, 2019). Durante el Cenozoico, la corrosión de restos debida a digestión ha sido atribuida, en su mayoría, a depredadores avianos y mamíferos carnívoros (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo *et al.*, 2002).

En este trabajo se analizan dos grupos de atributos bioerosivos. Por un lado, aquellos relacionados con la actividad de los depredadores/carroñeros sobre los elementos esqueléticos en el momento o luego de la muerte del individuo, como marcas de dientes, que indica que los restos fueron mordidos y masticados. El otro grupo incluye a los atributos bioerosivos relacionados con la actividad de organismos invertebrados que han modificado a los ejemplares en distintos momentos de su historia tafonómica.

### **Formación Río Bermejo**

#### **Trazas de invertebrados en ejemplares PVE-F12 y PVE-F21**

Los ejemplares PVE-F12 (fragmento de coraza con placas articuladas) y PVE-F21 (un metápodo, una cintura pélvica fragmentada, una tibia y restos indeterminados) presentan dos tipos de trazas preservadas. Corresponden a surcos cubiertos por galerías y tubos, de acuerdo a la clasificación de Pirrone *et al.* (2014). Las galerías se encuentran conectadas con las perforaciones



y penetran en el hueso cortical, alcanzando el hueso esponjoso en donde se ensanchan. Por su parte, los tubos se encuentran principalmente en las superficies no articulares (Lámina 5-20 A y B). Los tubos presentan una vista en planta de formas redondeadas a elípticas, con un diámetro de 0,15-20 mm, siendo la mayoría <10 mm (Tabla 5-18-Lámina 5-20 A y B). Los tubos más profundos llegan hasta el hueso esponjoso, estos típicamente no ocurren de forma agrupada, sino que su distribución es individual. Las galerías están construidas en la superficie del hueso, en una de las trazas reconocidas se observa una ramificación en forma de Y (Lámina 5-20 B). Algunas de las galerías se superponen. Las galerías en su base están en contacto con las perforaciones. Las áreas de contacto de las galerías con el fósil están modificadas, mientras que las áreas que carecen de galerías no lo están. El relleno presente en algunas galerías presenta un aspecto meniscado (Lámina 5-20 C, D y E), identificándose un relleno de tipo activo por parte de productor.

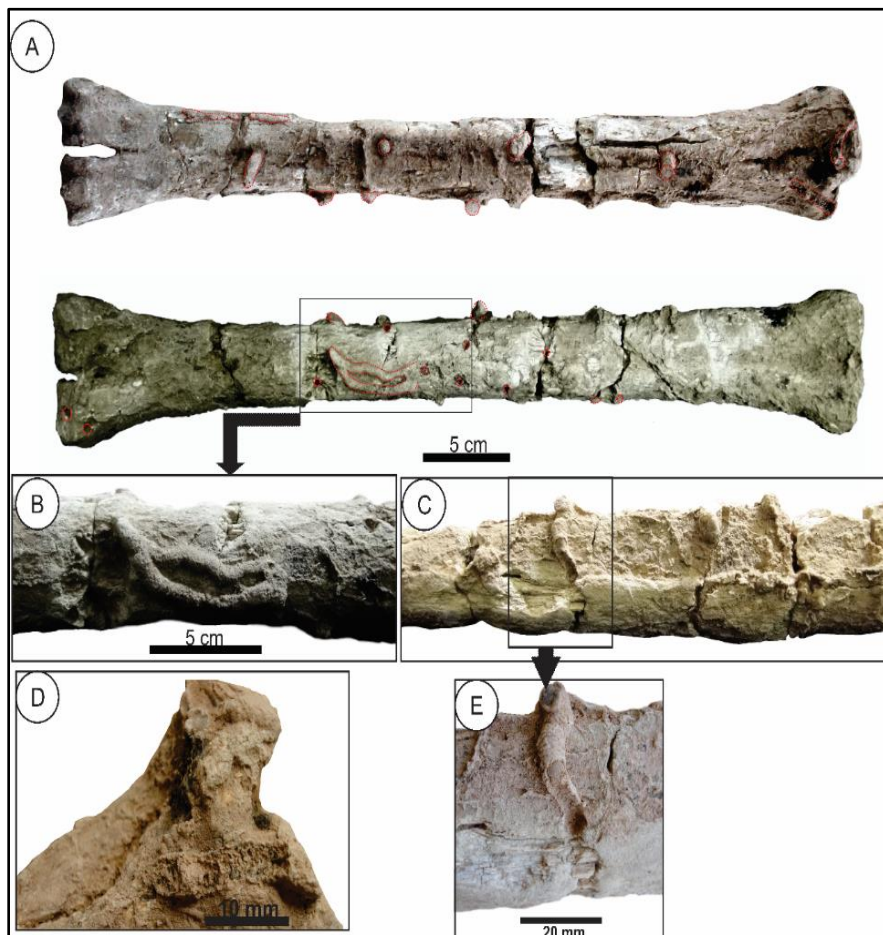


Lámina 5-20. Ejemplar *Hemiauchenia paradoxa* (PVE-21). A y B. Metataraso con trazas asignadas tentativamente a termitas. C Detalle de bifurcación de traza. C, D y E. Detalle de relleno de tipo meniscado registrado en el interior de las trazas.



En base a lo antes mencionado, las trazas identificadas en los ejemplares PVE-F12 y PVE-F21 se pueden atribuir tentativamente a termitas (Tabla 5-17). Estas trazas se incluyen en categoría etológica Fodinichnia, las cuales se interpretan como modificaciones de los restos en busca de alimento, cuando el hueso aún se encontraba fresco (bajo determinadas condiciones de humedad). Por otro lado, se interpreta la categoría etológica Domichnia mediante la cual las termitas realizaron construcciones de túneles para protección de los posibles depredadores y para el forrajeo. Teniendo en cuenta las categorías etológicas registradas, se puede afirmar que, en el caso de las termitas, éstas buscan a la vez, comida y lugar donde alojarse. Las demandas de nitrógeno de las termitas no se satisfacen fácilmente con una dieta basada en la celulosa (Thorene y Kimsey, 1983), y por ese motivo este elemento es un factor limitante en las colonias de termitas (Traniello y Leuthold, 2000, y referencias allí citadas), y en el hueso, este se encuentra como componente del colágeno. En este sentido, el hueso laminar denso y las superficies articulares son ricas en colágeno, fósforo y/o calcio, probablemente por este motivo las trazas de termitas se registran principalmente en tales lugares en busca de nutrientes. En cualquier caso, las perforaciones y las superficies profundamente excavadas en el hueso indican que los huesos eran una fuente de alimento. Cuando las termitas encuentran una nueva fuente de alimento, construyen galerías consistentes en un tubo protector de tierra, o un túnel excavado, para conectar la colonia con la fuente de alimento (Lys y Leuthold, 1991; Traniello y Leuthold, 2000). Las galerías de las termitas suelen construirse alrededor, sobre y dentro de la fuente de alimento, un carácter que se considera diagnóstico de ellas (Derry, 1911; Thorne y Kimsey, 1983; Wylie *et al.*, 1987; Backwell *et al.*, 2012). Las cubiertas de las galerías protegen a las termitas de los invertebrados depredadores y ayudan a reducir la pérdida de agua (Lee y Wood, 1971). A medida que la recolección de nutrientes avanza, toda la fuente de alimento puede cubrirse con complejos de galerías en el suelo o encerrarse en barro/arena cementada con saliva, un material similar al papel de un nido de avispas (Derry, 1911; Lys y Leuthold, 1991). Las trazas registradas en la Formación Río Bermejo son muy similares a las que Xing *et al.* (2013) registraron en restos de dinosaurios prosaurópodos en la Formación Lufeng del Jurásico tardío de China como galerías de alimentación o "tubos de refugio", asignándolas a termitas subaéreas.

Finalmente se puede establecer que las construcciones identificadas sobre el ejemplar bajo análisis constituyen la primera evidencia de estas trazas para el Pleistoceno tardío-Holoceno del Noreste de Argentina.

Característica	Derméstidos Fm. Morrison (Jurásico Superior) (Britt <i>et al.</i> , 2008)	Termitas Fm. Morrison (Jurásico Superior) (Dangerfield <i>et al.</i> , 2005)	Termitas Fm. Lufeng (Jurásico Inferior) (Xing <i>et al.</i> , 2013)	Termitas actuales (Thorne y Kimsey 1983)	Termitas Fm. Río Bermejo (Pleistoceno tardío)
<b>Diámetro de la perforación</b>	3.5-5.2 mm	<1-13mm	-	-	-
<b>Tamaño de la perforación</b>	Variación menor	Variedad de tamaños	-	-	Variación menor
<b>Forma, vista en planta</b>	Redonda a elíptica	Redonda a elíptica, principalmente redonda	-	-	Redonda a elíptica, principalmente redonda
<b>Forma, vista en sección</b>	Eje estrecho y profundo en forma de U	Forma de U	Ranuras poco profundas/surco	En forma de túnel, en la profundidad del hueso	En forma de túnel, en la profundidad del hueso
<b>Intersecciones superpuestas</b>	No	-	Si	Si	Si
<b>Profundidad de la perforación</b>	Poco profundo hasta 15 mm	Pocos mm	Pocos mm	Hasta la médula	Hasta el hueso esponjoso
<b>Patrón de la perforación</b>	Sin ordenamiento	Al azar	No		Al azar
<b>Perforaciones compuestas</b>	No	Si	-	-	No
<b>Madrigueras en el hueso</b>	Si	No	No	Si	Si
<b>Asociados a grandes madrigueras</b>	Si	Si	No	Si	-
<b>Sitio de emplazamiento</b>	Superficie articular	Superficies no articulares	Superficies no articulares. Superficie del hueso	A lo largo de las porciones de los esqueletos	Superficies articulares. Superficie del hueso

Tabla 5-17. Trazas de derméstidos y termitas registradas en diferentes formaciones comparadas con las de los restos de la Formación Río Bermejo y actuales.

Las trazas producidas por otros invertebrados no termitas, fueron identificadas en un cráneo y una mandíbula asignados a *Pamphotherium* sp. (PVE-F37) (Lámina 5-21 A-C) y en varios fragmentos de corazas asignadas a *Neosclerocalyptus* sp. (PVE-F 20, 39, 69, 96) (Lámina 5-21 D-F). Las trazas consisten en perforaciones con secciones subcirculares a ovoides, rectas o ligeramente sinuosas. De acuerdo al diámetro máximo promedio, pueden dividirse en dos grupos, uno de 4,5 mm y otro de 9 mm. En los osteodermos, algunas de las perforaciones atraviesan todo su espesor, mientras que otras son superficiales.

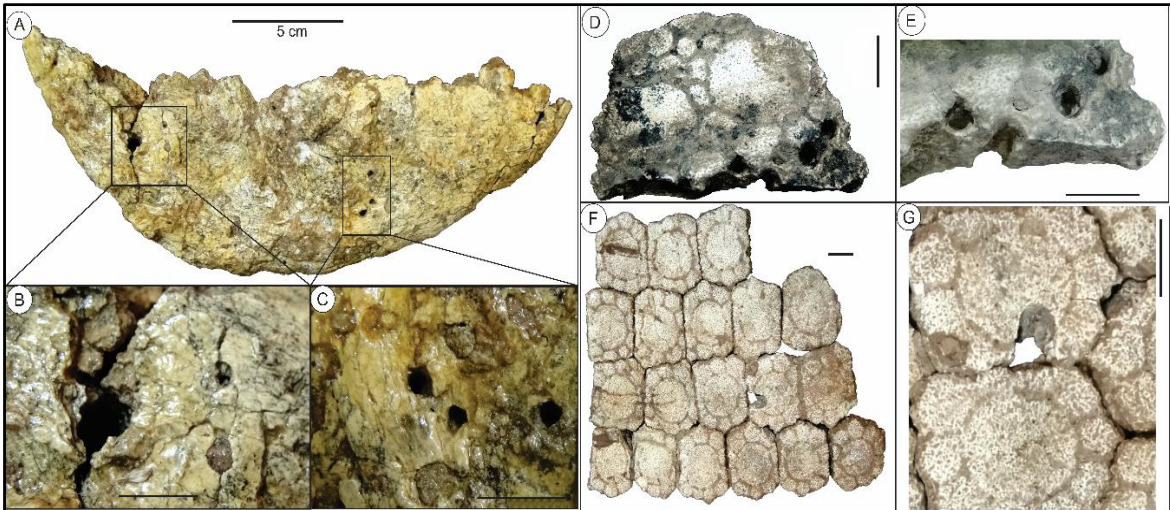
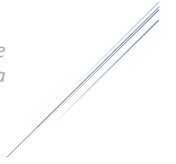


Lámina 5-21. A-C. *Pampatherium* sp. (PVE-F37) perforaciones identificadas en mandíbula. D-E. *Neosclerocalyptus* sp. PVE-F 20 perforaciones que atraviesan parcialmente y totalmente un fragmento de coraza. F-G. *Neosclerocalyptus* sp. PVE-F 39 perforación que atraviesa totalmente un osteodermo dentro de un fragmento de coraza. Escalas 10 mm

La morfología y el tamaño de las perforaciones registradas coinciden con los de trazas asignadas a cámaras pupales originadas por coleópteros derméstidos, incluidas en la categoría etológica Pupichnia. Muchas de las perforaciones están rellenas de sedimento, similar al de los niveles portadores, lo que sugiere que las trazas se produjeron con anterioridad al enterramiento de los restos. Por otro lado, las trazas asignadas por Paik (2000) para el Cretácico de Corea son muy similares y se encuentran rellenas de fragmentos de hueso y se continúan con el sedimento adyacente. Trazas similares fueron registradas por varios autores, estas se encuentran presentes en fósiles de dinosaurios (Höpner y Bertling, 2017), megamamíferos (Holden *et al.*, 2013; Neto *et al.*, 2016) y hasta en entierros humanos de la edad de bronce (Huchet *et al.*, 2013). Las trazas sobre restos de dinosaurios mencionadas varían en diámetro de 6-50 mm, mientras que las trazas más recientes identificadas por Huchet (2013) varían entre 2-5 mm de diámetro. En este sentido la variación de tamaño es atribuida por Martin y West (1995) a la presencia variable de tejido fresco/desecado durante la construcción de la cámara pupal. Todas las especies de *Dermestes* (Coleoptera, Dermestidae) son más activas durante los meses más cálidos (Byrd y Castner, 2010), ya que requieren una temperatura y humedad ambiental elevadas (Holden *et al.*, 2013). Este tipo de trazas son características de ambientes continentales, por lo tanto, su registro es coherente con las interpretaciones paleoambientales propuestas para los NF.



## Formación Toropí/Yupoí

### Evidencias de depredación y/o carroñeo

#### Marcas de dientes

En el ejemplar CTES-PZ 7494 se registraron marcas representadas por depresiones superficiales o “pits” subcirculares en la superficie de un calcáneo y una vértebra, y una escápula con perforaciones o “punctures”, con fracturas producto de la perforación generando la presencia de bordes irregulares (Lámina 5-22 A-C). En el calcáneo se registraron cuatro marcas (Tabla 5-18). Una de ellas presenta relleno del nivel hospedante, en tanto que las otras tres marcas presentan algunas irregularidades en sus bordes, y en el fondo de las mismas se observan varias fracturas. Las medidas registradas para las marcas de la escápula son irregulares (Tabla 5-18), atraviesan todo el hueso y presentan fracturas asociadas. En la vértebra cervical se identificaron 2 perforaciones que atraviesan por completo el proceso espinal de la vértebra (Tabla 5-18). Tanto en la vértebra como en el calcáneo, los “pits” se encuentran asociados a surcos o “scores” producto de la fricción generada por el diente sobre la superficie del hueso.

Medidas de las marcas	Calcáneo	Escápula	Vértebra
a	3,27x3,96 mm	3,69x8,91 mm	5,52x8,46 mm
b	3,22x5,01 mm	4,06x7,73 mm	4,45x6,88 mm
c	4,19x7,13 mm		
d	3,03x3,65 mm		

Tabla 5-18. Medidas de las marcas registradas en los diferentes elementos esqueléticos del ejemplar PVE-F21.

Los mamíferos carroñeros pueden producir tanto fracturas, como marcas de mordeduras, provocando alteraciones en los restos (Young *et al.*, 2015). Las modificaciones que se pueden registrar varían en el tipo, la dimensión, la ubicación y la forma, y es afectada por distintos factores (e.g. la dentición, el tamaño del depredador/carroñero, el tamaño de la mandíbula y la fuerza de la mordida del depredador/carroñero; el estado y la deposición de los restos, el tamaño de la presa y su morfología ósea; y los factores ambientales) (Haynes, 1980; 1983; Gidna *et al.*, 2013). Fernández-Jalvo y Andrews (2016) sostienen que, en mamíferos de mayor porte que son presa de

depredadores, los huesos son grandes para ser ingeridos enteros y los efectos de la digestión se observan con menor frecuencia. Delaney-Rivera *et al.* (2009) y Andrés *et al.* (2012) coinciden que la atribución de la modificación de los huesos por parte de los carnívoros debe hacerse en combinación con otras variables de modificación ósea, como la distribución de los surcos (Haynes 1980; Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2009).

