

**ESTUDIO DE ESTRUCTURAS BIOEROSIVAS ASOCIADAS A RESTOS  
ÓSEOS DE UN PLESIOSAURIO DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE  
ANTÁRTIDA**



---

I I P G

Trabajo final de la Licenciatura en Paleontología (UNRN 2022)

Universidad Nacional de Río Negro

Florencia Fernanda Colileo

Directora: Marianella Talevi

Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología- Universidad Nacional de Río Negro-CONICET, Av. Roca 1242, General Roca, Río Negro, Argentina.

Co-directora: Soledad Brezina

Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología- Universidad Nacional de Río Negro-CONICET, Av. Roca 1242, General Roca, Río Negro, Argentina.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi mamá por apoyarme y esforzarse siempre para poder darme lo mejor. A Miguel, por ser un padre desde que nos conocemos. A mis tíos Esteban, Jorge y Miguel, por ayudarme y estar siempre en los momentos importantes de mi educación y de mi vida al igual que mis tías Marina y Alicia, a mis abuelas que siempre me dijeron que debía estudiar y por último a mis primas y primos.

A mi directora Marianella Talevi y co-directora Soledad Brezina por haberme dado la posibilidad de realizar mi trabajo final de la carrera, por aconsejarme, alentarme constantemente y principalmente por su paciencia para que termine este trabajo.

A la Universidad Nacional de Río Negro por darme la oportunidad de estudiar una carrera gratuitamente, a mis profesores por enseñarme y mostrarme lo lindo de la carrera. A mis compañeros que conocí a lo largo de la carrera tanto de Paleontología como de Geología. Al Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología por brindarme el espacio para trabajar y al Consejo Interuniversitario Nacional (CIN) por el financiamiento de este trabajo.

En fin, agradezco a todas esas personas que he conocido y me han dado palabras de aliento.

## INDICE

<b>RESUMEN .....</b>	<b>4</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>6</b>
<b>CAPÍTULO 1- INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>8</b>
1.1. INTRODUCCIÓN .....	8
1.2. HIPÓTESIS DEL TRABAJO .....	11
1.3. OBJETIVOS .....	12
1.4. ANTECEDENTES .....	12
1.5. MARCO GEOLÓGICO .....	21
<b>CAPÍTULO 2- MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>25</b>
2.1. MATERIAL .....	25
2.2. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA .....	29
2.3. ANÁLISIS TAFONÓMICO .....	29
2.4. ANÁLISIS MACROSCÓPICO Y MICROSCÓPICO .....	30
2.5. PREPARACIÓN DE CORTES HISTOLÓGICOS .....	31
2.6. ABREVIATURAS INSTITUCIONALES .....	32
<b>CAPÍTULO 3- RESULTADOS.....</b>	<b>33</b>
3.1. ANÁLISIS TAFONÓMICO .....	33
3.2. ANÁLISIS MACROSCÓPICO.....	33
3.3. ANÁLISIS MICROSCÓPICO .....	41

<b>CAPÍTULO 4- DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....</b>	<b>49</b>
4.1. INFERENCIAS TAFONÓMICAS Y PALEOECOLÓGICAS.....	54
4.2. CONCLUSIONES.....	56
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>58</b>

## RESUMEN

El estudio de estructuras bioerosivas registradas en restos óseos de reptiles marinos, constituye un aporte a la paleoecología de las asociaciones o comunidades de esclerobiontes (*i. e.*, organismos que vivieron asociados a este tipo de materiales). Además de determinar los componentes de dichas comunidades a partir de sus trazas, pueden reconocerse los estadios de sucesiones ecológicas del pasado y de esta forma aportar al conocimiento de la historia tafonómica de los restos óseos en estudio. El objetivo principal de este trabajo es estudiar y reconocer estructuras bioerosivas, tanto a nivel macroscópico como microscópico, en restos óseos de un plesiosaurio (MLP16-I-21-6) recuperado de la Formación López de Bertodano (Maastrichiano tardío), Isla Marambio, Antártida. Se analizaron 113 elementos óseos postcraneales pertenecientes a un mismo individuo, entre los que se identificaron: 25 centros vertebrales, 50 fragmentos de costillas, 7 huesos planos, 2 elementos de la cintura pélvica, 7 falanges, 8 huesos largos; mientras que algunos fragmentos no pudieron ser clasificados. Todos fueron observados bajo lupa binocular y se seleccionaron tres elementos para realizar cortes histológicos y observarlos en un microscopio de luz polarizada. El material tiene una buena a moderada preservación, un alto grado de fragmentación y los restos se encontraban *in situ*, desarticulados pero asociados. A nivel macroscópico se reconocieron tres estructuras bioerosivas entre las cuales sólo pudo identificarse *Trypanites* Mägdefrau. El resto de las trazas fueron clasificadas como Morfotipo 1, correspondiente a perforaciones con entradas circulares en la superficie de los huesos con características comunes entre *Entobia* Bronn y *Osedacoides* Karl, Brauckmann y Groening, y, como Morfotipo 2 a trazas indeterminadas, con cierta similaridad a las originadas por carroñeros aunque su caracterización no es aún concluyente. A nivel microscópico, se determinó como Morfotipo 3 a trazas con túneles mayormente rectos, a veces ramificados similares a aquellos originados por organismos endolíticos como

bacterias y hongos sobre restos óseos. Además, se reconoció la presencia de pirita tanto en las microperforaciones como en los canales vasculares, de los cuales algunos se encontraban modificados, indicando una etapa temprana de descomposición ósea. Las trazas bioerosivas permitieron interpretar de manera preliminar algunas etapas de una sucesión paleoecológica. La etapa de carroñero móvil podría estar representada por las trazas indeterminadas similares a las producidas por carroñeros, aunque se requieren estudios de mayor detalle para confirmarla. La etapa de enriquecimiento de oportunistas podría estar representada por *Osedacoides* isp., aunque aún no ha sido confirmada. Los canales vasculares modificados y rellenos de pirita estarían relacionados con las primeras etapas del deterioro óseo bacteriano o etapa sulfofílica. Mientras que, las trazas asignadas a *Trypanites* isp. y, en caso de confirmarse a *Entobia* isp., corresponderían a la etapa de arrecife. La presencia de las perforaciones, tanto macroscópicas como microscópicas, permitió registrar parte de los componentes de las comunidades endolíticas que vivieron asociadas a los restos óseos del plesiosaurio estudiado, indicando que los mismos estuvieron expuestos poco tiempo aunque el suficiente, con condiciones de energía y tasa de sedimentación bajas, para permitir la colonización de dichas comunidades.

**Palabras claves:** Plesiosaurios. Bioerosión. Sucesión paleoecológica. Cretácico.

Antártida.

## ABSTRACT

The study of bioerosive structures recorded in bone remains of marine reptiles constitute a contribution to the paleoecology of sclerobiont assemblages or communities (i.e., organisms that lived associated with this type of material). In addition, to determine the components of these communities from their trace fossils, stages of paleoecological successions can be recognized and thus contribute to the knowledge of the taphonomic history of the bone remains in study. The main objective of this work is to study and recognize macroscopic and microscopic bioerosive structures preserved in the skeletal remains of a plesiosaur (MLP16-I-21-6) recovered from the López de Bertodano Formation (late Maastrichian), Marambio Island, Antarctica. A total of 113 postcranial bone elements belonging to the same individual were identified: 25 vertebral centres, 50 rib fragments, 7 flat bones, 2 pelvic girdle elements, 7 phalanges, and 8 long bones; while some fragments could not be classified. They were observed under a stereoscopic microscope and 3 elements were selected to make histological sections and then they were observed using a polarized light microscope. The material is in good to moderate preservation, with a high degree of fragmentation, and the remains were found *in situ*, disarticulated but associated. At the macroscopic level, three bioerosive structures were recognized, among which only *Trypanites* Mägdefrau could be identified. The rest of the traces were classified as Morphotype 1, corresponding to perforations with circular entrances on the surface of the bones with common characteristics between *Entobia* Bronn and *Osedacoides* Karl, Brauckmann, and Groening, and, as Morphotype 2 to indeterminate traces, those with certain similarities to those originated by scavengers, although its characterization is not yet conclusive. At the microscopic level, traces with mostly straight tunnels, sometimes branched similar to those caused by endolithic organisms, such as bacteria and fungi, were determined as

Morphotype 3 on bone remains. In addition, the presence of pyrite was recognized both in the microperforations as well as in the vascular channels, of which some were modified, indicating an early stage of bone decomposition. The bioerosive traces allowed a preliminary interpretation of some stages of a paleoecological succession. The mobile scavenger stage could be represented by indeterminate tracks similar to those produced by scavengers, although more detailed studies are required to confirm this. The opportunistic enrichment stage could be represented by *Osedacoides* isp., although this has not yet been confirmed. The modified vascular channels filled with pyrite would be related to the first stages of bacterial bone deterioration or the sulfophilic stage. While the traces assigned to *Trypanites* isp. and, if *Entobia* isp. is confirmed, could represent the reef stage. The presence of both macroscopic and microscopic perforations made it possible to record part of the components of the endolithic communities, that lived associated with the bone remains of the studied plesiosaur, indicating that they were exposed for a short time, although long enough, under conditions of low energy and rate of sedimentation, to allow the colonization of these communities.

**Keywords:** Plesiosaurs. Bioerosion. Paleoecological succession. Cretaceous. Antarctica

## CAPÍTULO 1- INTRODUCCIÓN

### 1.1. Introducción

Cuando los restos óseos de grandes vertebrados marinos, como las ballenas, caen al fondo del mar, se crean hábitats para el desarrollo de comunidades diversas y altamente especializadas que consumen y degradan estos restos (Kaim *et al.*, 2008; Danise *et al.*, 2014). En el Mesozoico, antes de la aparición de las ballenas, es probable que los restos de reptiles marinos cumplieran funciones similares y albergaran comunidades análogas (Kaim *et al.*, 2008). Desde este punto de vista, los estudios paleoecológicos de las comunidades mencionadas no sólo aportan al conocimiento de su composición, sino que también permiten reconstruir la sucesión de etapas que precedieron al entierro final de los restos óseos (Danise *et al.*, 2014).

Smith y Baco (2003) identifican cuatro etapas principales de sucesión ecológica en este tipo de restos. La primera ocurre una vez que el organismo muere y aparecen diferentes carroñeros que consumen los tejidos blandos, denominada “carroñeros móviles”. La segunda involucra a organismos oportunistas que aprovechan la materia orgánica tanto del cadáver como la del sedimento circundante, y es llamada “enriquecimiento de oportunistas”. La tercera incluye una comunidad compleja dependiente de sulfuro de hidrógeno (H<sub>2</sub>S) y otros compuestos químicos producidos a partir de la degradación bacteriana de los lípidos de los huesos, denominada “etapa sulfofílica” por Smith y Baco (2003). En dicha etapa se estudia la actividad microbiana a partir del registro de sus trazas bioerosivas, lo que agrega una importante contribución a la paleoecología y representa una poderosa herramienta para la reconstrucción tafonómica de los restos óseos (Jans, 2008). Por último, la cuarta etapa es la de “arrecife” y se caracteriza por el establecimiento de comunidades bentónicas que utilizan los restos óseos como sustratos duros (Smith y Baco, 2003). En el registro fósil

se consideran asociaciones en lugar de comunidades, ya que, excepto que se trate de una preservación excepcional, es difícil encontrar representada la comunidad completa (Kidwell *et al.*, 1986).

Entre ellas, varios organismos se incrustan o perforan dicho sustrato, lo que aumenta las oportunidades de preservación de las actividades durante la colonización de éste y de forma indirecta de los organismos que las produjeron. Taylor y Wilson (2002) introdujeron el término esclerobiontes para hacer referencia a este tipo de organismos vivos. Los organismos incrustantes pueden identificarse taxonómicamente a partir de partes duras que se preservaron. En cambio, los organismos perforantes sólo pueden ser identificados a nivel icnotaxonómico.

La degradación biológica o destrucción de sustratos duros se conoce como bioerosión y fue definida por Neumann (1966) como toda forma de degradación biológica en sustratos líticos (incluido el esquelético) y leñosos. Durante la bioerosión pueden estar implicados diferentes procesos tanto físicos como químicos o una combinación de ellos (Bromley, 1992; Taylor y Wilson, 2003). No obstante, dependiendo del tipo de actividad del agente biológico sobre el sustrato (*e.g.* alimentarse o vivir) Höpner y Bertling (2017) diferenciaron dos tipos. El primer tipo corresponde a aquellos casos en los que la mayor parte de la masa corporal del organismo se encuentra fuera del sustrato e incluye actividades tales como morder, raspar, perforar o triturar. En tanto en el segundo tipo, se encontrarían aquellos organismos que producen perforaciones y cuyos cuerpos se encuentran hundidos en el sustrato, esto es, habitan dicha perforación originada por ellos mismos.

Dentro de las perforaciones se pueden distinguir entre macroperforaciones y microperforaciones. Las primeras incluyen la actividad de poliquetos, bivalvos, esponjas perforantes, equinoideos, gasterópodos y quitones (Cione *et al.*, 2010; Danise *et al.*, 2014) y pueden ser observadas a simple vista, mientras que las

microperforaciones son estructuras cuyo rango de tamaño varía entre 1 y 100  $\mu\text{m}$  de diámetro (Glaub, 1999) y son producidas por organismos endolíticos.

Las microperforaciones en huesos son producidas por microorganismos como las algas, las bacterias y los hongos, que desempeñan un papel importante en la degradación del material óseo en los ecosistemas marinos y dejan diferentes trazas como evidencia de sus actividades (Danise *et al.*, 2012; 2014). Este tipo de trazas son consideradas como microbioerosión. Dado que las estructuras microbioerosivas registradas en restos óseos fósiles de plesiosaurios, tortugas marinas, ictiosaurios y mosasaurios, son similares a las de vertebrados actuales, se interpreta que las comunidades microbianas productoras son análogas (Kaim *et al.*, 2008; Danise *et al.*, 2014; Danise y Higgs, 2015; Talevi y Brezina, 2019). Los microorganismos endolíticos son y fueron parte de los ecosistemas marinos, siendo capaces de metabolizar lípidos, colágeno y matriz mineral, y con ello, contribuyendo a la degradación de los restos óseos (Davis, 1997; Trueman y Martill, 2002; Higgs *et al.*, 2011; Liebenau *et al.* 2015). Además, crean cavidades que reproducen sus formas corporales (Golubic *et al.*, 1981, 2005; McLoughlin *et al.*, 2007; Wisshak y Tapanila, 2008). Estos microorganismos incluyen cianobacterias fototróficas, algas, hongos y bacterias heterotróficas (*e.g.*, Golubic *et al.*, 2005; Wisshak y Tapanila, 2008). Mientras que los hongos y las cianobacterias disuelven la matriz ósea dando como resultado túneles con ramificaciones, las bacterias crean destrucciones focales microscópicas con una morfología compleja, reorganizando el mineral en lugar de eliminarlo (Jans, 2008).

Uno de los primeros estudios sobre microbioerosión en restos de vertebrados pertenece a Wedl (1864) quien describió túneles en dientes de reptiles fósiles, cáscaras de huevos de aves, escamas de peces, corales y moluscos desde el Mesozoico hasta el Cuaternario. Este autor infirió que estos túneles fueron producidos por hongos. Roux (1887) describió *Mycelites ossifragus* Roux, 1887 en reptiles mesozoicos y cuaternarios,

huesos de peces y dientes, aunque no identificó el organismo productor. Davis (1997) describió la primera evidencia de bioerosión en huesos de aves modernas, restos arqueológicos y fósiles, además de definir una nueva forma de bioerosión ósea, conocida como túneles de Hackett. Por su parte, Underwood *et al.* (1999) reconocen en dientes de peces y reptiles del Cretácico evidencia de colonización *post-mortem* por organismos endolíticos. Se han registrado microperforaciones en huesos de plesiosaurios (Kaim *et al.* 2008), ballenas (*e.g.* Kiel, 2008; Shapiro y Spangler, 2009; Danise *et al.*, 2012), ictiosaurios (Danise *et al.*, 2014) y mosasaurios (Talevi y Brezina 2017; 2019). Hasta el momento no hay estudios ni registros de trazas bioerosivas en materiales de plesiosaurios recuperados del Cretácico superior de Antártida.

En este trabajo final de grado se estudiaron y reconocieron estructuras bioerosivas en restos óseos de un plesiosaurio del Maastrichtiano tardío de Antártida. Se propuso una reconstrucción de las asociaciones dependientes de este tipo de sustrato, interpretando algunas de las etapas sucesionales paleoecológicas.