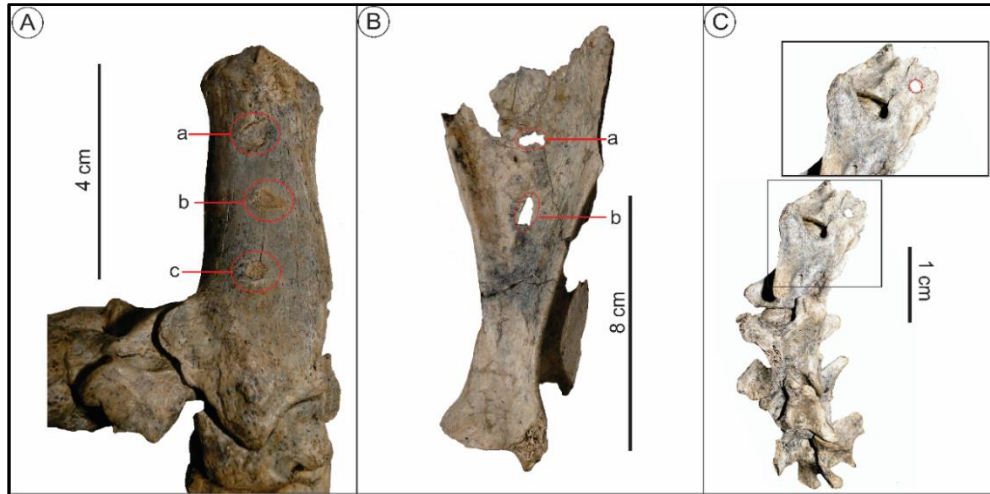


Lámina 5-22. Ejemplar de *Hippocamelus sulcatus* (CTES-PZ 7494) con evidencias de depredación/carroñeo. A. Calcáneo con perforaciones subcirculares B. Escápula con par de perforaciones. C. Vértebra cervical con perforación subcircular. (a;b;c= ubicación de las marcas registradas).

En este contexto, se puede interpretar en base a las observaciones realizadas que las marcas registradas (e.g. huesos fracturados y marcas de dientes) se corresponden con el accionar de carnívoros, sin embargo, se interpreta que las evidencias no son suficientes para poder inferir un posible productor. Por otro lado, los carnívoros depredadores registrados para esta asociación (e.g. *S. populator*, *P. onca* y *L. pardalis*) no fueron considerados como posibles productores de las trazas registradas, ya que el patrón analizado es distinto al registrado para los félidos (e.g. perforaciones profundas localizadas principalmente en la parte proximal de los huesos largos), además de que como se mencionó anteriormente, los datos son escasos y faltarían más ejemplares con trazas para poder asignar un posible productor.

Debido a que todos los “pits” registrados en el ejemplar CTES-PZ 7494 presentan valores similares, en vértebra y calcáneo, podría establecerse que podría ser un único depredador/carroñero el generador de las mismas, sin embargo, se debe tener en cuenta que la

La tecnología sostiene que productores muy distintos pueden producir marcas muy similares. Por otro lado, Delaney-Rivera *et al.* (2009), Labarca *et al.* (2014) y Araújo Júnior *et al.* (2011) sostienen que se puede asignar de forma general el porte del carnívoro productor de perforaciones, sin embargo, estas marcas no solo se relacionan con el tamaño de los dientes, sino también con la forma en que se produce la mordida sobre la superficie del hueso (Domínguez-Rodrigo y Piqueras, 2003). En este contexto Delaney-Rivera *et al.* (2009) sostienen que la fuerza de mordida con la que un animal puede marcar el hueso varía según el taxón, nicho ecológico y la edad, aunque la relación positiva entre la fuerza de mordida prevista y el tamaño corporal parece clara. Los datos del tamaño de las marcas de dientes por sí solos tienen una utilidad limitada para diagnosticar el tamaño corporal de los carnívoros que dañaron los huesos de los conjuntos fósiles. En cambio, las dimensiones de las marcas de los dientes, en combinación con la destrucción de diferentes huesos y diferentes partes de los huesos, podrían ayudar a diagnosticar la actividad del predador (Delaney-Rivera *et al.*, 2009). Independientemente de la forma en que se comporten algunos animales que actúan como depredadores, también pueden actuar como carroñeros, y las modificaciones que producen en los elementos del esqueleto son las mismas (Andrews, 1990). Por lo tanto, distinguir entre la acción de un depredador y la de un carroñero, basándose únicamente en las modificaciones observadas en los elementos del esqueleto es difícil. Finalmente, con los datos obtenidos no es posible hacer una asignación precisa de cuál fue su productor debido a que solo se registraron en un ejemplar (CTES-PZ 7494), además de la falta de otras evidencias como corrosión digestiva y los pocos elementos con marcas.

### **Trazas atribuidas al accionar de invertebrados**

Este tipo de trazas solo fue registrada en la Formación Toropí/Yupoí. Y fueron registradas en un fragmento de cintura pélvica de *Toxodon* sp. (CTES-PZ 7785) en la Formación Toropí/Yupoí. Tiene forma alargada, 7 mm x 3 mm, y se localiza en el hueso cortical con fondo redondeado, no se observan bioglifos en las paredes de la traza (Lámina 5-23 A-B). Esta misma traza también fue registrada en una ulna del ejemplar de Mylodontiidae indet. (CTES-PZ 7782), pero en este caso la



traza presenta mayor profundidad (Lámina 5-23 B-C). Por otro lado, dentro de este último ejemplar, en una ulna y un húmero se identificó que el hueso esponjoso se encontraba totalmente alterado y con trazas en su interior (Lámina 5-23 C). Esta modificación se caracteriza por presentar el hueso esponjoso totalmente astillado, mezclado con sedimento. Se identifican túneles o “*furrows*” de aspecto redondeado que penetran en esta mezcla de sedimento-hueso, con un diámetro promedio de 4 mm.

Sobre varias corazas de cingulados, como *Panochtus* cf. *P. tuberculatus* (CTES-PZ 7382) y *Neosclerocalyptus* sp. (CTES-PZ 7539/7602/7502) se registraron trazas alargadas, tipo túneles, que penetran en los osteodermos. El diámetro de estas trazas es muy similar en todos los registros, con una medida promedio de 5 mm. En algunas de las trazas registradas en osteodermos de *Neoscleroclayptus* sp. se observa un ensanchamiento del túnel al final del mismo (Lámina 5-23 G).

Los ejemplares CTES-PZ 7785 y CTES-PZ 7782 presentan una traza de forma elongada, de ubicación superficial, interpretada como una cámara pupal (*sensu* Pirrone *et al.*, 2014). Estas cámaras se encuentran dentro de la categoría etológica “Pupichnia” y se las considera como cámaras de nidificación de insectos. Las trazas encontradas en el hueso esponjoso de la ulna y el húmero del ejemplar CTES-PZ 7782, puede ser producto del aprovechamiento del hueso por parte de los insectos carroñeros. Un caso similar a este último fue registrado en restos de la Formación Hasandong (Cretácico Inferior) de Corea del Sur, en este caso, las perforaciones miden de 2-10 mm de diámetro y se desarrollan en el interior del hueso esponjoso donde se registra el aprovechamiento y la acumulación de astillas de hueso, comportamiento que es comparado por Paik (2000) con el de los escarabajos peloteros documentados en la Formación Two Medicine (Cretácico Superior) de Montana los cuales se infiere que escarban en madrigueras subterráneas con materia orgánica transportada desde la superficie (Roberts *et al.*, 2007). Sin embargo, faltarían estudios en detalle para confirmar si la traza identificada en la Formación Toropí/Yupoí es mismo de tipo de traza registrada en la Formación Hasandong (Cretácico Inferior) de Corea del Sur.

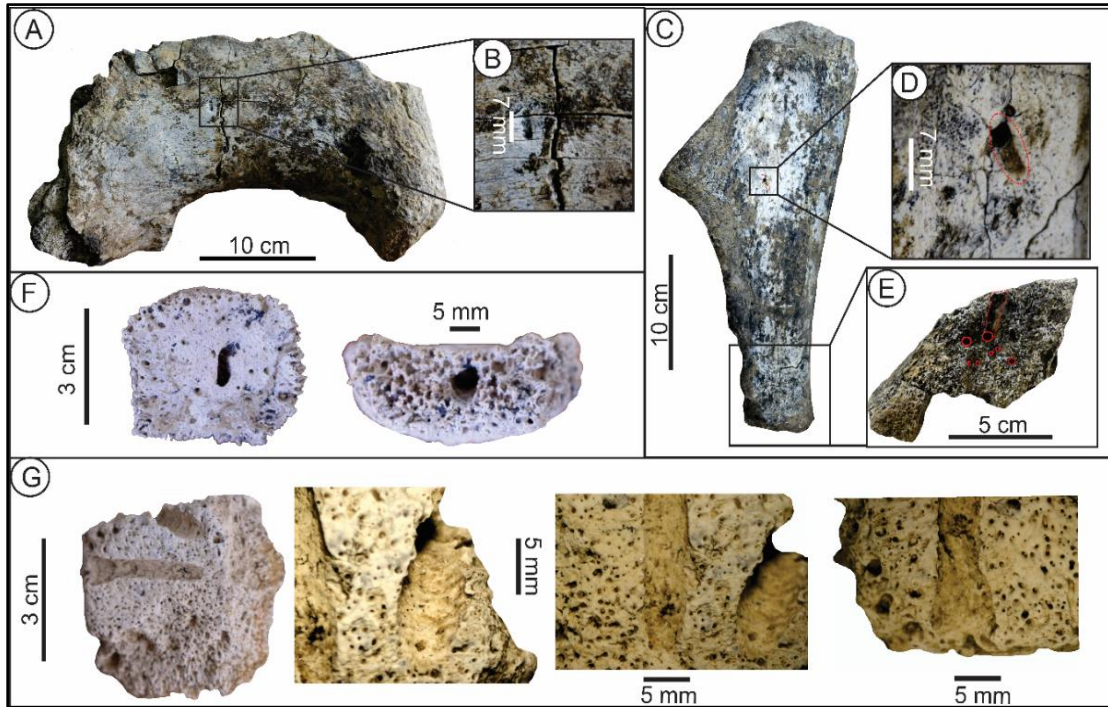


Lámina 23. A-B. *Toxodon* sp. (CTES-PZ 7785) con traza de forma elongada. C-D. Ulna de Mylodontiidae indet (CTES-PZ 7782) con traza de forma elongada. D. Mylodontiidae indet (CTES-PZ 7782) ulna con hueso esponjoso modificado y trazas tipo "túneles". F. *Panochtus* cf. *P. tuberculatus* (CTES-PZ 7382) con traza tipo "túnel" que penetra en el osteodermo en la cara interna y se puede observar el orificio de salida. G. *Neosclerocalyptus* sp. (CTES-PZ 7539) con trazas tipo "canales" en la cara interna del osteodermo.

Las trazas encontradas en corazas de cingulados se pueden clasificar como canales, aquellas que solo se registran en la superficie cortical, y túneles, aquellas trazas que penetran el tejido esponjoso (*sensu* Pirrone *et al.*, 2014). Las que se registran en la superficie cortical también fueron registradas por Rogers (1992) en las formaciones Maevarano (Cretácico Superior) de Madagascar y Kaiparowits (Cretácico Superior) de Utah. Estas trazas clasificadas dentro de la categoría etológica Praedichnia (comportamiento de depredación y carroñeo en sustratos de origen biológico), tienen mayores dimensiones que las registradas en los ejemplares bajo estudio, pero la morfología de las mismas es muy similar, además se encuentran rellenas del sedimento proveniente del nivel hospedante. También las aquí registradas como túneles fueron mencionadas por Chin y Bishop (2004) quienes describieron huesos perforados en la Formación Morrison (Jurásico). En este caso, los túneles terminaban en extremos redondeados, que interpretaron como cámaras de cría o pupas de invertebrados. Algunos autores sostienen que los canales y los túneles



se reportan comúnmente en los huesos fósiles y se atribuyen generalmente a los insectos (Rogers, 1992; Kaiser, 2000; Paik, 2000; Roberts *et al.*, 2007).

### **Grado de Dispersión**

Bajo el ítem grado de dispersión tafonómica, Fernández-López (2000) propuso analizar la separación y diseminación de los elementos, que implica un desplazamiento de los mismos. El grado de dispersión de las partes esqueléticas depende en parte del tiempo transcurrido entre la descomposición y el entierro; los huesos de los cadáveres que se entierran antes de su completa descomposición tienden a permanecer articulados y no se dispersan. El grado de dispersión de las partes esqueléticas también depende de los procesos tafonómicos y de los agentes de dispersión o transporte de los huesos que actúan sobre las partes. Tales procesos y agentes incluyen a los carroñeros, los carnívoros, los humanos, la acción fluvial, la gravedad y el pisoteo (Lyman, 1994).

Según Fernández-López (2000) un elemento autóctono es el que se encuentra en el mismo lugar donde ha sido producido, mientras que los elementos alóctonos son los que están en un lugar geográficamente distanciado de aquél donde fueron producidos. Por otro lado, el término parautóctono es utilizado para hacer referencia a ejemplares autóctonos que han sido removilizados algún grado, pero no transportados fuera del lugar de vida del organismo y contemporáneo con el sedimento que los porta (Kidwell *et al.*, 1986). Por consiguiente, la parautoctonía puede considerarse un caso especial de autoctonía, o una situación intermedia entre autoctonía y aloctonía (Fernández-López, 1990).

### **Formación Río Bermejo**

Los elementos esqueléticos ubicados en los diferentes NF de esta formación se pueden considerar autóctonos o parautóctonos. Varios criterios permiten interpretar el carácter autóctono o parautóctono de estos fósiles. El predominio de ejemplares asociados permite interpretar que si bien los restos sufrieron movilización por corrientes de agua, este transporte no fue significativo, en este sentido, las condiciones de humedad del entorno pantanoso, junto con la posible actividad de depredadores y carroñeros, podrían haber provocado la desarticulación y dispersión de algunos

restos. Por otro lado, el registro de elementos aislados, representados principalmente por restos con resistencia al transporte permite sugerir que pudo existir cierto grado de selección por flujos esporádicos que hayan transportado los restos a otros lugares dentro del mismo ambiente, dejando en el lugar de producción aquellos que presentaron mayor resistencia a la corriente de agua. En este contexto, se interpreta que los restos registrados sufrieron poco a nulo transporte, lo cual es característico de asociaciones consideradas parautóctonas. Teniendo en cuenta la asociación faunística recuperada de los tres niveles bajo estudio, los taxones registrados son típicos de ambientes terrestres, con la excepción de *Synbranchus marmoratum* para quien se refiere ambientes vinculados al desarrollo de pantanos. Por otro lado, las características de preservación registradas en los restos son similares a las registradas en un ambiente similar al inferido para esta formación por otros autores (Badiola *et al.*, 2009), grado de abrasión grado de dispersión y transporte, ausencia de reelaboración. De este modo se interpreta que se trataría de una asociación compuesta por restos de organismos autóctonos y parautóctonos, los cuales han sido removilizados algún grado, estos restos además son contemporáneos con el sedimento que los porta.

### **Formación Toropí/Yupoí**

De acuerdo a las definiciones establecidas anteriormente en base al grado de dispersión de los restos, se puede establecer que los elementos que constituyen las asociaciones de las localidades del Arroyo Toropí y El Planchón pueden ser considerados autóctonos o parautóctonos. Los caracteres que permiten identificarlos como tal son: ausencia de materiales con evidencias de selección, sustentado por la distribución de las diferentes frecuencias de los elementos esqueléticos. En este sentido, Behrensmeyer (1975) sugiere que diferentes proporciones de los Grupos de Voorhies (1969) en las asociaciones fósiles aporta pruebas de la proximidad de los fósiles a la tanatocenosis original y a los hábitats donde vivieron los individuos. Se asume que los restos sufrieron escaso o nulo transporte o movilización desde su lugar de producción, lo cual es característico de asociaciones parautóctonas. Además, el predominio de ejemplares asociados y articulados también avalarían este punto. Por otro lado, los eventos de inundación debieron ser lo suficientemente frecuentes como para enterrar los restos antes de que fueran muy afectados por

exposición a agentes atmosféricos, pero con velocidades de flujo moderadas para evitar el arrastre. Aun así, la ausencia de ciertos elementos esqueléticos sugiere episodios esporádicos con flujos más intensos, provocando el desplazamiento de algunos elementos esqueléticos a distancias más alejadas. Los ejemplares registrados para esta formación corresponden a taxones que presentan compatibilidad ambiental, de los cuales todos se reconocen para ambientes terrestres. Se establece compatibilidad ambiental entre los niveles portadores y las evidencias registradas en los restos, tales como grado de meteorización, impregnaciones por óxidos, formación de encostramientos y desarrollo de abundantes rizoconcreciones, particularmente en el Miembro Inferior.

La Formación Río Bermejo y la Formación Toropí/Yupoí tuvieron su origen en contextos ambientales diferentes, por lo cual cabría esperar que los atributos que identifican a cada asociación sean diferentes (e.g grado de meteorización, grado de abrasión, grado de desarticulación y dispersión). En este contexto, ambas formaciones están constituidas por asociaciones faunísticas consideradas autóctonas o parautóctonas, y los restos que las constituyen son considerados contemporáneos con los niveles portadores.

### **Acumulación y remoción tafonómica**

Los elementos anatómicos pueden encontrarse en uno de los siguientes tres estados mecánicos de conservación: acumulado, resedimentado y reelaborado, luego de su enterramiento definitivo. Estos estados mecánicos permiten realizar una caracterización y descripción de las asociaciones de fósiles halladas en los yacimientos. En este sentido, la distinción entre ellos, a partir de criterios exclusivamente tafonómicos, resulta de interés bioestratigráfico y biocronológico (Fernández-López, 2000). Por otro lado, la estimación sobre si se trata de asociaciones mezcladas y/o condensadas se establece mediante el *time-averaging* (o promedio temporal). El *time-averaging* hace referencia a la preservación conjunta, en un mismo nivel estratigráfico, de elementos correspondientes a organismos de poblaciones o comunidades no contemporáneas, es decir, que vivieron en intervalos temporales diferentes (Walker y Bambach, 1971; Fürsich, 1990;

Behrensmeyer *et al.*, 2000). En este sentido, Fernández-López (2000) sostiene que en los sistemas fluviales meandriformes, como lo es el sistema del río Bermejo, la reelaboración constituye uno de los principales mecanismos formadores de asociaciones con *time-averaging* (o promedio temporal *sensu* Fernández-López, 2000).

### **Formación Río Bermejo**

La evaluación de los tres niveles analizados para la Formación Río Bermejo permite inferir el desarrollo de asociaciones condensadas, originadas como resultado de una incorporación gradual de restos de vertebrados a lo largo del tiempo. En este contexto, Martin (1999) considera que en la ausencia de evidencias de bioturbación y de restos reelaborados existe una tendencia natural hacia el desarrollo de asociaciones temporalmente condensadas. En este contexto, Kidwell y Behrensmeyer (1993a), sostienen que el tiempo de las generaciones biológicas es mucho más lento que el ritmo de acumulación sedimentaria. Por otro lado, la evidencia de resedimentación, avalada principalmente por la presencia de restos asociados, además del registro de elementos aislados, permite interpretar que existieron eventos de flujos sedimentarios que afectaron los restos provocando su movilización, y una acumulación más rápida en algunos casos, donde se puede interpretar que durante dichos eventos los restos se podrían haber acumulado en ciertos lugares, pero sin ser afectados por un desplazamiento importante.

Teniendo en cuenta los datos obtenidos se puede establecer que la asociación registrada para la Formación Río Bermejo constituye una sucesión de ambientes acuáticos a totalmente terrestres, donde se identifica la secuencia del relleno de los canales abandonados de los antiguos cursos del río Bermejo. Behrensmeyer y Hook (1992) sostienen que, este tipo secuencias podría tener un ritmo comparable al de los ambientes similares modernos, se podría asumir un intervalo de tiempo de formación de  $10^2$ - $10^4$  años. Es de importancia destacar que no se registran diferencias biocronológicas en los taxones identificados para esta formación, en este sentido la fauna reconocida para la Formación Río Bermejo se la puede vincular a la edad mamífero Lujanense.

### **Formación Toropí/Yupoí**

Algunos autores (Behrensmeyer, 1988; Behrensmeyer y Hook, 1992) sostienen que el grado de *time-averaging* tiende a ser mayor en los depósitos de canales fluviales que en los de llanura de inundación. En este sentido, se interpreta que la asociación faunística recuperada de la Formación Toropí/Yupoí está conformada por asociaciones mezcladas (*sensu* Behrensmeyer y Hook, 1992), constituidas por elementos correspondientes a entidades biológicas temporalmente sucesivas que se incorporaron al sustrato de manera gradual a través del tiempo. El predominio de ejemplares asociados y articulados, permiten inferir que los organismos que componen esta asociación no sufrieron eventos importantes de reelaboración tafonómica, más aún si se considera que fueron muy escasos los ejemplares que se recuperaron aislados, así como la ausencia de otros atributos que se encuentren relacionados al transporte (e.g grado de abrasión). Cabe destacar que las evidencias taxonómicas registradas en los dos miembros analizados, no evidenciaron variaciones biocronológicas significativas por lo que se puede estimar un *time-averaging* bajo para esta asociación.

En este contexto, las llanuras de inundación se caracterizan por el desarrollo de asociaciones originadas a partir de la incorporación gradual de los restos, en la mayoría de los casos con nula o escasa influencia de los procesos de reelaboración (Tomassini, 2012). Behrensmeyer y Hook (1992) sostienen que las asociaciones fósiles de las llanuras de inundación se componen de elementos predominantemente autóctonos, con acumulaciones graduales tanto de plantas, como de restos de vertebrados incorporados gradualmente. Sobre esta base los autores sugieren que los intervalos de tiempo representados en las llanuras de inundación van desde  $10^0$ - $10^4$  años. Teniendo en cuenta esto, Tomassini (2012) sugiere que los restos de megamamíferos son un caso especial de condensación tafonómica ya que los restos terminan incorporándose al sustrato junto con otros elementos pertenecientes a animales que murieron en momentos muy distantes en el tiempo. En base a esto se puede inferir que la asociación recuperada de la Formación Toropí/Yupoí, que registra elementos con diferentes estados de preservación, se encuentra conformada por generaciones sucesivas y al morir se fueron enterrando en diferentes momentos, por lo que sus restos estuvieron expuestos durante tiempos

diferentes. Bajo esta premisa es acertado establecer que se trata de una asociación condensada, lo que significa que los elementos que la componen pertenecen a los individuos que no fueron coexistentes, sino que han sido enterrados en etapas sucesivas.

En base a los datos obtenidos en ambas asociaciones se puede considerar para cada una intervalos estimativos próximos de *time-averaging*, esto se debe a que ambas formaciones tienen un mecanismo de formación similar que depende principalmente de los aportes del canal principal del sistema fluvial al que pertenecen. En este sentido, el principal mecanismo de origen de estas fue una incorporación gradual de los restos, teniendo en cuenta que no se registran diferencias biocronológicas, vinculando la fauna reconocida para esta formación a la edad mamífero Lujanense. En este sentido cabe aclarar que los patrones de sedimentación y tafonomía en los sistemas fluviales dan lugar a importantes diferencias en la representación del intervalo de tiempo para el registro sedimentario frente al orgánico (Behrensmeyer y Hook, 1992).

#### **CARACTERÍSTICAS DE LOS MODOS TAFONÓMICOS REPRESENTADOS EN LOS DEPÓSITOS FLUVIALES DE LAS FORMACIONES RÍO BERMEJO Y TOROPÍ/YUPOÍ.**

Behrensmeyer (1988) definió a los modos tafonómicos como los patrones recurrentes de preservación de los restos de los organismos, dentro de un contexto sedimentario particular y con atributos tafonómicos característicos. Behrensmeyer y Hook (1992) definieron a los modos tafonómicos como el producto del accionar de procesos físicos, químicos y biológicos similares, que dan origen a un conjunto de restos fósiles. En este sentido, la identificación de modos tafonómicos en depósitos vinculados a antiguos sistemas fluviales aporta datos fundamentales para el desarrollo de estudios paleoambientales, paleoecológicos y bioestratigráficos (Behrensmeyer, 1988; Behrensmeyer y Hook, 1992). En este contexto, los entornos fluviales presentan una serie de rasgos característicos de cada subambiente constituyendo escenarios potenciales de preservación de fósiles de vertebrados, generando así diferentes historias tafonómicas (Badgley, 1986 a,b; Behrensmeyer, 1988; Behrensmeyer y Hook, 1992; Smith, 1993; Pereda-Suberbiola *et al.*, 2000; Wilson, 2008; Csiki *et al.*, 2010), lo cual es interesante desde el

punto de vista tafonómico, ya que la abundancia y diversidad taxonómica de los restos fósiles y los procesos que los afectan varían según el tipo de subambiente.

En las formaciones bajo estudio se encuentran representados dos tipos de subambientes claramente diferenciables. La Formación Río Bermejo se encuentra representada por pantanos que tuvieron origen en meandros abandonados del antiguo cauce del río Bermejo. Desde el punto de vista tafonómico las características que registra la Formación Río Bermejo (e.g. predominio de especímenes asociados/aislados, escaso a nulo transporte, alto porcentaje de especímenes completos, ausencia de fracturas pre-enterramiento, bajo porcentaje de especímenes con signos de meteorización, abrasión, ejemplares preservados autóctonos y parautóconos) (Tabla 5-18) constituyen un ejemplo de modo tafonómico “*Relleno de Canal Abandonado*” (*sensu* Behrensmeyer, 1988). Por otro lado, la Formación Toropí/Yupoí representa llanuras de inundación asociadas al antiguo cauce del río Paraná. Las características tafonómicas registradas en los restos que componen la asociación (e.g. predominio de especímenes articulados/asociados con evidencias de meteorización, ausencia de abrasión y reelaboración, bajo a nulo transporte, predominio de fracturas pre-enterramiento, ejemplares preservados autóctonos y parautóconos) (Tabla 5-18) permiten vincularlo al modo tafonómico “*Llanura de inundación bien drenada*” (*sensu* Behrensmeyer y Hook, 1992).

FORMACIÓN	Río Bermejo	Toropí/Yupoí
MODO TAFONÓMICO	Relleno de canal abandonado ( <i>Channel Fill</i> )	Llanura de Inundación bien drenada ( <i>Well-Drained Floodplains</i> )
CONTEXTO SEDIMENTARIO	Relleno de canales abandonados, en una secuencia de un medio totalmente acuático a uno terrestre.	Llanuras de inundación con períodos marcados de estabilidad sedimentaria.
LITOLÓGIA	Secuencia granocreciente de pelitas masivas, con importante continuidad lateral.	Miembro Inferior: arenas finas limosas a arcillosas masivas. Miembro Superior: areniscas finas arcillosas, masivas con intercalación de depósitos más finos.
GRADO DE PRESERVACIÓN	Marcado predominio de elementos esqueléticos identificables (92,7%), en relación a los no identificables (7,3%).	Marcado predominio de elementos esqueléticos identificables (88%), en relación a los no identificables (12%).
FAUNA REGISTRADA	Mamíferos pequeños a megamamíferos y peces.	Micro a megamamíferos, reptiles y aves.
METEORIZACIÓN	Todas las categorías presentes con frecuencias variables.	Todas las categorías presentes, con amplio predominio de la categoría 2.
ABRASIÓN	Predominio de elementos que conservaron sus bordes naturales.	Predominio de elementos que conservaron sus bordes naturales.
GRADO DE FRACTURACIÓN	Predominio de elementos con múltiples fracturas, relacionada con contracción-expansión de arcillas de niveles hospedantes.	Predominio de elementos con múltiples fracturas, relacionada con el grado de meteorización y con compactación del sedimento.
DEFORMACIÓN	Predominio de restos sin deformación. Se registraron elementos con deformación plástica evidente.	Predominio de restos sin deformación. Se registraron escasos restos con deformación.
IMPREGNACIÓN	Amplio predominio de ejemplares con impregnaciones parciales.	Proporción variable de ejemplares con impregnaciones totales y parciales.
ENCOSTRAMIENTOS	Baja frecuencias de restos con encostramiento.	Amplio predominio de restos con encostramientos calcáreos. Elevado registro de rizoconcreciones.
BIOEROSIÓN	Evidencia de accionar de invertebrados sobre restos de corazas y sobre elementos esqueléticos con posible determinación del productor.	Evidencias de depredación/carroñeo y trazas de invertebrados sobre todo en corazas, ambos sin determinación del productor.
DESARTICULACIÓN	Predominio de ejemplares asociados y aislados. Baja frecuencia de articulados.	Predominio de ejemplares asociados y articulados. Baja frecuencia de aislados.
INTERPRETACIÓN TAFONÓMICA EN BASE A EVIDENCIAS TAFONÓMICAS	Bajo grado de movilización y selección de restos debido a corrientes de agua. La ausencia de restos con baja resistencia al transporte es interpretada como causada por procesos hidráulicos más que destructivos. Fracturación causada por variaciones en el nivel hospedante. Predominio de elementos acumulados sin evidencias de movilizaciones posteriores. Los elementos son autóctonos y parautóctonos. Se trata de una asociación mezclada y condensada, para la cual se estima un <i>time-averaging</i> bajo.	Bajo grado de movilización y selección de restos debido a corrientes hidráulicas. Predominio de elementos resedimentados y, en menor medida, acumulados sin evidencias de movilizaciones posteriores. Fracturación causada por prolongada exposición. Los elementos son autóctonos y parautóctonos. Se trata de una asociación mezclada y condensada, para la cual se estima un <i>time-averaging</i> bajo.

Tabla 5-18. Características de los modos tafonómicos representados en los depósitos fluviales de las formaciones Río Bermejo y Toropí/Yupoí.



A dark blue vertical bar is on the left side of the page. A blue arrow points from the right side of this bar towards the chapter title.

# CAPÍTULO 6

CONCLUSIONES TAFONÓMICAS

SÍNTESIS FINAL

Several thin, curved lines in shades of blue and grey originate from the bottom left corner and curve upwards and to the right.

Lic. Méndez, Cecilia R.  
UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE



## **CONCLUSIONES TAFONÓMICAS**

### ***Formación Río Bermejo***

Las características taxonómicas y tafonómicas registradas en los restos provenientes de la Formación Río Bermejo no mostraron diferencias significativas que ameriten la separación de la asociación por nivel fosilífero, por lo que se consideró que todos los fósiles provenientes de los 3 niveles fosilíferos analizados conforman una única asociación, la cual se caracteriza por representar ambientes de relleno de un canal abandonado, conformando posteriormente pantanos, donde se puede reconocer una sucesión ambiental desde un ambiente totalmente fluvial a uno totalmente terrestre.

### ***Formación Toropí/Yupoí***

En la Formación Toropí/Yupoí se llevó a cabo el análisis en dos localidades fosilíferas, registrando una única asociación proveniente de los dos miembros que componen la formación. Tanto el Miembro Inferior, como el Superior de la Formación Toropí/Yupoí se interpretan como ambientes de llanura de inundación. El Miembro Inferior es el que registra la mayor cantidad de elementos recuperados.

## **DATOS DE LAS ASOCIACIONES**

### **Representación taxonómica**

#### ***Formación Río Bermejo***

La asociación faunística registrada en esta formación está constituida por 30 taxones de vertebrados. La mayoría de los registros fueron restos de Mammalia, siendo los más diversos los Cingulata. También se registraron Osteichthyes, con los Synbranchiformes como únicos representantes. En este contexto, se puede afirmar que la asociación recuperada de la Formación Río Bermejo se encuentra conformada por un componente predominante de afinidades pampeanas (e.g. *Glyptodon*, sp., *Neosclerocalyptus* cf. *N. paskoensis*, *Pampatherium typum*, *Chaetophractus* sp.,

*Megatherium* sp. y *Toxodon* sp.) y por un componente de afinidades intertropicales como *Holmesina paulacoutoi*. Sin embargo, en esta formación también existe un componente de taxones que presentan una amplia plasticidad ambiental como *Procyon* sp., *Procyon cancrivorus* y *Panthera onca*, con el único requerimiento de tener una fuente de agua cercana. También se caracterizan por su amplia distribución: *Morenelaphus lujanensis*, *Scelidotherium leptocephalum* y *Chaetophractus* sp. En este contexto, queda en evidencia que los herbívoros son ampliamente mejor representados que los carnívoros.