## 1.2. Hipótesis del trabajo

Las hipótesis que se plantearon para este trabajo final son las siguientes:

1. Los restos óseos del plesiosaurio analizado presentan trazas bioerosivas.
2. Los registros de trazas bioerosivas en el ejemplar analizado son similares a las registradas en otros reptiles marinos.
3. Las trazas bioerosivas permiten distinguir las distintas etapas que se dan en una sucesión ecológica.
4. Los procesos microbianos asociados a la degradación de restos óseos permiten distinguir entre fase de pre y post enterramiento.

### 1.3. Objetivos

El objetivo general del presente trabajo es estudiar y reconocer estructuras bioerosivas e incrustaciones en la superficie de los restos óseos de un plesiosaurio del Maastrichtiano tardío de Antártida, tanto a nivel macroscópico como a nivel microscópico (*i.e.*, en secciones delgadas).

Los objetivos específicos:

1. Registrar cuáles restos óseos pertenecientes al ejemplar de plesiosaurio estudiado presentan trazas bioerosivas y o incrustaciones.
2. Identificar, describir e ilustrar las trazas bioerosivas e incrustaciones presentes en los restos óseos.
3. Comparar los registros de trazas bioerosivas e incrustaciones presentes en el material con aquellas descritas en otros ejemplares de reptiles marinos mesozoicos.
4. Reconocer las etapas de la sucesión paleoecológica en el material analizado.
5. Reconstruir la historia tafonómica de los restos óseos.

### 1.4. Antecedentes

La vida en el fondo oceánico depende de la materia orgánica que proviene de las aguas más superficiales, controlando así los ecosistemas bentónicos (Grassle y Morse-Portous, 1987). Las grandes partículas parecen influir en la diversidad, dinámica, ciclos reproductivos y distribución de las comunidades bentónicas (Hogler, 1994). La disponibilidad total de carbono orgánico es limitada en los fondos oceánicos, debido a que disminuye exponencialmente con la profundidad. No obstante, los cadáveres de grandes vertebrados pelágicos que llegan al fondo oceánico generan zonas ricas en nutrientes (Lampitt y Anita, 1997; Higgs *et al.*, 2014). De este modo, los cadáveres

representan una gran cantidad de alimento para comunidades bentónicas, además de otorgarle un sustrato duro para su establecimiento y desarrollo (Stockton y DeLaca, 1982; Smith *et al.*, 1998; Higgs *et al.*, 2014; Maxwell *et al.*, 2022). Por su parte, los cadáveres de organismos nectónicos, (*e.g.*, peces, aves, focas, delfines, tiburones y rayas) también hacen su aporte al total de desechos orgánicos del fondo (Britton y Morton, 1994; Higgs *et al.*, 2014) cumpliendo un papel clave en la estructura de las comunidades bentónicas. Entre los vertebrados mencionados anteriormente, los restos de ballenas son los que más se han estudiado. Como poseen gran tamaño y alto contenido de lípidos en los huesos, persisten en el fondo marino durante varias décadas (Krogh, 1934; Smith, 2006; Smith y Baco, 2003), aportando alimento a la fauna abisal para el establecimiento de comunidades diversas y altamente especializadas que consumen y degradan los restos óseos (Smith, 2006; Kaim *et al.*, 2008).

En 1978 se realizó el primer estudio de un cadáver de ballena, hallado en la cuenca Santa Catalina de California, a 1240 metros de profundidad. Asociado al cadáver, se halló una comunidad quimiosintética compuesta por almejas vesicomídicas (*Vesicomya gigas* Dall, 1896 y *Calyptogena pacifica* Dall, 1891) y mitílidos (*Idas washingtonia* Bernard, 1978) que estaban en simbiosis con bacterias sulfofílicas. Estas bacterias utilizan el sulfuro derivado de la descomposición de los lípidos como fuente de energía y a su vez alimentan a las almejas y a los mitílidos, produciendo un microambiente distinto al suelo circundante de la cuenca (Smith *et al.*, 1989). Por su parte, los ambientes quimiosintéticos como las fumarolas hidrotermales y emanaciones de hidrocarburos son ambientes restringidos para el desarrollo de las comunidades mencionadas, mientras que los cadáveres de ballenas pueden aparecer en cualquier parte de los océanos del mundo (Smith *et al.*, 1989). Por ello, Smith *et al.* (1989) sugirieron que los cadáveres de ballenas podrían servir como un escalón para la dispersión de organismos de aguas profundas que dependen de la disponibilidad de sulfuro como lo

son los mejillones filtradores, además de servir como punto de radiación adaptativa para faunas especializadas (Smith *et al.*, 2015).

Uno de los aspectos más interesantes desde el punto de vista ecológico es conocer cómo se constituyen y funcionan dichas comunidades asociadas a restos óseos en descomposición en el fondo del mar. El desarrollo de una comunidad comienza como una sucesión ecológica, siendo un proceso gradual, continuo y direccional de la composición de especies, basado en la colonización y la extinción local de especies en una zona dada (Odum, 1969). Smith *et al.* (2002) realizaron estudios sobre restos de ballenas en el fondo marino, en los cuales identificaron cuatro etapas de sucesiones ecológicas:

1. "Etapa de carroñero móvil": en la cual los tejidos blandos se eliminan de la carcasa mediante densas agregaciones de necrófagos grandes y activos, como tiburones *Somniosus pacificus* Bigelow y Schroeder, 1944, mixinos e invertebrados carroñeros.
2. "Etapa de enriquecimiento de oportunistas": los sedimentos enriquecidos orgánicamente y los huesos expuestos son colonizados por densas asociaciones de poliquetos y crustáceos oportunistas, con alta densidad de población, pero baja riqueza de especies. Entre los poliquetos pertenecientes a la familia Siboglinidae, el género *Osedax* Rouse, Goffredi y Vrijenhoek, 2004, ha desarrollado adaptaciones peculiares para nutrirse de los lípidos en vertebrados. El desarrollo de una simbiosis metazoo-bacteria le permite explotar el material orgánico contenido dentro de los huesos como fuente de energía y gracias a un sistema especializado similar a raíces desarrolladas en la parte posterior de su cuerpo, absorbe el colágeno y los lípidos que son posiblemente metabolizados por bacterias heterotróficas para luego nutrir a dicho poliqueto (Danise y Higgs, 2015).

3. "Etapa sulfofílica": el consumo microbiano de compuestos orgánicos en los huesos ricos en lípidos y en el sedimento enriquecido orgánicamente, sustenta la producción de sulfuro de hidrógeno, que luego es utilizado por una comunidad quimiosintética (Smith y Baco, 2003). Dentro de dicha comunidad, los bivalvos portadores de simbioses más comunes son las almejas vesicomídicas y los mejillones mitílidos, representantes de la subfamilia Bathymodiolinae, aunque también se han encontrado en menor cantidad bivalvos de las familias Lucinidae, Thiasiridae y Solemidae (Bennet *et al.*, 1994; Smith y Baco, 2003; Braby *et al.*, 2007). Otros organismos típicos de esta etapa son poliquetos dorvilleidos, gasterópodos de las familias Pyropeltidae y Cocculinidae, además de gasterópodos provannidos (Smith y Baco, 2003).
4. La cuarta etapa, llamada "etapa de arrecife", ocurre una vez que todo el material orgánico es consumido y el esqueleto es colonizado por organismos principalmente suspensívoros que lo utilizan como sustrato duro (Smith y Baco, 2003).

Es probable que la "etapa de arrecife" en esqueletos grandes no se alcance hasta pasar muchas décadas, mientras que en cadáveres pequeños (*e.g.*, ballenas grises juveniles) se ve limitada por la descomposición y disolución relativamente rápida de los huesos poco calcificados (Smith y Baco, 2003). De todas maneras, las sucesiones no solo involucran el recambio de especies sino también cambios en la movilidad faunística y la estructura trófica, con superposiciones temporales, en el inicio, de especies que son características de las diferentes etapas (Smith y Baco, 2003).

Por lo tanto, las distintas etapas de las sucesiones ecológicas pueden quedar preservadas en restos óseos de vertebrados marinos. Estas pueden interpretarse a partir de la presencia de perforaciones, incrustaciones y/o fósiles corpóreos asociados (Amano

y Little, 2005; Kiel, 2008; Kaim *et al.*, 2008; Shapiro y Spangler, 2009; Danise *et al.*, 2014).