### **Formación Toropí/Yupoí**

La asociación faunística recuperada de la Formación Toropí/Yupoí esta compuesta por micromamíferos roedores, grandes y megamamíferos tanto herbívoros como carnívoros. También se registraron en esta asociación ejemplares de testudines, una boa y un ave. En base a los registros faunísticos obtenidos para la Formación Toropí/Yupoí se puede establecer que esta asociación está compuesta por taxones asociados a una fauna subtropical, como *Tapirus* sp., *Euphractus sexcinctus*, *Leopardus pardalis*, *Holmesina paulacoutoi*, *Toxodon platensis* y *Boa constrictor*. Sin embargo, fue abundante la cantidad de registros de taxones con amplia plasticidad ambiental, tales como *Macrauchenia patachonica*, *Morenelaphus* sp., *Smilodon populator*, *Hippidion* sp., *Propapous grandis*, *Chaetophractus villosus*, entre otros. Un registro particular que presenta esta asociación es el ejemplar de *Chelonoidis lutzae*, un testudinoideo endémico de la región, adaptado particularmente a condiciones cálidas y húmedas. Por otro lado, aunque menos frecuentes se han registrado taxones asociados a climas más áridos y fríos como los roedores *Dolichotis patagonum* y *Galea leucoblephara*, así como también el camélido *Hemiauchenia paradoxa*, el cérvido *Hippocamelus sulcatus*, el Gliptodontiidae *Neosclerocalyptus* sp. En este contexto la amplia variedad de taxones presentes en la Formación Toropí/Yupoí sugiere predominantemente la presencia de ambientes abiertos a semiabiertos, relacionados con un predominio de sabanas y pastizales. La mayoría de los taxones registrados se caracterizan por una plasticidad de comportamiento en respuesta a las condiciones de temperatura y humedad, lo cual se evidencia en la amplia distribución regional que presentan, habitando diferentes tipos de ambientes.



## **Diversidad de elementos esqueléticos- Acción hidráulica**

### ***Formación Río Bermejo***

La Formación Río Bermejo se caracterizó por presentar un elevado registro de ejemplares identificables, en relación al total de restos de fragmentos indeterminados que se recuperaron. Esto refleja que la intensidad con la que actuaron los procesos tafonómicos (e.g. meteorización, fragmentación, abrasión) sobre los restos en cada uno de los niveles fue poco significativa.

Por otro lado, el escaso número de registros de ejemplares articulados, conjuntamente con el predominio de ejemplares desarticulados pero asociados y aislados no permitió realizar un análisis de transportabilidad que permita establecer la influencia hidráulica sobre las asociaciones conservadas. En este sentido, el predominio de ejemplares que se recuperaron asociados o articulados refleja eventos de rápido enterramiento.

### ***Formación Toropí/Yupoí***

Existe un buen grado de preservación de los elementos esqueléticos registrados en la Formación Toropí/Yupoí, esto se ve reflejado tanto el alto grado de resolución en la identificación anatómica y taxonómica de los elementos recuperados, reflejando procesos tafonómicos poco intensos (e.g. meteorización, abrasión, fragmentación).

Al igual que en la Formación Río Bermejo, el predominio de ejemplares articulados y desarticulados pero asociados, y el bajo registro de ejemplares aislados no permitió realizar un correcto análisis en referencia al transporte hidráulico.

Finalmente se puede interpretar que las asociaciones recuperadas de la Formación Río Bermejo y de la Formación Toropí/Yupoí están compuestas por elementos que permanecieron en su lugar de producción o fueron levemente transportados por encontrarse articulados, lo cual sugiere que estas asociaciones sufrieron un rápido enterramiento favoreciendo la preservación de los restos articulados o próximos entre sí. Estos eventos pudieron haber estado dado por flujos de agua esporádicos, provenientes del canal principal, con capacidad de cubrir rápidamente a los restos, pero sin movilizarlos grandes distancias.



## **Meteorización**

### ***Formación Río Bermejo***

El predominio de las categorías 1 y 2 de meteorización sugieren que el período de exposición a los efectos de la meteorización fue relativamente corto, pero lo suficiente para provocar modificaciones en la superficie de los restos. Esto podría deberse a las grandes dimensiones registradas en restos de esta formación, debido a lo cual pudieron sufrir un enterramiento gradual en relación a períodos de mayor o menor sedimentación asociados a la dinámica del ambiente depositacional, así como también la presencia de vegetación podría atenuar los efectos de los agentes meteorizantes.

### ***Formación Toropí/Yupoí***

El alto porcentaje de elementos con meteorización intermedia, y un porcentaje bajo de elementos sin meteorización al igual que con meteorización extrema, permite inferir que los restos fueron incorporados gradualmente a través del tiempo en los depósitos de la llanura de inundación. En este contexto, en el Miembro Inferior se reconocieron evidencias de estabilidad sedimentaria y exposición subaérea, lo cual sugiere que los restos estuvieron expuestos por un período considerable de tiempo, donde la baja periodicidad de grandes inundaciones dio tiempo a que los diferentes elementos desarrollen atributos por causa de la meteorización. En este sentido, se puede sugerir que las tasas de acumulación de sedimentos eran lo suficientemente rápidas como para enterrar los restos antes de que se alteraran demasiado por meteorización, pero las velocidades de flujo eran lo suficientemente pequeñas como para evitar el arrastre.

## **Abrasión**

### ***Formación Río Bermejo***

La ausencia de restos con signos de abrasión demuestra que los restos no se encontraban expuestos a la abrasión, lo que además refuerza la hipótesis del escaso o nulo transporte inferido

para los materiales recuperados de esta asociación. Las marcas de pisoteo se encuentran ausentes en los elementos analizados.

### ***Formación Toropí/Yupoí***

Los restos con signos de abrasión fueron muy escasos, se interpreta que aquellos que presentaron signos fueron afectados levemente por eventos de flujos de desborde del canal o por pisoteo por otros animales de forma ocasional cuando se encontraban expuestos o parcialmente enterrados. En este contexto se puede interpretar que los restos que componen esta asociación no fueron afectados de manera significativa por procesos abrasivos.

### **Fracturación**

#### ***Formación Río Bermejo***

Los restos presentan un alto grado de fracturación, es por ello que se puede afirmar que en esta asociación la fracturación es uno de los atributos más importantes. El predominio de fracturas transversales de bordes lisos permite inferir que las mismas se produjeron tardíamente durante la etapa post-enterramiento, producto de la presión ejercida por el sedimento sobre los restos, tanto por carga de los niveles suprayacentes como por la contracción-expansión de las arcillas de los niveles hospedantes. Por otro lado, la presencia de facturas longitudinales no puede ser atribuida a la meteorización, ya que los restos presentan escasas evidencias de meteorización. La presencia de huesos largos casi completos con evidencia de que no han sufrido reelaboración es importante, al igual que la ausencia de evidencias de abrasión en las superficies de fractura.

#### ***Formación Toropí/Yupoí***

La asociación presentó un alto grado de fracturación el cual tiene una estrecha relación con las interpretaciones planteadas en lo que respecta a la meteorización. Esto permite interpretar que previo a su enterramiento los restos estuvieron suficiente tiempo expuestos como para que la alteración producto de la meteorización generara debilidad en los mismos, y con ello, fracturas longitudinales asociadas a los efectos del intemperismo. A su vez, también fue elevado el registro

de fracturas transversales, conjuntamente con bordes de fracturas lisas y/o escalonadas. En base a lo anterior se puede inferir que tanto los procesos pre-enterramiento como los post-enterramiento fueron igualmente significativos.

## **Deformación**

### ***Formación Río Bermejo***

La deformación plástica que presentan algunos de los ejemplares demuestra que éstos no estaban secos, o bien, no estaban excesivamente mineralizados cuando se enterraron y sufrieron la compactación del sedimento. Por otro lado, se puede establecer tentativamente que una depositación lenta pudo dar origen a estas deformaciones plásticas, ya que solo se produjo un cambio en las dimensiones originales del fósil sin que se generen necesariamente fracturas.

### ***Formación Toropí/Yupoí***

Este atributo fue escasamente registrado en la asociación. Sin embargo, los elementos que lo presentaron se caracterizaron por presentar fracturas como producto de la compresión. Las fracturas producidas por efectos de la compactación del sedimento o por presión litostática ocurrieron cuando los huesos ya se encontraban mineralizados o prácticamente sin componentes orgánicos, lo cual se puede inferir debido que los fragmentos de huesos se encontraban en contacto evidenciando que el proceso ocurrió durante la etapa post-enterramiento.

## **Presencia de encostramientos calcáreos – Impregnaciones - Rellenos sedimentarios**

### ***Formación Río Bermejo***

Los procesos post-enterramiento afectaron de forma diferencial a los restos que componen esta asociación, siendo en algunos elementos más acentuados que en otros. En este contexto, la presencia de encostramiento sobre las fracturas indica que la fracturación se produjo previa a la precipitación calcárea. En tanto que, la precipitación de óxidos de manganeso en los restos indicaría

la existencia de un entorno alcalino y oxidante, vinculado a climas áridos, al igual que con el desarrollo de impregnaciones de óxidos de hierro. Si bien ambos tipos de precipitaciones no ocurren exactamente bajo las mismas condiciones (e.g. pH, Eh), estarían indicando que en algún momento de la historia tafonómica se dieron las condiciones óptimas para que ocurra su precipitación. La presencia de relleno sedimentario similar al del nivel hospedante en los restos que presentaban algún tipo de fractura fue característica en esta asociación, indicando que los restos no sufrieron reelaboración tafonómica.

### ***Formación Toropí/Yupoí***

Teniendo en cuenta las interpretaciones previas realizadas, que sostienen que los restos fueron incorporados gradualmente al sustrato, es coherente interpretar que el proceso de evolución de los suelos ha afectado a los restos de forma gradual y diferencial. La mayoría de los elementos en que se registran encostramientos o presentan rizoconcreciones provienen del Miembro Inferior, lo cual permite afirmar que la formación de dichos encostramientos se encuentra en estrecha relación con el gran desarrollo de paleosuelo (bioturbaciones) que presenta este miembro. Los elementos con encostramientos calcáreos y/o rizoconcreciones generalmente se encuentran impregnados posteriormente por óxidos, lo que permite interpretar que la precipitación de los minerales en esos casos ocurrió tardíamente durante la etapa post-enterramiento. Los restos con evidencias de impregnaciones son abundantes en toda la asociación, afectando de forma desigual a los restos, desde impregnaciones parciales a totales de los restos, sugiriendo así el desarrollo de ambientes húmedos con presencia de aguas oxigenadas o corrientes. En lo que refiere a relleno sedimentario, fueron escasos los restos que lo presentaron y en estos casos este era similar al nivel hospedante. Una característica distintiva de estos rellenos fue la presencia de trazas dentro de los mismos o de rizoconcreciones.





## **Desarticulación – Dispersión**

### ***Formación Río Bermejo***

Predominaron los restos aislados y asociados por sobre los articulados, lo cual indica que algunos restos estuvieron lo suficientemente expuestos para su desarticulación y transporte, y otros sufrieron un rápido enterramiento. Conjuntamente, la evidencia de meteorización sugiere que esta exposición no fue muy larga, debido al grado de meteorización que muestran los restos, así como la ausencia de abrasión o la actividad de depredadores o carroñeros. Se puede inferir, mediante la presencia de elementos de desarticulación tardía y elementos asociados y aislados, que los episodios de enterramiento rápido estaban alternados con episodios de enterramiento más lento, durante los cuales los elementos esqueléticos se desarticulaban y transportaban. En este contexto, el registro de elementos aislados representados por aquellos que presentan alta resistencia al transporte estaría indicando que los restos faltantes pudieron haber sido transportados por flujos de agua a otros lugares.

En el caso de esta asociación no fue posible evaluar el empaquetamiento, ya que los restos se encuentran distribuidos espacialmente y no forman concentraciones. Se puede interpretar que, una vez muertos los individuos, los procesos de dispersión y movilización de los restos no fueron trascendentes como para generar importantes concentraciones de huesos.

El grado de dispersión de los restos indica que la asociación de la Formación Río Bermejo está constituida por elementos autóctonos o parautóctonos, considerando el ambiente donde se produjeron, se puede interpretar que la composición de estos depósitos está dada por animales que vivían en el entorno, donde los mismos contaban con los recursos de agua y alimento. El ambiente de formación de estos depósitos, en este caso paleocauces abandonados que dieron origen posteriormente a pantanos, es compatible con las características tafonómicas presentes (e.g. registro de elementos autóctonos/parautóctonos, elementos esqueléticos articulados y/o asociados, ausencia de abrasión, escaso o nulo transporte, ausencia de reelaboración) en los fósiles que se han preservado y, por lo tanto, se puede inferir que las paleocomunidades registradas finalmente dieron origen la asociación conservada.

### **Formación Toropí/Yupoí**

En la asociación se reconocieron los distintos estados de articulación propuestos por Behrensmeyer (1991). Esto permite inferir que los diferentes elementos esqueléticos estuvieron expuestos en superficie durante lapsos diferentes de tiempo luego de su muerte y antes de su enterramiento definitivo. El predominio de ejemplares parcialmente articulados y de otros asociados, permite estimar que, en estos casos, el tiempo de permanencia en la superficie fue muy corto, lo que supondría eventos de rápido enterramiento. El desarrollo de una asociación con estas características es compatible con la incorporación gradual de elementos esqueléticos a través del tiempo, además de la ausencia de abrasión y de actividad de depredadores o carroñeros, como de estadios de meteorización no muy avanzados. Los restos registrados en la asociación presentan una amplia distribución espacial, lo cual es característico de las llanuras de inundación, donde no presentan habitualmente grandes concentraciones de restos (Behrensmeyer, 1982; Smith, 1993).

### **Modo Tafonómico Interpretado para la Formación Río Bermejo**

Si bien los restos recuperados provienen de tres niveles distintos, estos representan la secuencia de relleno de un segmento de canal abandonado en un sistema fluvial meandriforme (Lámina 6-1), conformando una asociación compuesta por ejemplares autóctonos y/o parautóctonos, tanto terrestres como acuáticos.

Las características registradas en la asociación, así como las del ambiente sedimentario de depositación, (e.g. presencia de sedimentos finos como arcillas, limos y arenas finas, predominio de ejemplares desarticulados y asociados, ausencia de resedimentación y de abrasión, bajo grado de meteorización, predominio de ejemplares completos en relación al grado de rotura) llevan a interpretar a esta asociación como “Modo tafonómico de Relleno de Canal Abandonado o *Channel-fill*” (ver Tabla 5-19), ya que las características registradas son congruentes con las propuestas por Behrensmeyer (1988) para este modo tafonómico. Por otro lado, en base a las características tafonómicas registradas se puede establecer que la asociación presenta las mismas características que la propuesta por Johnson (1960) para la formación de asociaciones fósiles en el Modelo I, el

cual establece una asociación de elementos autóctonos/parautóctonos, un alto porcentaje de elementos asociados y alto grado de preservación de los elementos debido a un rápido enterramiento.

### **Modo Tafonómico Interpretado para la Formación Toropí/Yupoí**

Las características sedimentológicas de la Formación Toropí/Yupoí permiten afirmar que se encuentra constituida por dos miembros bien diferenciados que representan un subambiente de llanura de inundación, dentro de un ambiente fluvial de baja sinuosidad (Lámina 6-2). En este sentido, las características tafonómicas registradas en la asociación permiten definir el modo tafonómico de “Llanura de Inundación o *Floodplains*” (*sensu* Behrensmeyer y Hook, 1992) y dentro de las variables que esta presenta “Llanura De Inundación Bien Drenada o *Well-Drained Floodplains*” (*e.g.* predominio de ejemplares asociados y articulados por sobre los desarticulados y aislados, ausencia de abrasión, todas las categorías de meteorización, con predominio de la categoría 2, elementos acumulados y resedimentados) (ver Tabla 5-19). Por otro lado, el registro de elementos acumulados y enterrados rápidamente, y de elementos resedimentados, con evidencias claras de exposición al intemperismo y una moderada cantidad de ejemplares fracturados, permite encuadrar al mecanismo de formación de esta asociación dentro de los Modelos I y II, respectivamente, propuestos por Johnson (1960), así como una asociación compuesta por elementos autóctonos y parautóctonos.

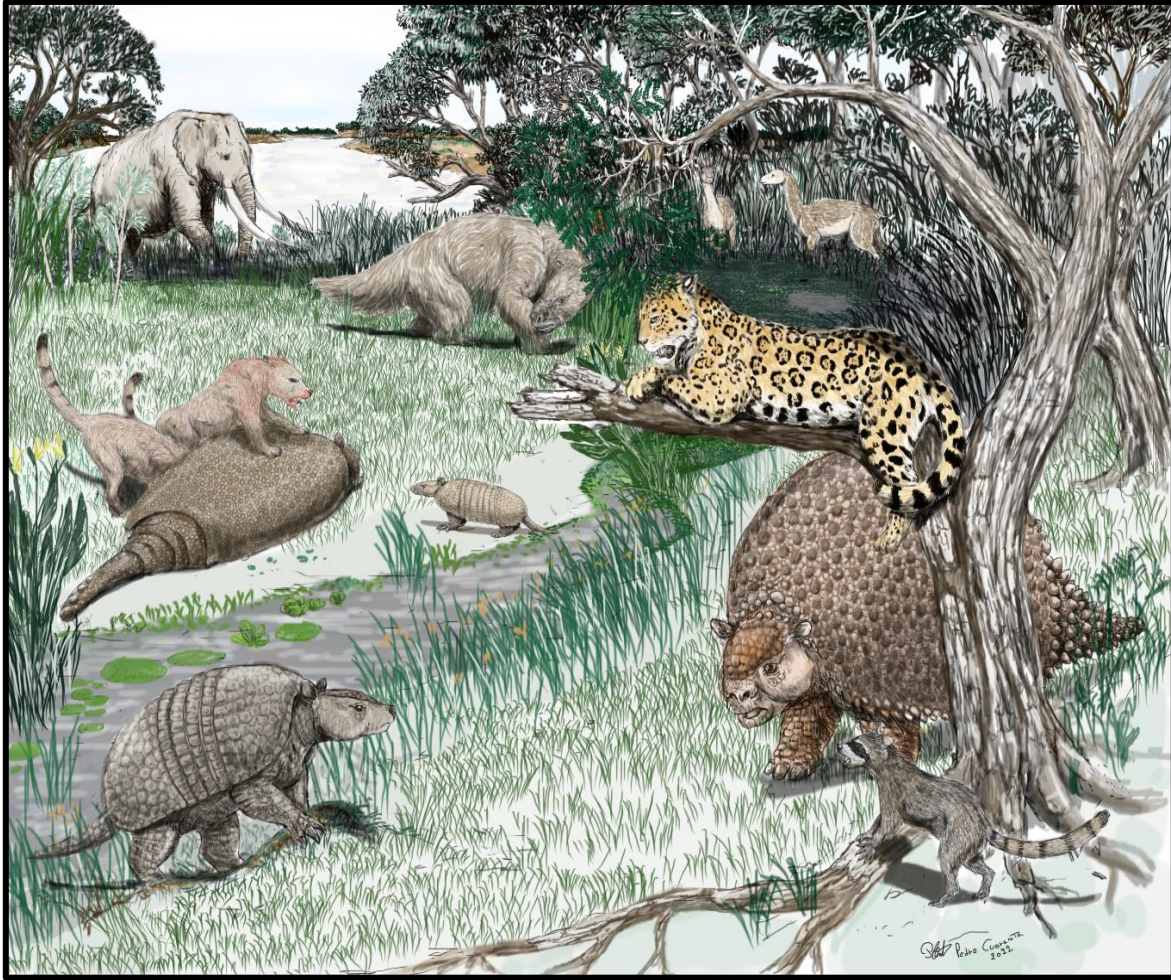


Lámina 6-1. Representación gráfica del ambiente interpretado para la Formación Río Bermejo, realizada por el Técnico Cuaranta, Pedro.





Lámina 6-2. Representación gráfica del ambiente interpretado para la Formación Toropí/Yupoí, realizada por el Técnico Cuarenta, Pedro.



## **SÍNTESIS FINAL**

Los modos tafonómicos asignados a cada formación se encuentran en relación al sistema fluvial dentro del cual se depositaron los restos. La Formación Río Bermejo tuvo su origen en un sistema de tipo fluvial meandriforme, en el cual los meandros abandonados dieron lugar posteriormente a la conformación de pantanos, que fueron los ambientes de depositación de los restos. En tanto, que la Formación Toropí/Yupoí tuvo su origen en un sistema fluvial del tipo entrelazado, de baja sinuosidad, y el lugar de depositación de los restos se dio en las llanuras de inundación, que se caracterizaron principalmente por importantes períodos de estabilidad sedimentaria.

Las asociaciones faunísticas, recuperadas en las formaciones Río Bermejo y Toropí/Yupoí, están constituidas por elementos afectados por diversos procesos ocurridos tanto en la etapa pre-enterramiento como post-enterramiento, los cuales están directamente vinculados a la génesis de cada formación y, por lo tanto, representan distintas historias tafonómicas.

Las asociaciones recuperadas de las formaciones Río Bermejo y Toropí/Yupoí están conformadas por diferentes taxones de mamíferos con una amplia gama de masas corporales. En este contexto, es prudente atribuir un grado de selección hacia grandes a megamamíferos.

El grado de meteorización en ambas asociaciones está vinculado con el ambiente depositacional. En la Formación Río Bermejo estos efectos fueron atenuados por la presencia de vegetación y un ambiente de pantano. En tanto que en la Formación Toropí/Yupoí debido a los efectos del intemperismo, los efectos fueron un tanto más acentuado debido a procesos prolongados de estabilidad sedimentaria, conjuntamente con una exposición directa a los agentes meteorizantes.

La ausencia de abrasión en los elementos recuperados de ambas asociaciones permite estimar la intensidad de los flujos y la composición sedimentaria de los mismos, por lo cual se infiere que el tiempo de interacción del resto con las partículas sedimentarias fue corto o la intensidad del proceso fue baja.

La rotura fue un atributo muy importante en la Formación Río Bermejo, lo cual se encuentra relacionado, en la mayoría de los casos, con la conformación de los niveles portadores, que por movimientos de contracción-expansión de las arcillas, generaron fracturas en los restos, así

como también deformación. En la Formación Toropí/Yupoí la rotura también fue un atributo muy importante, pero en esta asociación las fracturas estuvieron en estrecha relación con el grado de meteorización que presentaban los restos, donde el predominio de fracturas fue de tipo longitudinal producto de la exposición a los agentes meteorizantes.

✚ La evolución de los niveles hospedantes dejó improntas características en los restos recuperados de cada asociación. Ambas formaciones se caracterizaron por presentar un número elevado de ejemplares con impregnaciones, las cuales son indicadores de suelos constantemente anegables (Formación Río Bermejo) y con suministro de agua permanente bajo ciertas condiciones de acidez y oxigenación (Formación Toropí/Yupoí). La Formación Toropí/Yupoí se caracterizó por presentar un número elevado de ejemplares con rizoconcreciones en relación al desarrollo de un paleosuelo, también se encontraron evidencias de nidificación de termitas que confirman periodos de gran estabilidad sedimentaria.

✚ Las bioerosiones registradas en la Formación Río Bermejo son causadas principalmente por invertebrados asociados a la consumición de restos orgánicos y carroña. Las trazas registradas, asignadas tentativamente a termitas se corresponden con las categorías etológicas Fodinichnia y Domichnia, a las otras trazas se las asocia a la actividad de escarabajos coleópteros dentro de la categoría Pupichnia. En la Formación Toropí/Yupoí las bioerosiones son causadas por la acción de depredadores y/o carroñeros, así como también de invertebrados, las cuales se asignan a tentativamente a escarabajos coleópteros.

✚ Las características registradas en los atributos tafonómicos en los restos fósiles, como la sedimentología, permiten interpretar a la Formación Río Bermejo como un ambiente de relleno de canal abandonado.

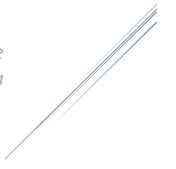
✚ Las evidencias sedimentológicas de la Formación Toropí/Yupoí, como los atributos tafonómicos registrados en cada uno de los restos permiten afirmar que el ambiente de depositación de los restos fue una llanura de inundación con periodos de estabilidad sedimentaria prolongados.



# REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Lic. Méndez, Cecilia R.  
UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE





## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aceñolaza, F.G. (2007). *Geología y recursos geológicos de la Mesopotamia Argentina* (N° 22). Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Instituto Superior de Correlación Geológica. Universidad Nacional de Tucumán.
- Alcalá, L. (1994). *Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de estudios Turolenses y Museo Nacional de Ciencias Naturales.
- Alcalá, L. y Martín Escorza, C. (1998). Modelling diagenetic bone fractures. *Bulletin de la Société Géologique de France*. 169(1):101-108.
- Alcaraz, M.A. y Ferrero, B. (2011). Aspectos taxonómicos, biocronológicos y biogeográficos del género extinto *Morenelaphus* Carette (Artiodactyla, Cervidae) en la Argentina. Resúmenes. *Ameghiniana*. 48(4).
- Alcaraz, M.A. y Francia, A. (2013). Diversidad de Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) en el Pleistoceno de la provincia de Corrientes, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología* 16(1):157-166.
- Alberdi, M.T., Alonso, M.A., Azanza, B., Hoyos, M. y Morales, J. (2001). Vertebrate taphonomy in circum-lake environments: three cases in the Guadix-Baza Basin (Granada, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 165(1-2):1-26.
- Albino, A.M. y Carlini, A.A. (2008). First record of *Boa constrictor* (Serpentes, Boidae) in the quaternary of South America. *Journal of herpetology*. 42(1):82-88.
- Álvarez, B.B. (1974). Los mamíferos fósiles del Cuaternario de Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. *Ameghiniana*. 11:295-311.
- Andersson, K. y Kaakinen, A. (2004). Floodplain processes in the shaping of fossil bone assemblages: an example from the Late Miocene, Bahe Formation, Lantian, China. *Journal of the Geological Society of Swede*. 126:279–287.
- Andrés, M., Gidna, A.O., Yravedra, J. y Domínguez-Rodrigo, M. (2012). A study of dimensional differences of tooth marks (pits and scores) on bones modified by small and large carnivores. *Archaeological and Anthropological Sciences*. 4(3):209-219.

- Andrews, P. (1990). *Owls, caves and fossils. Predation, preservation, and accumulation of small mammal bones in caves, with the analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK*. The University of Chicago Press.
- Andrews, P. y Armour-Chelu, M. (1998). Taphonomic observations on a surface bone assemblages in a temperate environment. *Bulletin de la Société Géologique de France*. 169:433-442.
- Arana, M.D., Martinez, G.A., Oggero, A.J., Natale, E.S. y Morrone, J.J. (2017). Map and shapefile of the biogeographic provinces of Argentina. *Zootaxa*. 4341(3):420-422.
- Araújo-Júnior, H.I. y Porpino, K.O. (2011). Assembleias fossilíferas de mamíferos do Quaternário do Estado do Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil: diversidade e aspectos tafonômicos e paleoecológicos. *Pesquisas Em Geociências*. 38:67-83.
- Araújo-Júnior, H.I., Júnior, M.C.B., Dos Santos, T.T., Alves, R.D.S. y Bergqvist, L.P. (2012). Tafonomia da megafauna pleistocênica brasileira: Fluvial Transport Index (FTI) em análises de representatividade óssea. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 15(1):95-104.
- Araújo-Júnior, H.I., de Oliveira Porpino, K., y Bergqvist, L.P. (2013a). Taphonomic analysis of a late Pleistocene vertebrate accumulation from Lage Grande Paleontological Site, Pernambuco State, northeastern Brazil: New remarks on preservational aspects of tank deposits. *Quaternary International*. 317:88-101.
- Araújo-Júnior, H.I., de Oliveira Porpino, K., Ximenes, C.L. y Bergqvist, L.P. (2013b). Unveiling the taphonomy of elusive natural tank deposits: a study case in the Pleistocene of northeastern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 378:52-74.
- Araújo-Júnior, H.I., Dominato, V.H., Bertoni-Machado, C., y dos Santos Avilla, L. (2013c). Taphonomic aspects of the Pleistocene vertebrate assemblage of Itaboraí, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*. 46:26-34.
- Aslan, A. y Behrensmeier, A.K. (1996). Taphonomy and time resolution of bone assemblages in a contemporary fluvial system: the East Fork River, Wyoming. *Palaos*. 11:411-421.

- Backwell, L.R., Parkinson, A.H., Roberts, E.M. D'errico, F. y Huchet, J. (2012). Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 337-338(2012):72–87.
- Bader, K.S., Hasiotis, S. T. y Martin, L.D. (2009). Application of forensic science techniques to trace fossils on dinosaur bones from a quarry in the Upper Jurassic Morrison Formation, northeastern Wyoming. *Palaíos*. 24(3):140-158.
- Badgley, C. (1986a). Taphonomy of mammalian fossil remains from Siwalik rocks of Pakistan. *Paleobiology*. 12:119-142.
- Badgley, C. (1986b). Counting individuals in mammalian fossil assemblages from fluvial environments. *Palaíos*. 1:328-338.
- Badiola, A., Berreteaga, A., Pereda-Suberbiola, X., Elorza, J., Astibia, H., y Etxebarria, N. (2009). Taphonomy of vertebrate fossil assemblages from swampy circum-lake environments: An example from the late Eocene of Zambrana (Iberian Peninsula). *Palaíos*. 24(8):522-534.
- Barredo, S.P. y Stinco, L.P. (2010). Geodinámica de las cuencas sedimentarias: su importancia en la localización de sistemas petroleros en la Argentina. *Petrotecnia*. 2:48-68.
- Bataglia, O.C. (1991). Ferro. En: Ferreira, M. E. y Péssoa Da Cruz, M. C. (Eds.). *Micronutrientes na agricultura* (pp. 131-157). Associação brasileira para pesquisa da potassa e do fosfato. Piracicaba: Potafos/CNPq.
- Behrensmeyer, A.K. (1975). The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. 146:473-578.
- Behrensmeyer, A.K. (1978). Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*. 4(2):150-162.
- Behrensmeyer, A.K. (1981). Comments. En: P. Shipman, W. Bosler y K.L. Davis (Eds.), *Butchering of giant Geladas at an Acheulian site*. *Current Anthropology*. 22:1-264.

- Behrensmeyer, A.K. (1982). Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Paleobiology*. 8:211-227.
- Behrensmeyer, A.K. (1988). Vertebrate preservation in fluvial channels. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 63:183-189.
- Behrensmeyer, A.K. (1990). Transport-hydrodynamics: Bones. En: D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (Eds.), *Paleobiology: A Synthesis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 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* (pp. 291-335). Plenum Press.
- Behrensmeyer, A.K. y Fürsich, F.T. (1990). Bones. *Palaeobiology: A synthesis*, 231
- Behrensmeyer, A.K. y Hook, R.W. (1992). Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes. En A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R. Potts, H. Sues y S.L. Wings (Eds.), *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals* (pp. 15-136). University of Chicago Press.
- Behrensmeyer, A.K. y Kidwell, S.M. (1995). Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*. 11:105-119.
- Behrensmeyer, A.K., Gordon, K.D. y Yanagi, G.T. (1986). Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo-cutmarks. *Nature*. 319 (6056):768-771.
- Behrensmeyer, A.K., Gordon, K. y Yanagi, G. (1989). Nonhuman bone modification in Miocene fossils from Pakistan. En: R. Bonnichsen y M. Sorg (Eds.), *Bone modification*. Institute for Quaternary Studies, University of Maine, Orono. 99-120.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M. y Gastaldo, R.A. (2000). Taphonomy and Paleobiology. *Paleobiology*. 26(4):103-147.
- Behrensmeyer, A.K., Stayton, C. y Chapman, R. (2003). Taphonomy and ecology of modern avifaunal remains from Amboseli Park, Kenya. *Paleobiology*. 29(19):52-70.
- Binford, L.R. (1981). *Bones. Ancient men and modern myths*. Academic Press.

- Blasco Sancho, M.F. (1995). Hombres, fieras y presas. Estudio arqueozoológico y tafonómico del yacimiento del Paleolítico medio de la Cueva de Gabasa 1 (Huesca). *Monografías arqueozoológicas*. 38:1-205.
- Boaz, N.T. y Behrensmeyer, A.K. (1976). Hominid taphonomy: transport of human skeletal parts in an artificial fluvial environment. *American Journal of Physical Anthropology*. 45:53-60.
- Bogan, S., Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R., Suárez, P., Friedrichs J., Lutz, A.I. y Friedrichs, J. (2012). Primer registro de Synbranchiformes (Teleostei) para el Holoceno temprano de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*. 14(1):41-45.
- Bonarelli, G. y Longobardi, E. (1929). Memoria explicativa del Mapa geológico y minero de la provincia de Corrientes. *Imprenta del Estado*. 2:285-346.
- Bond, M., Perea, D., Ubilla, M. y Tauber, A. (2001). *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Protheroheriidae (Litopterna, Mammalia) into South American Pleistocene. *Paleovertebrata*. 30:37-50.
- Brain, C.K. (1967). Bone weathering and the problem of bone pseudo-tools. *South African Journal of Science*. 63:97-99.
- Brand, L.R., Hussey, M. y Taylor, J. (2003). Decay and disarticulation of small vertebrates in controlled experiments. *Journal of Taphonomy*. 1(2):69-95.
- Brett, C.E. y Baird, G.C. (1986). Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*. 207-227.
- Bridge, J.S. (2003). *Rivers and floodplains*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Britt B, Scheetz RD, Dangerfield A. 2008. A suite of dermestid beetle traces on dinosaur bone from the Upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming, USA. *Ichnos*. 15(2):59-71.
- Bromley, R., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Genise, J. y Melchor, R. (2007). Ichnology: Present trends and some future directions. En R. Bromley, L.A. Buatois, M.G. Mángano, J. Genise y R. Melchor (Eds.), *Sediment-Organism Interactions: A multifaceted ichnology* (vol. 88, pp. 3-6). *SEPM Special Publication*.