Algunas de las etapas mencionadas han sido reconocidas en el registro fósil. Por ejemplo, en ballenas, ictiosaurios, mosasaurios y plesiosaurios tanto por la presencia de fósiles corpóreos como por la presencia de estructuras bioerosivas macroscópicas (Kaim *et al.*, 2008; Kiel, 2008; Danise *et al.*, 2014). En tanto, entre las evidencias microscópicas se han reconocido microperforaciones y biofirmas fósiles tales como cementos botrioidales, peloides microbianos, pirita framboidal (sulfuro de hierro precipitado) (Amano y Little, 2005; Kiel, 2008; Shapiro y Spangler, 2009) siendo ésta última, observada como resultado de la descomposición anaeróbica de los lípidos en cadáveres de ballenas modernas.

Kiel (2008) estudió dos cadáveres de ballenas fósiles, uno de la Formación Lincoln Creek, del final del Eoceno tardío-principio del Oligoceno temprano y otro de la Formación Pysht del Oligoceno temprano tardío en Murdock Creek, ambos del oeste del estado de Washington, Estados Unidos. Asociados a los cadáveres se encontraron dientes de tiburón, superficies óseas perforadas que muestran degradación ósea microbiana y bivalvos pertenecientes a grupos quimiosimbióticos. La presencia de los dientes de tiburón indicaría la “etapa de carroñero móvil”. Las perforaciones observadas en la superficie de los restos óseos son tabulares, irregulares, rara vez rectas, de 5-7  $\mu\text{m}$  de ancho, algunas de hasta 10  $\mu\text{m}$ , un largo de hasta 200  $\mu\text{m}$ . La mayoría están rellenas de microesparita y algunas contienen pirita framboidal. En corte delgado los espacios de los huesos esponjosos se encuentran rellenos por micrita coagulada con pirita framboidal. Los análisis de isótopos de carbono realizados, junto a la presencia de pirita tanto adentro como afuera de los huesos, indican que la pirita interna puede haberse precipitado durante la formación de la concreción; y no durante la degradación bacteriana inicial de los lípidos óseos (Kiel, 2008). Por lo tanto, los depósitos minerales

tales como micrita coagulada y pirita no siempre son evidencia de actividad microbiana durante la utilización de los restos óseos como sustrato por la macrofauna (Allison *et al.*, 1991). En cuanto a la asociación de invertebrados hallada, Kiel (2008) definió una etapa de “oportunistas quimiosimbióticos” que habría durado sólo unos pocos años. El autor argumentó que en esta etapa habrían consumido principalmente las sobras en estado de anoxia, aprovechando los niveles de sulfuro en los sedimentos por debajo y alrededor del cadáver en lugar de la descomposición de los lípidos como lo hacen los organismos quimiosintéticos. Los huesos de la ballena presentan además una “etapa de arrecife”, evidenciada por los detritos (astillas de madera, pellets, diatomeas) que habrían entrado en los huesos después de que éstos se encontraran desprovistos de médula y otras sustancias impermeables durante un período de tiempo considerable antes del entierro, y eran accesibles al agua de mar (Kiel, 2008).

Kaim *et al.* (2008) estudiaron dos plesiosaurios (un pliosaurio y un plesiosaurio) del Cretácico Superior del norte de Japón, asociados a una comunidad de invertebrados quimiosintética. Esta comunidad se reconoció por la presencia de conchillas de gasterópodos quimiosintéticos de la familia *Abyssochrysoidea*, además registraron numerosas microperforaciones en las trabéculas óseas, que las asocian a la actividad de bacterias sulfofílicas (proporcionando indicios de reducción anaeróbica de sulfato proveniente de los lípidos). Sin embargo, no tienen una evidencia directa de esto, ya que tanto algas como hongos producen perforaciones en el mismo rango de tamaño. Moriya *et al.* (2014) realizaron un estudio más detallado de los restos estudiados por Kaim *et al.* (2008). Dichos autores observaron perforaciones filamentosas de tamaño micrométrico en las trabéculas óseas y perforaciones redondeadas. Para las primeras perforaciones los autores propusieron que podrían haber sido producidas por bacterias sulforoxidantes, en tanto, que las segundas perforaciones son similares a las generadas por *Osedax* sp. La presencia de conchillas de gasterópodos quimiosintéticos pertenecientes a la familia

Abyssochrysoidea, junto con perforaciones producidas por bacterias, indicaría que los gasterópodos ramoneaban matas bacterianas incluso en el Cretácico, ya que poseen estos hábitos alimenticios en la actualidad (Moriya *et al.*, 2014).

Danise *et al.* (2014) estudiaron restos óseos de un ictiosaurio del Jurásico Tardío de la Formación Sandsfoot en Inglaterra. Determinaron que la etapa de “carroñero móvil” y “enriquecimiento de oportunistas” no fueron seguidas por una “etapa sulfofílica”. La etapa de “carroñero móvil” está representada por trazas producidas por carroñeros (*e. g.*, marcas de mordeduras de peces). La etapa “enriquecimiento de oportunistas” podría estar representada por bivalvos corbúlidos y pectínidos. A esta etapa le siguió una “etapa microbiana y de ramoneo” donde los huesos fueron colonizados por tapetes microbianos que atrajeron a los equinoideos y otros invertebrados que se alimentaban de estos tapetes. Estos equinoideos ramoneadores habrían generado las trazas que los autores asignan a *Gnathichnus pentax* Bromley, 1975, siendo este es el primer registro de dicha traza en restos óseos de reptiles marinos. Además, estos autores reconocieron una “etapa de arrecife”, por la presencia de abundantes incrustantes suspensívoros cementados. Dicha etapa está bien desarrollada, con exposición prolongada y colonización de los huesos antes del entierro final, a diferencia de los restos de ballenas modernas, donde los gusanos *Osedax* sp. destruyen rápidamente el esqueleto.

Recientemente, Talevi y Brezina (2017; 2019), analizaron las microperforaciones en una sección delgada de una vértebra de un mosasaurio proveniente de Antártida. Estas microperforaciones fueron comparadas con trazas producidas por microorganismos endolíticos en restos óseos de plesiosaurios (*e.g.*, Kaim *et al.*, 2008) e ictiosaurios (*e.g.* Danise *et al.*, 2014). Aunque las estructuras bioerosivas son muy similares a las descritas en estos trabajos mencionados, presentan algunas diferencias. Las autoras observaron que los canales vasculares se encontraban

modificados sólo en la superficie externa del hueso, mostrando un aumento de grosor y una mayor interconexión entre ellos. Estas modificaciones las atribuyen a que los canales vasculares fueron colonizados por microorganismos mucho antes del enterramiento final de los restos. Otra evidencia de dicha colonización fue el hallazgo de piritita framboidal tanto en los canales vasculares como en la región interna del hueso esponjoso, relacionándolo con las primeras etapas del deterioro óseo bacteriano (Talevi y Brezina, 2019).

Entre los trabajos más recientes, Maxwell *et al.* (2022) realizaron una revisión bibliográfica basada en el registro de trazas y fósiles corpóreos incrustados sobre reptiles marinos del Jurásico, e infirieron las distintas etapas de la sucesión ecológica que se habrían dado en cada uno de estos reptiles marinos. Dichos autores presentan también nuevos hallazgos relacionados con el desarrollo de comunidades de macroinvertebrados en cuatro ictiosaurios de la Formación Posidonienschiefer (Jurásico Inferior), al suroeste de Alemania. Asimismo, Maxwell *et al.* (2022) reportaron la presencia de las etapas de carroñero móvil, enriquecimiento de oportunistas y arrecife, y encontraron evidencia potencial de una pobre etapa sulfofílica. En un solo espécimen se reconoció la etapa de carroñero móvil, representada por restos de crustáceos. La etapa de enriquecimiento de oportunistas fue identificada en tres de los especímenes; esta etapa se encontró bien documentada por fósiles corpóreos y espinas de equinodermos y ofiuroides. La última etapa, la de arrecife, se observó en tres de los especímenes y en uno de ellos fue la única etapa observable. Esta etapa fue la mejor representada dado que se compone de taxones incrustantes, representada por ostras (*Liostrea* Douvillé, 1904) (Maxwell *et al.*, 2022).