- Budziszewska-Karwowska, E., Bujok, A. y Sadlok, G. (2010). Bite marks on an Upper Triassic dicynodontid tibia from Zawiercie, Kraków-Czêstochowa Upland, southern Poland. *Palaios*. 25(6):415-421.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G. y Aceñolaza, F. (2002). *Trazas fósiles: Señales de comportamiento en el registro estratigráfico*. Museo Paleontológico Egidio Feruglio (Trelew).
- Burton, A. (1998). A taphonomic study of the Wealden Beds of Southern Britain. [Tesis Doctoral]. University of Cambridge. <https://ethos.bl.uk/OrderDetails.do?uin=uk.bl.ethos.597150>
- Byrd, J.H. y Castner, J.L. (2010). *Forensic entomology: The utility of arthropods in legal investigations*. CRC Press.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E., Gasparini, G.M. y Noriega, J.I. (2004). Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación tanto con aquéllos del Centro Norte de la Argentina, Paraguay y Sur de Bolivia, como con los del Sur de Brasil y Oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. *INSUGEO (Miscelánea)*. 12:83-90.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E. y Miño-Boilini, A.R. (2008). Reseña paleobiogeográfica de los Xenarthra (Mammalia) del Pleistoceno tardío de la región Mesopotámica (Argentina). *INSUGEO (Miscelánea)*. 17(2):259-270.
- Capurro, R. y Escobar, E. (1999). Suelos: características y distribución. En R. Herbst y J. Santa Cruz (Eds.), *Mapa Litoestratigráfico de la Provincia de Corrientes* (pp. 21-29). Instituto de Geología y Paleontología.
- Chin, K. y Gill, B.D. (1996). Dinosaurs, dung beetles, and conifers: participants in a Cretaceous food web. *Palaios*. 280-285.
- Cladera, G., Ruigomez, E., Ortiz Jaureguizar, E., Bond, M. y López, G. (2004). Tafonomía de la Gran Hondonada (Formación Sarmiento, Edad-mamífero Mustersense, Eoceno Medio) Chubut, Argentina. *Ameghiniana*. 41:315-330.
- Clark, J., Beerbower, J.R. y Kietzke, K.K. (1967). Oligocene Sedimentation, Stratigraphy, Paleoecology, and Paleoclimatology in the Big Badlands of South Dakota. *Fieldiana Geology Memoirs*. 5.

- Cuaranta, P., Méndez, C., Contreras, S., Agnolín, F., Luna, C.A., Miño-Boilini, A. y Zurita A.E. (2019). Primer registro de un ave en el Pleistoceno tardío de la provincia de Corrientes, Argentina. *Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*. La Plata, Buenos Aires. (No Publicado).
- Cuaranta, P., Méndez C. Luna, C. y. Zurita, A.E. (2020) Primer registro de carpinchos fósiles (Subfamilia Hydrochoerinae) del Pleistoceno de la provincia de Corrientes, Argentina. *Simpósio Virtual de Paleontologia do Quaternário*. Brasil. Livro de Resumos SVPQ. 4.
- Coard, R. (1999). One bone, two bones, wet bones, dry bones: transport potentials under experimental conditions. *Journal of Archaeological Science*. 26(11):1369-1375.
- Coe, M. (1978). The decomposition of elephant carcasses in the Tsavo (East) National Park, Kenya. *Journal of Arid Environments*. 1(1):71-86.
- Contreras, S.A. (2010). Quaternary palaeoenvironmental reconstruction based on fossil imprints and palynological data from Villa Escolar, Eastern Chaco plain, Argentina. En *Meeting of the Americas. Eos Trans. AGU*. 91:26.
- Contreras, S.A. y Lutz, A.I. (2014). Primer registro de *Equisetites* sp. (Equisetaceae) en sedimentos cuaternarios del Río Bermejo (Formosa, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 49(3):381-392.
- Contreras, S.A. y Zucol, A.F. (2018). Late Quaternary vegetation history based on phytolith records in the eastern Chaco (Argentina). *Quaternary International*. 505:21-33.
- Contreras, S.A. y Robledo, J.M. (2021). Aquatic ferns (Salviniaceae) in the Holocene sediments from the Bermejo River, Eastern Chaco, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*. 109:103273.
- Contreras, S., Zucol, A.F., Méndez, C., y Zurita, A. (2019). Phytolith analysis in Pliocene-Pleistocene fluvial sediments from northeastern Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*. 90:296-313.

- Cook, E. (1995). Taphonomy of two non-marine Lower Cretaceous bone accumulations from southeastern England. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 116(3-4):263-270.
- Csiki, Z., Grigorescu, D., Codrea, V. y Therrien, F. (2010). Taphonomic modes in the Maastrichtian continental deposits of the Hațeg Basin, Romania—Palaeoecological and palaeobiological inferences. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 293(3-4):375-390.
- Cuadrelli, F., Zurita, A.E., Toriño, P., Miño-Boilini, Á.R., Perea, D., Luna, C.A., Gillette D.D., Medina, O. (2020) A new species of glyptodontine (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) from the Quaternary of the Eastern Cordillera, Bolivia: phylogeny and palaeobiogeography. *Journal of Systematic Palaeontology*. 18(18):1543-1566.
- D'Orbigny, A. (1846). *Foraminifères fossiles du bassin tertiaire de Vienne: découverts par le chevalier Joseph de Hauer*. Gide et Comp.
- Dauphin, Y., Kowalski, K. y Denys, C. (1994). Assemblage data and bone and teeth modifications as an aid to palaeoenvironmental interpretations of the open-air Pleistocene site of Tighenif (Algeria). *Quaternary Research*. 42:340-349.
- Davis, K.L. (1985). *A taphonomic approach to experimental bone fracturing and applications to several South African Pleistocene sites*. [Tesis doctoral]. State University of New York at Binghamton. <https://www.proquest.com/openview/3cbd91f8a1792f30ba707279907607a/e/1?pq-origsite=gscholar&cbl=18750&diss=y>
- Delaney-Rivera, C., Plummer, T.W., Hodgson, J.A., Forrertel, F., y Oliver, J.S. (2009). Pits and pitfalls: Taxonomic variability and patterning in tooth mark dimensions. *Journal of Archaeological Science*. 36:2597-2608.
- Derry, D.E. (1911). Damage done to skulls and bones by termites. *Nature*. 86(2164), 245-246.
- Diez, J.C., Fernández Jalvo, Y., Rosell, J. y Cáceres, I. (1999). Zooarchaeology and taphonomy of Aurora Stratum (Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*. 37:623-652.



- Dodson, P. (1973). The significance of small bones in paleoecological interpretation. *Contribution to Geology*. 12(1):15-19.
- Dominato, V.H., Mothe, D., Avilla, L.S. y Bertoni-Machado, C. (2009). Ação de insetos em vértebras de *Stegomastodon waringi* (Mammalia, Gomphotheriidae) do Pleistoceno de águas de Araxá, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 12(1):77-82.
- Dominato, V.H., Mothé, D., da Silva, R.C. y dos Santos Avilla, L. (2011). Evidence of scavenging on remains of the gomphothere *Haplomastodon waringi* (Proboscidea: Mammalia) from the Pleistocene of Brazil: Taphonomic and paleoecological remarks. *Journal of South American Earth Sciences*. 31(2-3):171-177.
- Domingo, M.S. (2009). *Estudio tafonómico del yacimiento de vertebrados vallesienses (Mioceno Superior) de Batallones 1, Torrejón de Velasco, Madrid*. [Tesis de Doctorado]. Universidad Complutense de Madrid. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/tesis?codigo=195920>
- Domínguez-Rodrigo, M., Cobo-Sánchez, L., Yravedra, J., Uribelarrea, D., Arriaza, C., Organista, E. y Baquedano, E. (2017). Fluvial spatial taphonomy: a new method for the study of post-depositional processes. *Archaeological and Anthropological Sciences*. 10(7):1769-1789.
- Domínguez-Rodrigo, M., y Piqueras, A. (2003). The use of tooth pits to identify carnivore taxa in tooth-marked archaeofaunas and their relevance to reconstruct hominid carcass processing behaviours. *Journal of archaeological science*. 30(11):1385-1391.
- Efremov, I. (1940). Taphonomy: a new branch of paleontology. *Pan-American Geologist* 74:81-93.
- Erra, G., Osterrieth, M., Zurita, A.E., Francia, A. y Carlini, A.A. (2013). Paleoenvironment of the Toropí Formation (Upper Pleistocene), Corrientes province Mesopotamian Region, Argentina): A phytolith approach. *Quaternary International*. 287:73-82.

- Erra, G., Osterrieth, M., Zurita, A.E., Lutz, A.I., Laffont, E., Coronel, J.M. y Francia, A. (2016). Primer registro de termiteros fósiles para el Pleistoceno tardío de la región mesopotámica (Argentina): implicancias paleoambientales. *Acta Biológica Colombiana*. 21(1):63-72.
- Escalante, T. y Morrone, J.J. (2020). La biogeografía evolutiva y la regionalización del Neotropico: una perspectiva desde los mamíferos. *Mastozoología Neotropical*. 27(SI):4-15.
- Fernández, F.J. y Montalvo, C.I. (2017). Actualistic taphonomy of small mammals from owl pellets in South America and its archaeological implication. *Global Journal of Archaeology & Anthropology*. 2:1-3.
- Fernández-Jalvo, Y. (1995). Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 114:167-195.
- Fernández-Jalvo, Y. y Andrews, P. (2003). Experimental effects of water abrasion on bone fragments. *Journal of Taphonomy*. 1:147-163.
- Fernandez-Jalvo, Y. y Andrews, P. (2016). *Atlas of taphonomic identifications: 1001+ images of fossil and recent mammal bone modification*. Springer.
- Fernández-Jalvo, Y. y Marín-Monfort, M.D. (2008). Experimental taphonomy in museums: Preparation protocols for skeletons and fossil vertebrates under the scanning electron microscopy. *Geobios*. 41(1):157-181.
- Fernández-Jalvo, Y., Sánchez-Chillón, B., Andrews, P., Fernández-López, S. y Alcalá Martínez, L. (2002). Morfológica taphonmic transformations of fossil bones in continental environments, and repercussions on their chemical composition. *Archeometr*. 44:353-361.
- Fernández-López, S.R. (1984). Nuevas Perspectivas de la Tafonomía Evolutiva: tafosistemas y Asociaciones Conservadas. *Estudios Geológicos*. 40:215-224.
- Fernández-López, S.R. (1988). La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología. *Coloquios Paleontología*. 41:9-34.

- Fernández-López, S.R. (1989). La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. En E. Aguirre (Ed.), *Paleontología. Nuevas Tendencias* (pp. 25-45). CSIC, Madrid.
- Fernández-López, S.R. (1990). El significado de la autoctonía/aloctonía tafonómica. *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*. Madrid. 115-124.
- Fernández-López, S.R. (2000). *Temas de Tafonomía*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid.
- Fernández-López, S.R. (2005). Alteración tafonómica y tafonomía evolutiva. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección geológica*. 100(1-4):149-175.
- Fernicola, J.C. (2008). Nuevos aportes para la sistemática de los Glyptodontia Ameghino, 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Ameghiniana*. 45(3):553-574.
- Fiorillo, A.R. (1989). An experimental study of trampling: implication for the fossil record. En R. Bonnicksen y M.H. Sorg (Eds.), *Bone Modification* (pp. 61-72). Institute for Quaternary Studies, University of Maine.
- Fiorillo, A.R. (1991). Prey bone utilization by predatory dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 88(3-4):157-166.
- Francia, A. (2014). *Vertebrados cuaternarios de Corrientes, paleoambientes, paleoclimas y diversidad. Un análisis comparativo con faunas continentales equivalentes del Cono Sur de América del Sur*. [Tesis de Doctorado]. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste.
- Francia, A. y Ciancio, M. (2013). First record of *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Dasypodidae) in the late Pleistocene of Corrientes Province (Argentina). *Revista del Museo de La Plata*. 13(70):1-9.
- Francia A., Zurita, A.E. y Carlini, A.A. (2010). Diversidad de Cingulata (Mammalia, Xenarthra) en el Pleistoceno tardío de la provincia de Corrientes (Argentina) y dinámica paleoclimática. Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, Corrientes. On-line, versión sin paginación CB- 068 <<http://www.unne.edu.ar>>.

- Francia, A., Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R., Carlini, A.A. y Rodríguez-Bualó, S.M. (2011). *Tapirus* (Mammalia, Perissodactyla) en el Pleistoceno tardío de la provincia de Corrientes, Argentina. Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, Corrientes. On-line, versión sin paginación CB- 032 <<http://www.unne.edu.ar>>.
- Francia, A., Carlini, A.A., Zurita, A.E. y Verzi, D.H. (2012b). *Galea* (Rodentia, Caviidae) in the late Pleistocene of Corrientes Province (Argentina): taxonomic and paleobiogeographic implications. *Neues Jahrbuch für Geologie Und Paläontologie-Abhandlungen*. 266(2):173-184.
- Francia, A., Carlini, A.A., Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R. y Kruck, W. (2012a). Cronología de las unidades litoestratigráficas aflorantes en el Arroyo Toropí, Provincia de Corrientes, y los registros paleofaunísticos. *Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, Corrientes*. On-line, versión sin paginación CB-033 ([http:// www.unne.edu.ar](http://www.unne.edu.ar)).
- Francia, A., Zurita, A.E. y Carlini, A.A. (2015). How marine isotope stage 3 (MIS3) is reflected in northern Mesopotamia faunal assemblage of Argentina: the xenarthral cingulata case. *Quaternary International*. 377:126-139.
- Frenguelli, J. (1946). Las grandes unidades físicas del territorio argentino. Geografía de la República Argentina. *Sociedad Argentina de Estudios Geográficos*, GAEA. Buenos Aires. 3:1-114.
- Frey, R.W. y Pemberton, S.G. (1985). Biogenic structures in outcrops and cores. I. Approaches to ichnology. *Bulletin of Canadian Petroleum Geologists*. 33:72-115.
- Frison, G.C. y Todd, L.C. (1986). *The Colby Mammoth Site: Taphonomy and Archaeology of a Clovis Kill in Northern Wyoming*. University of New Mexico Press.
- Fürsich, F.T. (1990). Fossil concentrations and life and death assemblages. En D.E.G Briggs y P.R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology: A Synthesis* (pp. 235-239). Blackwell Scientific.
- Gardner, A.L. (2005). Order Cingulata. En D.E. Wilson y D.M. Reeder (Eds.), *Mammal Species of the World* (ed. 3<sup>th</sup>, pp. 94-99). The Johns Hopkins University Press.

- Gasparini, G. y Zurita, A. (2005). Primer Registro Fósil de *Tayassu pecarí* (Link) (Mammalia, Artiodactyla) en la Argentina. *Ameghiniana*. 42(2):473-480.
- Gaudin, T.J. y Wible, J.R. (2006). The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodontal analysis. En M.T. Carrano, T.J. Gaudin, R.W. Blob. y J.R. Wible (Eds.), *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles* (pp. 153-198). University of Chicago Press.
- Genise, J.F., Bellosi, E.S., Melchor, R.N., Cosarinsky, M.I. (2005). Comment—Advanced early Jurassic termite (Insecta: Isoptera) nests: evidence from the Clarens Formation in the Tuli Basin, Southern Africa (Bordy et al., 2004). *Palaios*. 20:303-308.
- Gentili, C. y Rimoldi, H. (1979). Mesopotamia en J. Turner (Ed.): Geología Regional Argentina. En *II Simposio Geología Regional Argentina, Córdoba*. (1) (pp. 185-223).
- Gidna, A., Yravedra, J. y Domínguez-Rodrigo, M. (2013) A cautionary note on the use of captive carnivores to model wild predator behavior: a comparison of bone modification patterns on long bones by captive and wild lions. *Journal of Archaeological Science*. 40:1903-10.
- Gifford-González, D.P. (1981). Taphonomy and paleoecology: a critical review of Archaeology's sister disciplines. En M.B. Schiffer (Ed.), *Advances in Archaeological Method and Theory* 4 (pp. 365-438). Academic Press.
- Grayson, D.K. y Frey, C.J. (2004). Measuring skeletal part representation in archaeological faunas. *Journal of Taphonomy*. 2:27-42.
- Groeber, P. (1938). *Mineralogía y Geología*. Espasa-Calpe Argentina.
- Hasiotis, S.T. y Dubiel, R.F. (1995). Termite (Insecta: Isoptera) nest ichnofossils from the upper triassic chinle formation, petrified forest national park, Arizona. *Ichnos: An International Journal of Plant & Animal*. 4(2), 119-130.
- Hasiotis, S.T., Fiorillo, A.R. y Hanna, R. (1999). Preliminary report on borings in Jurassic dinosaur bones: Evidence for invertebrate-vertebrate interactions. En D.D. Gillette (Ed.), *Vertebrate Paleontology in Utah: Utah Geological Survey; Miscellaneous Publication* (99-1, p. 193-200).