Por otro lado, cabe mencionar que otras investigaciones sólo se enfocan en registrar la diversidad de estructuras bioerosivas, brindando información sobre los organismos que interactuaron en distintos momentos con el sustrato, sin interpretar con

claridad etapas sucesionales de estos registros, en parte porque a veces no se preservan o bien porque se solapan (Amon *et al.* 2013; Jagt *et al.*, 2020). Por ejemplo, Cione *et al.* (2010) reconocieron estructuras bioerosivas en restos de pingüinos del Mioceno de Chubut. Los fósiles se habrían depositado inicialmente en un ambiente litoral a sublitoral, donde depredadores y/o carroñeros produjeron trazas. Después de una transgresión marina, los restos óseos fueron expuestos en el fondo del mar, donde fueron colonizados por algas, esponjas, cnidarios y otros organismos bentónicos. Los icnogéneros reconocidos fueron *Entobia* Bronn, 1837 (trazas producidas por esponjas), *Radulichnus* Voigt, 1977 (originadas por el ramoneo de gasterópodos y quitones) y *Gnathichnus pentax* Bromley, 1975 (producidas por equinoideos ramoneadores).

Por su parte, Jagt *et al.* (2020) identificaron trazas en huesos aislados de tres taxones de reptiles marinos (dos mosasaurios y una tortuga marina, provenientes de varios niveles dentro de la Formación Maastricht (Maastrichtiano superior) de Países Bajos. Los restos óseos presentaron perforaciones e incrustaciones generadas por esclerobiontes (bivalvos dimyidos, ostreidos y monopleuridos, al menos tres especies de briozoos cheilostomados y ciclostromados y dos especies de foraminíferos calcáreos). Las marcas de ramoneo se asignaron a *Gnathichnus pentax*, *Linichnus cf. serratus* Jacobsen y Bromley, 2009 y *Machichnus* isp. Zonneveld, Bartels, Gunnell y McHugh, 2016. En tanto, las perforaciones las asignaron a *Karenthraichnus lakkos* Zonneveld, Bartels, Gunnell y McHugh, 2016, considerado por los autores como un sinónimo menor de *Gastrochaenolites* isp. Leymerie, 1842 (y cuyos productores son bivalvos perforantes). Los tres especímenes estudiados mostraron marcas de mordeduras que pudieron haber sido provocadas por depredadores o carroñeros. Los autores consideraron que sólo pueden diferenciarse las marcas de estos dos productores en aquellos casos donde se observa tejido cicatrizado y/o crecimiento óseo deformado, lo

que indicaría lesiones hechas por depredadores, cuando el animal aún estaba vivo (Jagt *et al.*, 2020).

### 1.5. Marco geológico

En el archipiélago de James Ross se encuentra expuesto el Grupo Marambio (Santoniano- Daniano) conformado por las formaciones: López de Bertodano, Snow Hill Island, Santa Marta, Rabot y Haslum Crag (Fig.1) (Olivero, 2012). La Formación López de Bertodano se compone de rocas sedimentarias interpretadas como de origen marino, que se habrían depositado desde el Maastrichtiano temprano hasta el Daniano temprano (Macellari, 1988; Crame *et al.*, 2004; Olivero, 2012). Dicha Formación está integrada por pelitas y areniscas arcillosas muy finas con intercalación de horizontes calcáreos más duros, aflorando principalmente en las Islas Marambio y Snow Hill, mientras que las secciones más jóvenes afloran parcialmente en la Isla Vega (Olivero, 2012).

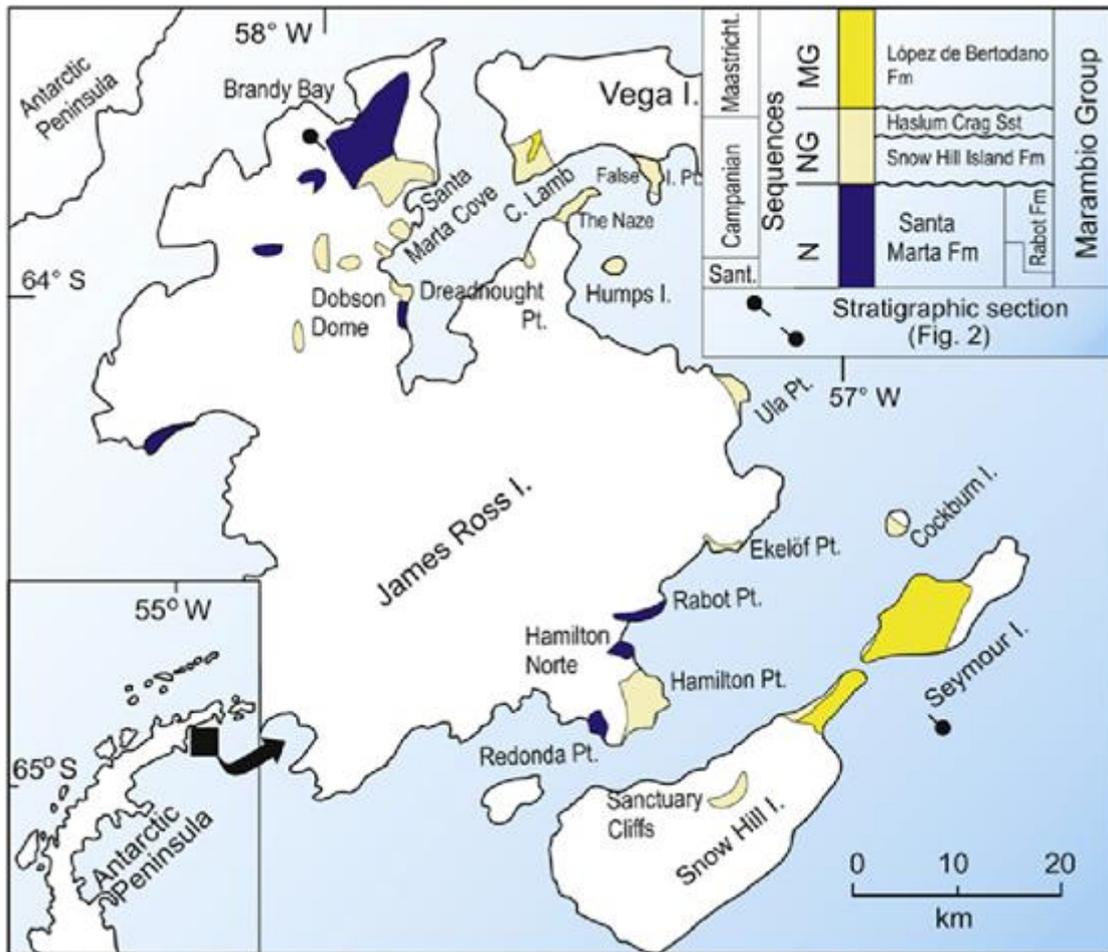
Originalmente, la formación fue dividida en 10 unidades informales (Klb 1-10) por Macellari (1988) (Fig. 2) que, a su vez, las agrupó en dos grandes unidades basándose en la abundancia de la macrofauna y el tipo predominante de la misma. Las unidades Klb 1 a 6 fueron agrupadas en las unidades de *Rotularia* Defrance, 1827, por la presencia de los tubos que generan estos anélidos, como así también por una baja y pobre preservación de otros restos de macrofauna y una dominancia de foraminíferos aglutinados (Macellari, 1988). En las restantes unidades (Klb 7-10) se preservó una fauna de bivalvos, amonites y gasterópodos abundante y diversa, por lo que se las agrupó como unidades de moluscos. Además, se encuentran preservados restos de reptiles marinos (Macellari, 1988; Olivero, 2012). La unidad Klb 1 de la formación López de Bertodano, compuesta originalmente por la arenisca Haslum Crag (Macellari,

1988), ha sido reasignada como perteneciente a la Formación Snow Hill (Olivero *et al.* 2008; Olivero 2012).

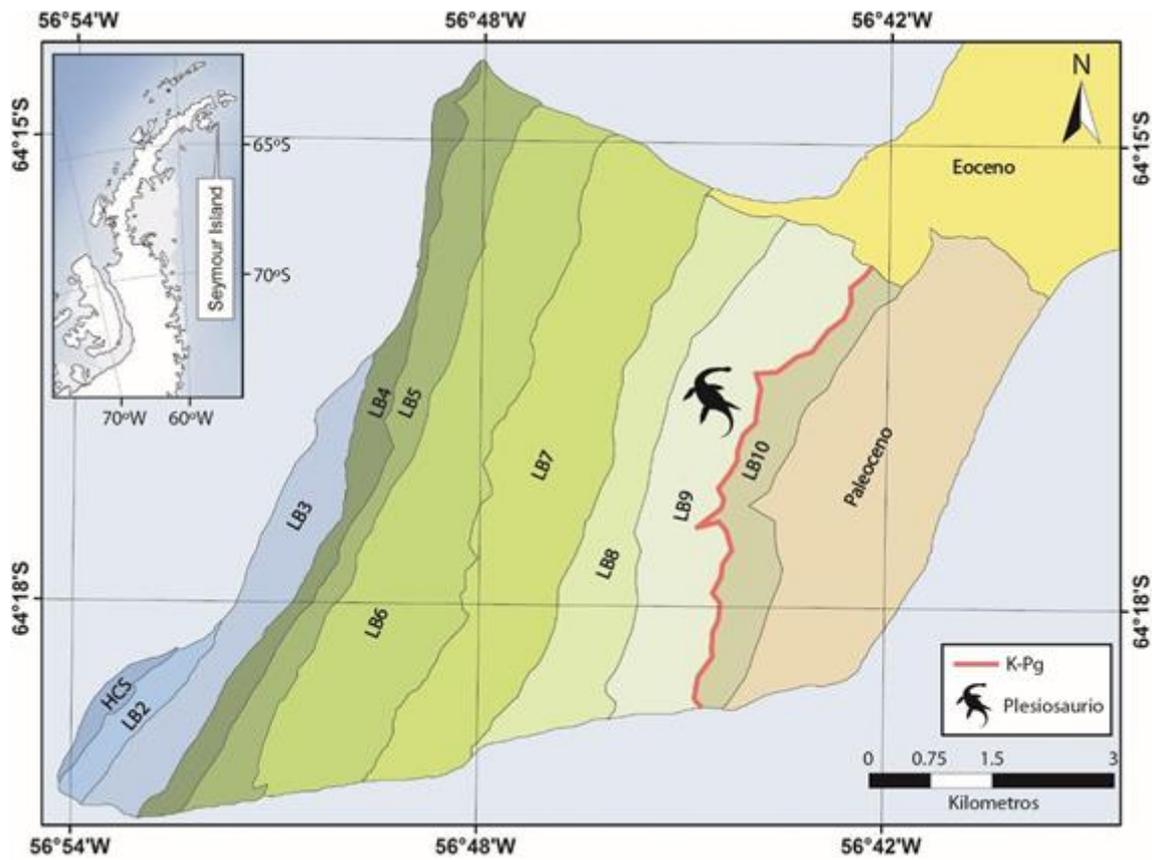
Como anteriormente se mencionó, la Formación López de Bertodano, es interpretada como de origen marino. Olivero (2012) asoció las unidades de *Rotularia* a un ambiente de depósitos estuarinos y marinos someros, mientras que a las unidades de moluscos se las atribuyó a depósitos transgresivos de plataforma seguido por una tendencia regresiva en el tope de la secuencia (Macellari, 1988). En la Isla Vega, los depósitos del Miembro Sandwich Bluff (afloramiento más joven de la Formación López de Bertodano) han sido interpretados como depósitos marinos cercanos a la costa y representan equivalentes laterales de los lechos superiores de la secuencia MG (tercera secuencia estratigráfica de la cuenca James Ross, Maastrichiano temprano- Daniano temprano) en la Isla Seymour (Olivero, 2012).

Adicionalmente, se ha reconocido el límite Cretácico/Paleógeno entre las unidades Klb 9 y 10 gracias a diferentes fuentes de evidencias como micro y macrofaunas y flora, así como la presencia de anomalía de iridio (Zinsmeister y Macellari, 1988; Elliot *et al.*, 1994; Olivero, 2012; Bowman *et al.*, 2014).

Los restos de reptiles marinos provienen, en su mayoría, de las unidades superiores de la Formación López de Bertodano, en particular de la unidad Klb 9 (Macellari, 1988), la cual, es la sección con mayor contenido de glauconita y de fósiles, entre los que destacan abundantes restos de moluscos, como así también de trazas de *Thalassinoides* Ehrenberg, 1944 y *Planolites* Nicholson, 1873 (Macellari, 1988). Dentro de los moluscos es notable la dominancia de las comunidades de bivalvos suspensívoros epifaunales tales como *Pycnodonte* Fischer von Waldheim, 1835, que se asocia a ambientes de “off shore” y fondos blandos (Macellari, 1988).



**Figura 1-** Mapa de la Cuenca James Ross (tomado de Olivero, 2012).

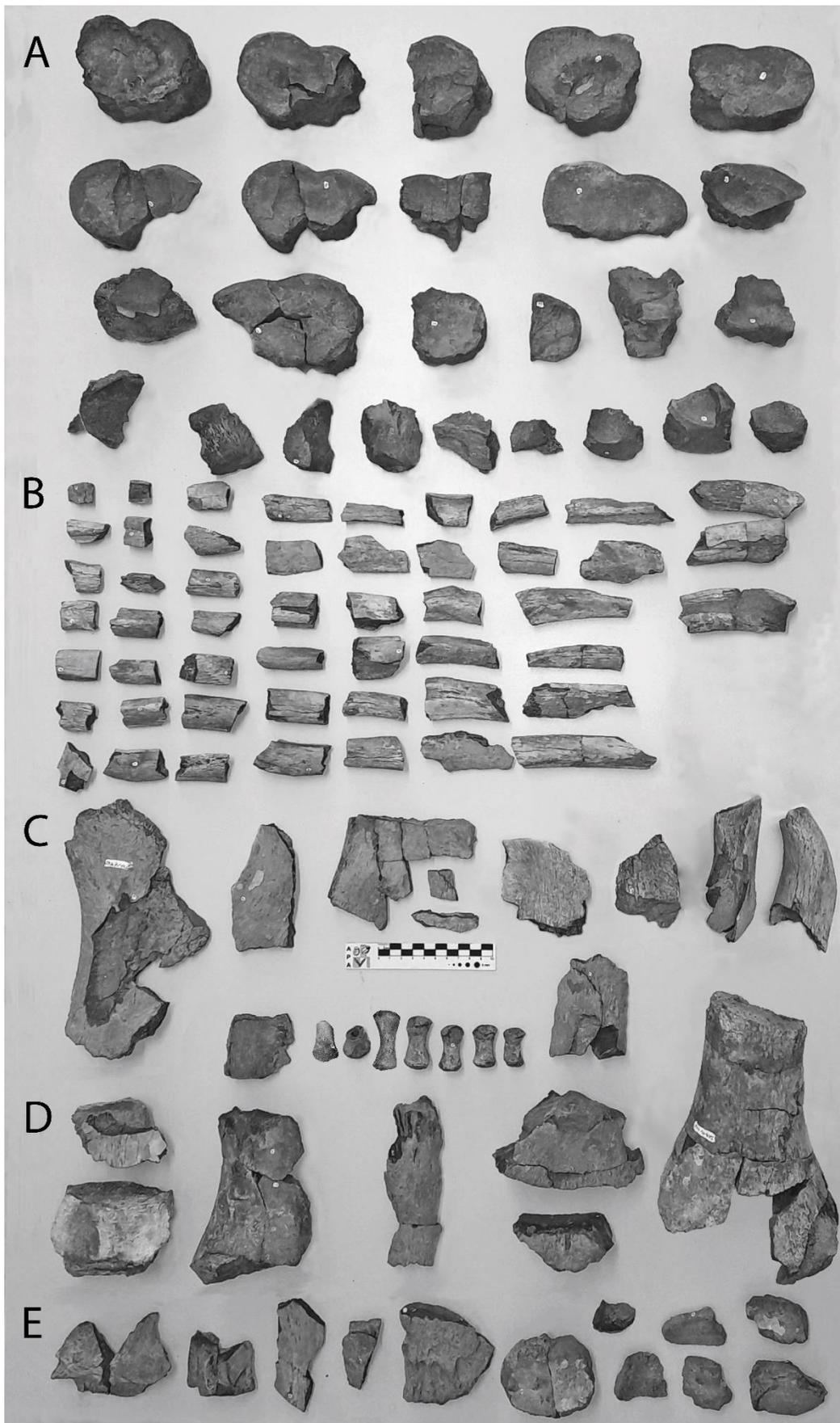


**Figura 2-** Mapa geológico de los estratos del Cretácico-Paleógeno en la isla Marambio. LB2-10 indica las unidades informales de la Formación López de Bertodano. HCS= Haslum Crag Sandstone (perteneciente a la Formación Snow Hill). Se indica la presencia del plesiosaurio en el nivel 9 de la formación y en rojo el límite Cretácico-Paleógeno (tomado y modificado de Schoepfer *et al.*, 2017).