- Haynes, G. (1980). Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and Recent mammalian bones. *Paleobiology*. 6:341-351.
- Haynes, G. (1983). A guide for differentiating mammalian carnivore taxa responsible for gnaw damage to herbivore limb bones. *Paleobiology*. 9(2):164-172.
- Hill, A. (1979). Disarticulation and scattering of mammal skeletons. *Paleobiology*. 5:261-274.
- Hill, A. (1980). Early post-mortem damage to the remains of some contemporary east African mammals. En A.K. Behrensmeyer y A. Hill (Eds.), *Fossils in the Making* (pp. 131-152). University of Chicago Press.
- Hill, A. y Behrensmeyer A.K. (1984). Disarticulation patterns of some modern east african mammals. *Paleobiology*. 10:366-376.
- Herbst, R. (1969). Nota sobre la geología de Corrientes. *Actas IV Jornadas Geológicas de Argentina*. 3:87-95. Mendoza.
- Herbst, R. (1971). Esquema estratigráfico de la provincia de Corrientes, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*. 26(2):221-243.
- Herbst, R. y Álvarez, B.B. (1977). Nota sobre dos formaciones del Cuartario de Corrientes, República Argentina. *FACENA*. 1:7-17.
- Herbst, R. y Álvarez, B.B. (1975). Notas sobre dos formaciones del Cuaternario en Corrientes. *Anales de la Academia Brasileira de Ciencias*. 47:33-37.
- Herbst, R. y Santa Cruz, J.N. (1985). *Mapa litoestratigráfico de la provincia de Corrientes*. D'Orbignyana.
- Herbst, R. y Santa Cruz, J. (1999). *Mapa Litoestratigráfico de la Provincia de Corrientes*. D'Orbignyana. (2da ed.).
- Hesse, B. y Wapnish, P. (1985). *Animal Bone Archaeology: from Objectives to Analysis*. Taraxacum, Washington.
- Hinton, H.A. (1945). A Monograph of the beetles associated with stored products. Volume 1. *A monograph of the beetles associated with stored products*.

- Holden, A.R., Harris, J.M. y Timm, R.M. (2013). Paleoecological and taphonomic implications of insect-damaged Pleistocene vertebrate remains from Rancho La Brea, Southern California. *Plos One*. 8(7):e67119.
- Höpner, S. y Bertling, M. (2017). Holes in bones: ichnotaxonomy of bone borings. *Ichnos*. 24(4):259-282.
- Huchet, J.B., Deverly, D., Gutierrez, B. y Chauchat, C. (2011). Taphonomic evidence of a human skeleton gnawed by termites in a Moche-civilisation grave at Huaca de la Luna, Perú. *International Journal of Osteoarchaeology*. 21(1):92-102.
- Huchet, J.B., Le Mort, F., Rabinovich, R., Blau, S., Coqueugniot, H. y Arensburg, B. (2013). Identification of dermestid pupal chambers on Southern Levant human bones: inference for reconstruction of Middle Bronze Age mortuary practices. *Journal of Archaeological Science*. 40(10):3793-3803.
- Iriondo, M.H. (1996). Estratigrafía del Cuaternario de la Cuenca del Río Uruguay. *XII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos Actas*. 4:15-25.
- Iriondo, M.H. (2010). Geología del Cuaternario de Argentina. *Editorial Moglia*.
- Irving, W.N., Jopling, A.V. y Kritsch-Armstrong, I. (1989). Studies of bone technology and taphonomy, Old Crow Basin, Yukon Territory. En R. Bonnichsen y M. Sorg (Eds.), *Bone modification* (pp. 347-379). Institute for Quaternary Studies, University of Maine, Orono.
- Johnson, R.G. (1960). Models and methods for analysis of the mode of formation of fossil assemblages. *Bulletin of the Geological Society of America*. 71:1075-1086.
- Johnson, E. (1985). Current developments in bone technology. En M.B. Schiffer (Ed.), *Advances in archaeological method and theory* (pp. 157-235). Academic press.
- Kaiser, T.M. (2000). Proposed fossil insect modification to fossil mammalian bone from Plio-Pleistocene hominid-bearing deposits of Laetoli (Northern Tanzania). *Annals of the Entomological Society of America*. 93(4):693-700.
- Kidwell, S.M. y Behrensmeyer, A.K. (1993a). Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages: Introduction. En S.M. Kidwell y A.K. Behrensmeyer (Eds.), *Taphonomic*

- approaches to time resolution in fossil assemblages* (vol. 6, pp. 1-8). The Paleontological Society, Short Courses in Paleontology.
- Kidwell, S.M., Fuersich, F.T. y Aigner, T. (1986). Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*. 228-238.
- Klappa, C.F. (1980). Rhizoliths in terrestrial carbonates: classification, recognition, genesis and significance. *Sedimentology*. 27(6):613-629.
- Korth, W. (1979). Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. *Annals of Carnegie Museum*. 48:235-285.
- Kos, A.M. (2003). Characterisation of post-depositional taphonomic processes in the accumulation of mammals in a pitfall cave deposit from southeastern Australia. *Journal of Archaeological Science*. 30:781-796.
- Kruck, W., Helms, F., Geyh, M., Suriano, J., Marengo, H. y Pereyra, F. (2011). Late pleistocene-Holocene history of Chaco-Pampa sediments in Argentina and Paraguay. *Quaternary Science Journal*. 60(1):188-202.
- Labarca, R., Recabarren, O.P., Canales-Brellenthin, P. y Pino, M. (2014). The gomphotheres (proboscidea: Gomphotheriidae) from Pilauco site: Scavenging evidence in the Late Pleistocene of the Chilean Patagonia. *Quaternary International*. 352:75-84.
- Laudet, F. y Antoine, P.O. (2004). Des chambres de pupation de Dermestidae (Insecta:Coleoptera) sur un os de mammifère tertiaire (phosphorites du Quercy): implications taphonomiques et paléoenvironnementales. *Geobios*. 37:376-381.
- Linnaeus, C. (1758). *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima, reformata. Tomus I. Laurentii Salvii, Holmiae.
- Lee, K.E. y Wood, T.G. (1971). *Termites and Soil*. Academic Press: London.
- Lopes, R.P., Buchmann, F.S.C., Caron, F. y ITUSSARY, M. (2001). Tafonomia e Sedimentologia associada aos fósseis de vertebrados (megafauna extinta) encontrados nas barrancas



- do arroio Chuí e linha de costa, RS, Brasil. *Revista Pesquisas em Geociências*. 28(2):67-74.
- López-González, F., Grandal-d'Anglade, A. y Vidal-Romaní, J.R. (2006). Deciphering bone depositional sequences in caves through the study of manganese coatings. *Journal of Archaeological Science*. 33(5):707-717.
- Luna, C. (2011). Trazas de insectos asociadas a restos de corazas de Glyptodontidae en el Pleistoceno tardío de la provincia de Córdoba, Argentina. *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*.
- Luna, C.A. y Krapovickas, J.M. (2011). Primer registro de un ejemplar juvenil de *Glyptodon* sp. (Cingulata, Glyptodontidae) del Cuaternario de la provincia de Córdoba. *Mastozoología Neotropical*. 18:135-141.
- Luque, L., Alcalá, L., Mampel, L., Pesquero, M.D., Royo-Torres, R., Cobos, A., Espílez, E., González, A., Ayala, D., Aberasturi, A., Marzo, P. y Alloza, R. (2009). Mineralogical, elemental and chemical composition of dinosaur bones from Teruel (Spain). *Journal of Taphonomy*. 7(2-3):151-178.
- Lyman, R.L. (1994). *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge manuals in archaeology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lys, J.A. y Leuthold, R.H. (1991). Task-specific distribution of the two worker castes in extranidal activities in *Macrotermes bellicosus* (Smeathman): Observation of behaviour during food acquisition. *Insectes Sociaux*. 38(2):161-170.
- Marín Arroyo, A.B., Landete Ruiz, M.D., Vidal Bernabeu, G., Seva Román, R., González Morales, M.R. y Straus, L.G. (2008). Archaeological implications of human-derived manganese coatings: a study of blackened bones in El Mirón Cave, Cantabrian Spain. *Journal of Archaeological Science*. 35:801-813.
- Marín-Monfort, M.D., Suñer, M. y Fernández-Jalvo, Y. (2017). Characterization of recent marks produced on fossil bone surface during sullegic and trephic processes and their influence on taphonomic studies. *Quaternary International*. 481:3-13.

- Marshall, L.G. (1989). *Bone Modification and "The Laws of Burial"*. En: Bonnichsen, R. y Sorg, M.H. (Eds.), *Bone modification* (pp. 7-24). Center for the study of the first americans. Institute for Quaternary studies. University of Maine.
- Martill, D.M. (1991). Bones as stones: the contribution of vertebrate remains to the lithologic record. En S.K. Donovan (Ed.), *The processes of fossilization* (pp. 270-292). *Columbia University Press*.
- Martin, R.E. (1999). *Taphonomy, a process approach*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Martin, L.D. y West, D.L. (1995). The recognition and use of dermestid (Insecta, Coleoptera) pupation chambers in paleoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 113(2-4), 303-310.
- McKenna, M.C. y Bell, S.K. (1997). *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press.
- Méndez, C. (2016). Evaluación tafonómica de la asociación faunística recuperada de la Formación Río Bermejo, Formosa, Argentina. Resumen tesis de Licenciatura. *Mastozoología Neotropical*. 23(1).
- Méndez, C. (2021). Análisis tafonómico comparativo de las formaciones Río Bermejo (Formosa) y Toropí/Yupoí (Corrientes), Argentina. Resumen extendido. *XXVI Reunión De Comunicaciones Científicas Y Tecnológicas*. Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina. CE-045. Disponible en < <http://sistema.cyt.unne.edu.ar/sap>>.
- Méndez, C., Luna, C., Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Zurita, A.E. y Friedrichs, J. (2018a). Trazas de bioerosión sobre restos de mamíferos del Pleistoceno tardío-Holoceno temprano del norte de Argentina. *XXXII Jornadas Argentinas De Paleontología De Vertebrados VII Jornadas Técnicas De Paleontología De Vertebrados*. Corrientes, Argentina. PE-APA 19 (1) – Suplemento RESÚMENES R24.
- Méndez, C., Gasparini, G.M., Chimento, N.R., Zurita, A.E. Luna, C.A., Miño Boilini, A. y Delfina, M. (2020). *Hippocamelus* sp. (Cervidae, Cetartiodactyla, Mammalia) en el Pleistoceno tardío (Fm. Toropí/Yupoí) de la provincia de Corrientes (Argentina): un estudio

- comparativo Molina. 1° Reunión Virtual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. 58-59.
- Méndez, C.R., Montalvo, C.I., Tomassini, R. L., Zurita, A., y Friedrichs, J. (2017). Taphonomy and paleoecology of mammals preserved in swampy deposits (Formosa Province, Argentina): new light on a key environmental context for the evolution of Quaternary vertebrates in Southern South America. *Historical Biology*. 31(3):393-404.
- Méndez, C., Montalvo, C.I., Zurita, A.E. y Friedrichs, J. (2015). Evaluación tafonómica de la asociación faunística recuperada de la Formación Río Bermejo, Formosa, Argentina. *III Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina*. Corrientes *Ameghiniana*. 53(1).
- Méndez, C., Zurita, A.E., Contreras, S., Luna, C.A., Cuaranta, P., Miño-Boilini, A.R. y Prevosti, F. (2018b). Primer registro de *Leopardus* gray (Carnivora, Felidae) en el Pleistoceno tardío de la provincia de Corrientes. *XXXII Jornadas Argentinas De Paleontología De Vertebrados VII Jornadas Técnicas De Paleontología De Vertebrados*. Corrientes, Argentina. PE-APA 19 (1) – Suplemento RESÚMENES R24.
- Micozzi, M.S. (1986). Experimental study of postmortem change under field conditions: effects of freezing, thawing, and mechanical injury. *Journal of Forensic Science*. 31(3):953-961.
- Miño-Boilini, Á.R. (2016). Additions to the knowledge of the ground sloth *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Pilosa) in the Pleistocene of Argentina. *Paläontologische Zeitschrift*. 90(1):173-183.
- Miño-Boilini, A.R., Canteros, O.A., Alcaraz, M.A. y Lutz, A.I. (2005). Últimos hallazgos de mamíferos fósiles del Arroyo Toropí (Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano) y revisión sistemática de los Toxodontidae cuaternarios de la provincia de Corrientes, Argentina. Universidad Nacional de Nordeste, *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad Nacional del Nordeste, Resumen B-009*.
- Miño-Boilini, Á.R. y Carlini, A.A. (2009). The Scelidotheriinae Ameghino, 1904 (Phyllophaga, Xenarthra) from the Ensenadan–Lujanian Stage/Ages (Early Pleistocene to Early-Middle Pleistocene–Early Holocene) of Argentina. *Quaternary International*. 210(1-2):93-101.

- Miño-Boilini, A.R., Cerdeño, E. y Bond, M. (2006). Revisión del género *Toxodon* Owen, 1837 (Notoungulata: Toxodontidae) en el Pleistoceno de las provincias de Corrientes, Chaco y Santa Fe. *Revista Española de Paleontología*. 21(2):93-103.
- Miño-Boilini, A.R., Zurita, A.E., Bond, M., Francia, A. y Soibelzon, E. (2012). Sobre la presencia de un supuesto Haplodontheriinae (Mammalia, Toxodontidae) en el Pleistoceno Tardío de la provincia de Corrientes (Argentina). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 83:407-412.
- Montalvo, C. (2004). *Paleobiología de la Asociación faunística de Caleufú (La Pampa, Formación Cerro Azul, Mioceno superior-Plioceno inferior), a través de análisis tafonómicos*. [Tesis Doctoral]. Universidad Nacional de La Plata. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/4565>
- Montalvo, C.I. y Fernández, F.J. (2019). Review of the actualistic taphonomy of small mammals ingested by South American predators. Its importance in the interpretation of the fossil record. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*. 19(1):18-46.
- Montalvo, C., Melchor, R., Visconti, G. y Cerdeño, E. (2008). Vertebrate taphonomy in loess-palaeosol deposits: A case study from the late Miocene of central Argentina. *Geobios*. 41:133-143.
- Montalvo, C.I., Fernández, F.J., Bargo, M.S., Tomassini, R.L. y Mehl, A. (2017). First record of a Late Holocene fauna associated with an ephemeral fluvial sequence in La Pampa Province, Argentina. Taphonomy and paleoenvironment. *Journal of South American Earth Sciences*.
- Montalvo, C.I., Raigemborn, M.S., Tomassini, R.L., Zapata, L., Bargo, M.S., Martínez-Uncal, M.C. y Vizcaíno, S.F. (2019). Floodplain taphonomic mode of early Miocene vertebrates of southern Patagonia, Argentina. *Palaios*. 34(2):105-120.
- Montalvo, C.I., Tomassini, R. L., Visconti, G., y Tiranti, S. (2012). Análisis tafonómico de micromamíferos del Pleistoceno superior del Quequén Salado, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 15:345-358.

- Morlan, R.E. (1980). Taphonomy and archaeology in the upper Pleistocene of the northern Yukon territory: a glimpse of the peopling of the new world. *Mercury Ser.* 94:1-380.
- Morrone, J.J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa.* 3782(1):1-110.
- Navarro García, G. y Navarro Blaya, S. (2000). *Química Agrícola: El suelo y los elementos químicos esenciales para la vida vegetal.* Mundi-Prensa. Madrid.
- Neto, V.D.P., Parkinson, A.H., Pretto, F.A., Soares, M.B., Schwanke, C., Schultz, C.L. y Kellner, A.W. (2016). Oldest evidence of osteophagic behavior by insects from the Triassic of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* 453:30-41.
- Nuccetelli, G. y Deluchi, M.H. (2017). Provincias Geológicas. En E.E. Fucks y M.F. Pisano (Eds.), *Cuaternario y geomorfología de Argentina: Distribución y características de los principales depósitos y rasgos geomorfológicos* (pp. 43-54). Series: Libros de Cátedra.
- Pacella, L.F., Zacarias, G.G. y Di Pasquo, M. (2019). Palaeoenvironment associated with giant tortoises of Toropí/Yupoí Formation (Late Pleistocene 50-28 ka), Corrientes province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences.* 98:102476.
- Padula, E. y Mingramm, A. (1968). Estratigrafía, distribución y cuadro geotectónico sedimentario del Triásico en el subsuelo de la Llanura Chaco-Paranense. *3° Jornadas Geológicas Argentinas.* 1:291-331.
- Paik, I.S. (2000). Bone chip-filled burrows associated with bored dinosaur bone in floodplain paleosols of the Cretaceous Hasandong Formation, Korea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* 157:213-225.
- 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.
- Payne, J.A. (1965). A summer carrion study of the baby pig *Suss crofa Linnaeus.* *Ecology.* 46:592-602.