## **CAPÍTULO 2- MATERIALES Y MÉTODOS**

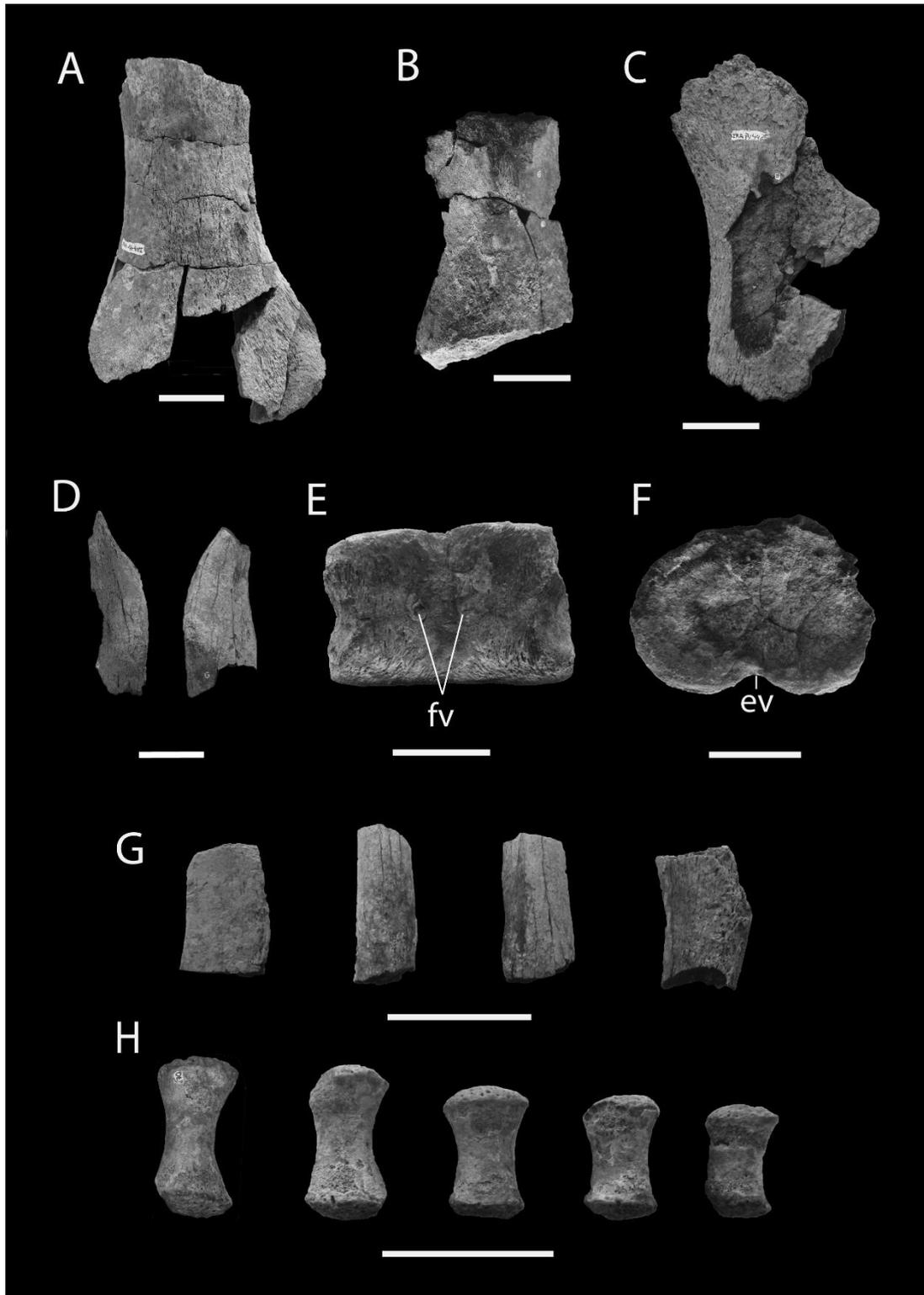
### **2.1. Material**

El material de estudio consistió en 113 elementos óseos postcraneales de un plesiosaurio recuperado de la Formación López de Bertodano (Maastrichtiano tardío), Isla Marambio, Antártida. Entre ellos se identificaron: 2 centros vertebrales completos y 23 rotos, 50 fragmentos de costillas, 7 fragmentos de huesos planos, 2 fragmentos perteneciente a la cintura pélvica, 5 falanges completas y 2 incompletas, 8 fragmentos de huesos largos y algunos fragmentos sin determinar (Fig. 3A-E). La identificación anatómica de los elementos óseos se realizó siguiendo a O’Gorman (2013) y autores citados allí como Bardet *et al.* (1999) y Welles (1952). Todo el material se encontró *in situ*, desarticulado pero asociado. Fue catalogado como MLP 16-I-21-6.



**Figura 3-** Elementos óseos del ejemplar de plesiosaurio estudiado. A, centros vertebrales. B, costillas. C, huesos planos. D, huesos largos y E, elementos no identificados. Escala= 10 cm.

De los 113 elementos analizados (ver tabla 1), los huesos largos 54 y 92 corresponden a propodios. Ambos preservan el extremo distal, pero no están completos. Sin embargo, por su tamaño y forma fue posible diferenciar entre húmero y fémur. El húmero (92, Fig. 4A) es más grande que el fémur (54, Fig. 4B), más expandido distalmente y posee una diáfisis subelíptica. Por su parte, el fémur posee una diáfisis subcircular (Welles, 1952; O’Gorman, 2013). Los huesos planos (Fig. 4C) corresponderían a elementos de las cinturas. Se identificaron dos elementos de la cintura pélvica (59 y 78) (Fig. 4D). Los centros vertebrales se identificaron como centros pertenecientes a vértebras cervicales. Éstos presentan dos forámenes ventrales (Fig. 4E) (Bardet *et al.*, 1999), una cara articular bilobada, la anchura de la cara articular anterior es mayor a la altura máxima de la cara anterior y a la longitud total de la vértebra (Fig. 4F) (Welles, 1952; Bardet *et al.*, 1999). Dos centros vertebrales presentaban tres forámenes, sin embargo, al encontrarse incompletos no fue posible su identificación. Se identificaron fragmentos de costillas (Fig. 4G) y siete falanges de las cuales cinco están completas (Fig. 4H).



**Figura 4-** Elementos óseos identificados. A-B, hueso largo. A, húmero. B, fémur. C, hueso plano. D, huesos pertenecientes a la cintura pélvica. E-F, Vértebra cervical. E, vista ventral. F, vista anterior. G, distintos fragmentos de costillas. H, falanges. (fv): foramen ventral. (ev): escotadura ventral. Barra de escala= 5 cm.

## 2.2. Sistemática paleontológica

SUBCLASE Sauropterygia Owen, 1860

ORDEN Plesiosauria de Blainville, 1835

SUPERFAMILIA Plesiosauroidea Welles, 1943

FAMILIA Elasmosauridae Cope, 1869

Elasmosauridae indet.

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Unidad Klb 9 de la Formación López de Bertodano (Maastrichtiano tardío), Isla Marambio, Antártida.

**Comentarios:** La determinación de la familia se realizó con base en las vértebras cervicales, por presentar:

- Dos forámenes ventrales en el centro vertebral en la mayoría de las vértebras (Bardet *et al.*, 1999).
- La anchura de la cara articular anterior es mayor a la altura máxima de la cara anterior y a la longitud total de la vértebra (Welles, 1952).
- Cara articular bilobada, (Bardet *et al.*, 1999).