- Payne, J.A., King, E.W. y Beinhart, G. (1968). Arthropod succession and decomposition of buried pigs. *Nature*. 219:1180-1181.
- Pesquero, M.D., Alcalá, L. y Fernández-Jalvo, Y. (2013). Taphonomy of the reference Miocene vertebrate mammal site of Cerro de la Garita, Spain. *Lethaia*. 46(3):378-398.
- Pfretzschner, H.U. (2004). Fossilization of Haversian bone in aquatic environments. *Comptes Rendus Palevol*. 3(6-7):605-616.
- Pfretzschner, H.U. y Tütken, T. (2011). Rolling bones - Taphonomy of Jurassic dinosaur bones inferred from diagenetic microcracks and mineral infillings. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 310(1-2):117-123.
- Pickerill, R.K. (1994). Exceptional fossil record: distribution of soft-tissue preservation through the Phanerozoic: Comment. *Geology*. 22:183-184.
- Pirrone, C.A., Buatois, L.A. y Bromley, R.G. (2014). Ichnotaxobases for bioerosion trace fossils in bones. *Journal of Paleontology*. 88(1):195-203.
- Placci, L. y Holz, S. (2004). Patrón de paisaje de bosques del Chaco Oriental. En M.F. Arturi J. Frangi y J.F. Goya (Eds.), *Ecología y manejo de los bosques de Argentina* (pp. 1-31). Editorial de la Universidad Nacional de La Plata.
- Pomi, L.H. (2009). Entrampamientos en la Formación Luján (Pleistoceno tardío). Análisis tafonómico de un espécimen de *Hippidion* Owen de la cuenca del río Salado (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana*. 46(1):17-25.
- Pomi, L.H. y Tonni, E.P. (2011). Termite traces on bones from the Late Pleistocene of Argentina. *Ichnos*. 18(3):166-171.
- Popolizio, E. (1972). Geomorfología del relieve de plataforma de la provincia de Misiones y zonas aledañas. *Anales de La Sociedad Argentina de Estudios Geográficos - GAEA*. (XV):17-84.
- Popolizio, E. (1982). Geomorphology of the Argentine Northeast. *Water International*. 7(4):162-177.

- Potter, R.M. y Rossman, G.R. (1979). Mineralogy of manganese dendrites and coatings. *American Mineralogist*. 64(11-12):1219-1226.
- Prado, D.E. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco V. *Candollea*. 48:145-172.
- Prevosti, F.J. y Vizcaíno, S.F. (2006). Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*. 51(3):407-422.
- Prevosti, F.J., Méndez, C., Schiaffini, M., Cirignoli, S., Contreras, S., Zurita, A.E. y Luna, C.A. (2021). The fossil record of the ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora, Felidae): a new record from the southern range of its distribution and its paleoenvironmental context. *Journal of Vertebrate Paleontology*. e1922867.
- Prevosti, F.J., Zurita, A.E. y Carlini, A.A. (2005). Biostratigraphy, systematics and palaeoecology of the species of *Procyon* Gibel, 1855 (Carnivora, Canidae) in South America. *Journal of South America Earth Sciences*. 20(1-2):5-12.
- Ramonell, C.G. (2000). *Geomorfología de cauces aluviales*. Universidad Nacional del Litoral. Argentina.
- Ramos, V.A. (1999). Las provincias geológicas del territorio argentino. *Geología Argentina*. 29(3):41-96.
- Roberts, E.M., Rogers, R. y Foreman, B.Z. (2007). Continental insect borings in dinosaur bone: Examples from the Late Cretaceous of Madagascar and Utah. *Journal of Paleontology*. 81:201-208.
- Rock-Color Chart Committee. (1970). *Rock-color chart*. Geological Society of America.
- Rodríguez, S.G., Méndez, C., Soibelzon, E., Soibelzon, L.H., Contreras, S., Friedrichs, J., Luna, C. y Zurita, A.E. (2018). *Panthera onca* (Carnivora, Felidae) in the late Pleistocene-early Holocene of northern Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*. 289:177-187.
- Rodríguez-Bualó, S., Zurita, A.E., Carlini, A.A. y Friedrich, J. 2009. Los Pamphathiidae (Xenarthra, Cingulata) de la provincia de Formosa, Argentina. Un estudio sistemático y

paleobiogeográfico preliminar. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad Nacional del Nordeste (UNNE). Disponible en: [www.unne.edu.ar/inbestigacion/com2009/biologicas/.php](http://www.unne.edu.ar/inbestigacion/com2009/biologicas/.php).

- Rogers, R.R. (1992). Non-marine borings in dinosaur bones from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation, northwestern Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 12:528-531.
- Rogers, R.R., Krause, D. y Rogers, K.C. (2003). Cannibalism in the Madagascan dinosaur *Majungatholus atopus*. *Nature*. 422:515-518.
- Russo, A., Ferello, R. y Chebli, G. (1979). Llanura Chaco-Pampeana. II Simposio de Geología Regional Argentina. Córdoba. *Academia Nacional de Ciencias*. I:139-184.
- Santa Cruz, J.N., Orfeo, O. y Gulisano, F. (2019). *Geología de la Provincia de Corrientes-Argentina-y cuencas geotectónicas relacionadas*. Moglia Ediciones.
- Schachtschabel, P., Blume, P.; Brummer, G., Hartge, H. y Schwertmann, U. (1992). *Lehrbuch der bodenkunde*. Ferdinand Enke.
- Schäfer, W. (1962). *Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee*. W. Kramer, Frankfurt am Mainz.
- Schafer, W. (1972). *Ecology and Paleocology on Marine Environments*. Craig, G (Ed.) (pp. 22). *University of Chicago Press*.
- Shahack-Gross, R., Bar-Yosef, O. y Weiner, S. (1997). Black-coloured bones in Hayonim Cave, Israel: differentiating between burning and oxide staining. *Journal of archaeological Science*. 24(5):439-446.
- Scillato-Yané, G.J., Tonni, E.P., Carlini, A.A. y Noriega, J.I. (1998). Nuevos Hallazgos de Mamíferos del Cuaternario en el Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos Bioestratigráficos, Paleoambientales y Paleozoogeográficos. *VI Congreso Latinoamericano de Geología y X Congreso Nacional de Geología Económica*, Actas 1: 263-268.



- Serra, P. (2002). El Parque chaqueño y sus factores fisiográficos asociados (Chaco y Formosa). Investigaciones y ensayos geográficos. *Revista de geografía. Universidad Nacional de Formosa. Facultad de Humanidades*. Carrera de Geografía. 1(1):19-29.
- Shipman, P. (1981). *Life history of a fossil: an introduction to taphonomy and paleoecology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Shipman, P. y Rose, J. (1983). Early hominid hunting, butchering, and carcass-processing behaviors: approaches to the fossil record. *Journal of Anthropological Archaeology*. 2:57-98.
- Shipman, P. y Rose, J. (1988). Bone tools: an experimental approach. En S.L. Olsen (Ed.), *Scanning electron microscopy in archaeology. British Archaeological Reports International Series*. 452:303-335.
- Smith, R.M.H. (1993). Vertebrate taphonomy of Late Permian floodplain deposits in the southwestern Karoo Basin of South Africa. *Palaeos*. 8:45-67.
- Soibelzon, L.H., Zurita, A.E., Morgan, C.C., Rodríguez, S., Gasparini, G. M., Soibelzon, E., Schubert, B.W. y Miño-Boilini, Á.R. (2010). Primer registro fósil de *Procyon cancrivorus* (G. Cuvier, 1798) (Carnivora, Procyonidae) en la Argentina. *Revista mexicana de ciencias geológicas*. 27(2):313-319.
- Tauber, A.A. (1997a). Paleoecología de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana*. 34(4):517-529.
- Tauber, A.A. (1997b). Bioestratigrafía de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana*. 34(4):413-426.
- Thorne, B.L. y Kimsey, R.B. (1983). Attraction of neotropical *Nasutitermes* termites to carrion. *Biotropica*. 15(4):295-296.
- Todd, L.C., Witter, R.V. y Frison, G.C. (1987). Excavation and documentation of the Princeton and Smithsonian Horner Site assemblages. En G.C. Frison y L.C. Todd (Eds.), *The Horner Site: the type site of the Cody Cultural Complex* (pp. 39-91). Academic Press.

- Tomassini, R.L. (2012). *Estudio tafonómico y bioestratigráfico de los vertebrados de la Formación Monte Hermoso (Plioceno) en su localidad tipo, provincia de Buenos Aires*. [Tesis Doctoral]. Universidad Nacional del Sur. <https://repositoriodigital.uns.edu.ar/handle/123456789/2238>
- Tomassini, R.L. y Montalvo, C.I. (2010). Tafonomía de vertebrados en facies de fondo de canal de la Formación Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*. 47(4): Suplemento Resúmenes: 20R.
- Tomassini, R.L. y Montalvo, C.I. (2013). Taphonomic modes on fluvial deposits of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene), Buenos Aires province, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 369:282-294.
- Tomassini, R.L., Frontini, R. y Bayon, C. (2014). Taphonomic analysis of an assemblage of *Lama guanicoe* (Artiodactyla, Camelidae) from the late Holocene (Pampean region, Argentina). *Palaios*. 29(11):570-577.
- Tomassini, R., Miño-Boilini, A., Zurita, A., Montalvo, C. y Cesaretti, N. (2015). Modificaciones fosildiagnéticas en *Toxodon platensis* Owen, 1837 (Notoungulata, Toxodontidae) del Pleistoceno Tardío de la provincia de Corrientes, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 32(2):283-292.
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Deschamps, C. y Manera, T. (2013). Biostratigraphy and biochronology of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene) at its type locality, Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*. 48:31-42.
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I. y Ezquiaga, M.C. (2016). The oldest record of flea/armadillos interaction as example of bioerosion on osteoderms from the late Miocene of the Argentine Pampas. *International journal of paleopathology*. 15:65-68.
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Garrone, M.C., Domingo, L., Ferigolo, J., Cruz, L. E., Sanz-Pérez, D., Fernández-Jalvo, Y. y Cerda, I.A. (2020). Gregariousness in the giant sloth *Lestodon* (Xenarthra): multi-proxy approach of a bonebed from the Last Maximum Glacial of Argentine Pampas. *Scientific Reports*. 10(1):1-16.

- Tonni, E.P., Carlini, A.A., Zurita, A.E., Frechen, M., Gasparini, G.M., Budziad, D. y Kruck, W. (2005). Cronología y bioestratigrafía de las faunas del Pleistoceno aflorantes en el Arroyo Toropí, provincia de Corrientes, Argentina. *II Congreso Latino-Americano Paleontología de Vertebrados*. Río de Janeiro, Brasil.
- Toots, H. (1965). Sequence of disarticulation in mammalian skeletons. *Contribution to Geology* 4. (1):37-39.
- Traniello, J.F.A. y Leuthold, R.H. (2000). Behavior and ecology of foraging in termites. En T. Abe, D.E Bignell y M. Higashi (Eds.) *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*, Kluwer Academic Publishers: Dordrecht, Netherlands. 141-168.
- Tuross, N., Behrensmeyer, A.K., Eanes, E., Fisher, L. y Hare, P. (1989). Molecular preservation and crystallographic alterations in a weathering sequence of wildebeest bones. *Applied Geochemistry*. 4:261-270.
- Vega-Díaz, C. y Schultz, C.L. (2007). Evidence of archosauriform feeding on dicynodonts in the Late Triassic of southern Brazil. *Paleobios*. 27(2):62-67.
- Vietti, L.A. (2016). Quantifying bone weathering stages using the average roughness parameter Ra measured from 3D data. *Surface Topography: Metrology and Properties*. 4(3):034006.
- Villa, P. y Mahieu, E. (1991). Breakage patterns of human long bones. *Journal of Human Evolution*. 21:27-48.
- Viseras, C., Soria, J.M., Durán, J.J., Pla, S., Garrido, G., García-García, F. y Arribas, A. (2006). A large-mammal site in a meandering fluvial context (Fonelas P-1, Late Pliocene, Guadix Basin, Spain): Sedimentological keys for its paleoenvironmental reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 242(3-4):139-168.
- Voorhies, M. (1969). *Taphonomy and population dynamics of an Early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. Contributions to geology, Special Papers*. 1:1-69.
- Walker, K.R. y Bambach, R.K. (1971). The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments. *Geological Society of America, Abstracts with Programs*. 3:783-784.

- Wantowsky, M.D. y Weinschütz, L.C. (2018). Análise Da Transportabilidade De Restos Esqueletais do Bone Bed de *Pterossauros* de Cruzeiro do Oeste, Grupo Caiuá, Cretáceo da bacia sedimentar do Paraná 1. *Saúde & Meio Ambiente*. 7(2):74-80.
- West, D.L. y Hasiotis, S.T. (2007). Trace fossils in an archaeological context: examples from bison skeletons, Texas, USA. *Trace Fossils*. 545-561.
- Wilson, M.V.H. (1988). Taphonomic processes: information loss and information gain. *Geoscience Canada*. 15(2):131-148.
- Wilson, L.E. (2008). Comparative taphonomy and paleoecological reconstruction of two microvertebrate accumulations from the Late Cretaceous Hell Creek Formation (Maastrichtian), Eastern Montana. *Palaaios*. 23:289-297.
- Wright, P. y Tucker, M. (1991). Calcretes. The International Association of Sedimentologist. *Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reprint Series*. (2).
- Wylie, F.R., Walsh, G.L. y Yule, R.A. (1987). Insect damage to aboriginal relics at burial and rock-art sites near Carnarvon in central Queensland. *Australian Journal of Entomology* 26(4):335-345.
- Xing, L., Roberts, E.M., Harris, J.D., Gingras, M.K., Ran, H., Zhanga, J., Xu, X., Burns, M.E. y Dong, Z. (2013). Novel insect traces on a dinosaur skeleton from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 388:58-68.
- Young, A., Stillman, R., Smith, M.J. y Korstjens, A.H. (2015). Scavenger species-typical alteration to bone: Using bite mark dimensions to identify scavengers. *Journal of Forensic Sciences*. 60(6):1426-1435.
- Zacarías, G., De la Fuente, M., Fernández, M.S. y Zurita, A.E. (2013). Nueva especie de tortuga terrestre gigante del género *Chelonoidis* Fitzinger, 1835 (Cryptodira: Testudinidae), del Miembro inferior de la Formación Toropí/Yupoí (Pleistoceno tardío/Lujanense), Bella Vista, Corrientes, Argentina. *Ameghiniana*. 50(3):298-318.

- Zacarías, G., De La Fuente, M., Zurita, A. (2014). Testudinoidea Fitzinger (Testudines: cryptodira) de la Formación Toropí/Yupoí (Ca. 58-28 Ka) en la Provincia de Corrientes, Argentina: Taxonomía y Aspectos Paleoambientales. *Revista de la Sociedad Brasileira de Paleontología*. 17(3):389-404.
- Zamudio, M.B. (2013). Primeras citas de ostrácodos (Crustacea) del Pleistoceno tardío de la provincia de Formosa, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*. 15(2):201-206.
- Zurita, A. y Lutz, A. (2002). La Fauna Pleistocena de la Formación Toropí en la Provincia de Corrientes (Argentina). *Mastozoología Neotropical/Journal Neotropical Mammal*. 9(1):47-56.
- Zurita, A., Miño Boilini, A., Carlini, A., Iriando M. y Alcaraz. M. (2009). Paleontología del Chaco Oriental. Una nueva localidad con mamíferos fósiles pleistocenos en el río Bermejo (Formosa, Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 26(2):277-288.
- Zurita, A.E., Oliveira, E., Toriño, P., Rodríguez-Bualó, S., Scillato-Yané, G.J., Luna, C., y Krapovickas, J. (2011). On the taxonomic status of some Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Pleistocene of South America. *Annales de Paleontologie*. 97:63-83.
- Zurita, A.E., Rodríguez-Bualó, S.M., Bogan, S., Miño-Boilini, A.R., Alcaraz, M.A., Lutz A.I. y Friedrichs, J. (2011). A latest Pleistocene-Early Holocene palaeofaunal association in Northern Argentina. *V Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Libro de resúmenes: 048.
- Zurita, A., Miño-Boilini, A., Francia, A., Erra, G., Alcaraz, M., Carlini, A., Lutz, A. y Friedrichs. J. (2014). Paleontología y cronología del Cuaternario de las provincias de Corrientes y Formosa, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*. 26(1):75-86.