## 2.3. Análisis tafonómico

Para el estudio tafonómico se siguió la metodología propuesta por Alcalá Martínez (1994) para determinar el grado de meteorización, sin embargo, se consideró al grado de meteorización como degradación ósea, dado que el termino meteorización se utiliza para determinar los procesos atmosféricos que afectan al espécimen antes del enterramiento. En este caso no habría exposición atmosférica. Degradación ósea : (1) hueso intacto; (2) hueso con pérdida de material óseo superficial (tejido compacto); (3) hueso con pérdida de material óseo profundo (tejido esponjoso). Siguiendo al mismo autor, se determinó el grado de abrasión: (1) hueso intacto; (2) hueso redondeado; (3)

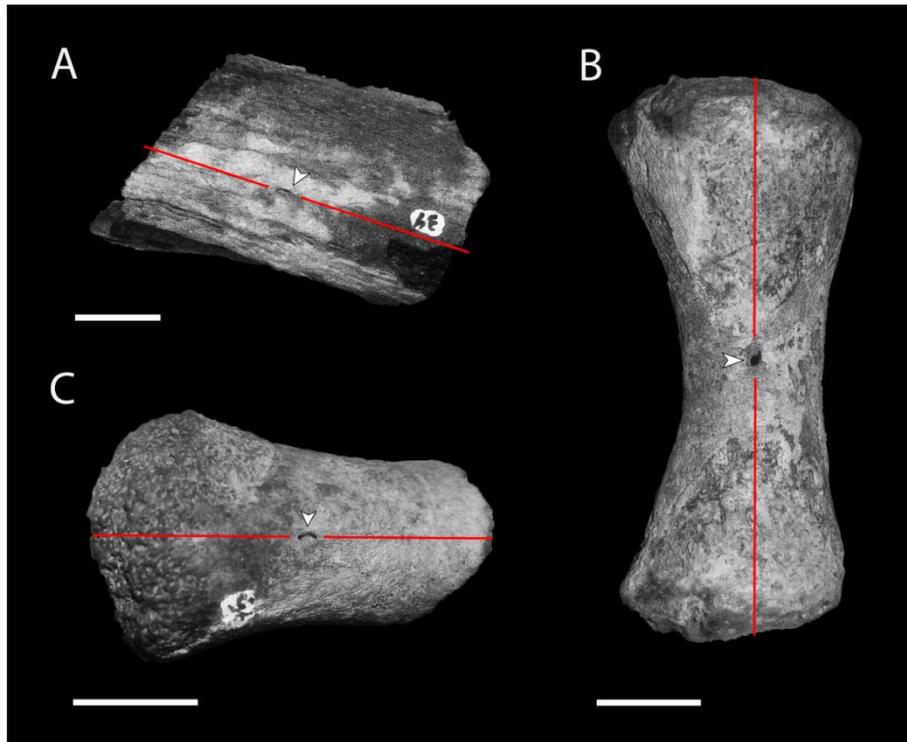
hueso pulido; y la integridad, considerando si los restos óseos se encontraban completos o incompletos. Por último, la articulación y asociación de los elementos se realizó con base en Boessenecker *et al.* (2014): (1) esqueleto o elementos articulados; (2) esqueleto desarticulado; (3) agrupación de algunos elementos asociados o articulados; (4) elementos aislados.

#### **2.4. Análisis macroscópico y microscópico**

Para la identificación de estructuras bioerosivas e incrustaciones presentes en los restos óseos estudiados se realizaron observaciones macroscópicas bajo lupa binocular (magnificación hasta 40x). Se midieron diámetro, ancho y largo de las perforaciones. Se tomaron fotografías que fueron procesadas con el software Adobe Illustrator CC 2018.

Los patrones de perforaciones fueron comparados con aquellos descritos para sustratos duros biogénicos según Taylor y Wilson (2003) y clasificados como trazas bioerosivas asignadas a icnogéneros siguiendo a Bromley (1992) y Cione *et al.* (2010). Por último, se siguió la clasificación etológica propuesta por Seilacher (1953).

Para el análisis microscópico se seleccionaron una costilla y dos falanges para la realización de secciones delgadas (Fig. 5), realizadas en el laboratorio de secciones delgadas del Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (IIPG) de la Universidad Nacional de Río Negro-CONICET en la ciudad de General Roca, Río Negro, Argentina.



**Figura 5-** Elementos seleccionados para realizar cortes histológicos. A, fragmento de costilla (hueso 45). B-C, falanges (hueso 70 y 75). La línea roja indica el plano del corte y las flechas la ubicación de la traza *Trypanites*. Barra de escala= 1 cm.

## 2.5. Preparación de cortes histológicos

Para la obtención de las secciones paleohistológicas se siguió el protocolo propuesto por Chinsamy y Raath (1992) que consiste en:

A. Medición y registro de los datos: como esta metodología es un proceso destructivo, es indispensable registrar los aspectos morfológicos y anatómicos (tamaño, forma, etc.) del hueso antes de comenzar con el seccionamiento de la muestra.

B. Fotografía: existen dos aspectos en la fotografía en este tipo de estudios, el primero, es la necesidad de preservar un registro preciso de su morfología antes de seccionar el hueso. La segunda es la de compilar un registro fotográfico del resultado final del seccionamiento.

C. Inmersión en resina de la muestra a examinar: comúnmente los fósiles son relativamente quebradizos, por lo que habitualmente es necesario embutirlos en una

resina u otro medio de soporte adecuado para reforzar la estructura del tejido y prevenir que se aplaste o desintegre durante el proceso de seccionamiento y pulido.

D. Corte de la muestra: es importante registrar en qué región se elaborará el corte y cuál será la orientación de la sección (transversal, longitudinal, tangencial, etc.). Una vez registrada la región del corte y la orientación de este, se prosigue a emitir el seccionamiento de la muestra con un cortador de rocas de disco diamantado. La sección obtenida se pega en un portaobjeto.

E. Desbaste y pulido de la muestra: la superficie de corte se va desgastando sucesivamente con abrasivos de pulido de diferente granulometría hasta que la superficie esté totalmente plana y con el espesor adecuado.

F. Colocación de un cubreobjetos y etiquetado: una vez finalizado el desbaste y el pulido, la superficie desgastada es montada con un vidrio para proveer una mejor resolución óptica y luego es etiquetado con un código de identificación.

Para el análisis y la descripción histológica se trabajó con un microscopio óptico binocular de luz polarizada Nikon Eclipse E200-LED con oculares CFI 10x/22CM y objetivos CFI Plan Flúor 5x/0.15, 10x/0.30 localizado en el IIPG, UNRN-CONICET. Para la obtención de los detalles histológicos se tomaron fotografías con la cámara de un celular Samsung Galaxy A12. Estas imágenes fueron procesadas mediante Adobe Illustrator CC 2018.

## **2.6. Abreviaturas institucionales**

**MLP**- Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina

**UNRN**- Universidad Nacional de Río Negro

**IIPG**- Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología

**CONICET**- Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas

## CAPÍTULO 3- RESULTADOS

### 3.1. Análisis tafonómico

El conjunto de restos óseos analizado muestra un grado de degradación ósea incluido en la categoría 2 propuesta de Alcalá (1994), esto es, los huesos no están intactos y presentan un desgaste del tejido compacto muy superficial. En huesos como las costillas, el fémur y algunos huesos planos se puede apreciar un mayor grado de desgaste en uno de sus lados. Dicho lado sería el que estuvo más tiempo expuesto. En el caso del fémur (compuesto por dos fragmentos), la región proximal presenta un mayor grado de desgaste en su cara ventral y la región distal en su cara dorsal. En cuanto al grado de abrasión, no se observa un gran pulido o abrasión por lo que se los asigna a la categoría 1 (intacto) propuesta por Alcalá (1994). En cuanto a la integridad, se consideró que de los 113 elementos, sólo 5 falanges y dos centros vertebrales se encuentran completos. De acuerdo con la clasificación de Boessenecker *et al.* (2014), los restos óseos se encontraban *in situ*, desarticulados pero asociados.

### 3.2. Análisis macroscópico

Las estructuras bioerosivas fueron en algunos casos identificadas y asignadas a un icnogénero, mientras que en otros fueron definidos morfotipos debido a que las observaciones hechas no proveen información suficiente y/o no son concluyentes para poder asignar las trazas a una icnoespecie o a un icnogénero.

*Trypanites* Mägdefrau, 1932

**Diagnosis.** Perforaciones de entrada, cilíndricas o sub-cilíndricas, no ramificadas, que tienen una sección transversal circular en toda su longitud. Los ejes de las perforaciones pueden ser rectos, curvos o irregulares (Bromley y D'Alessandro, 1987).

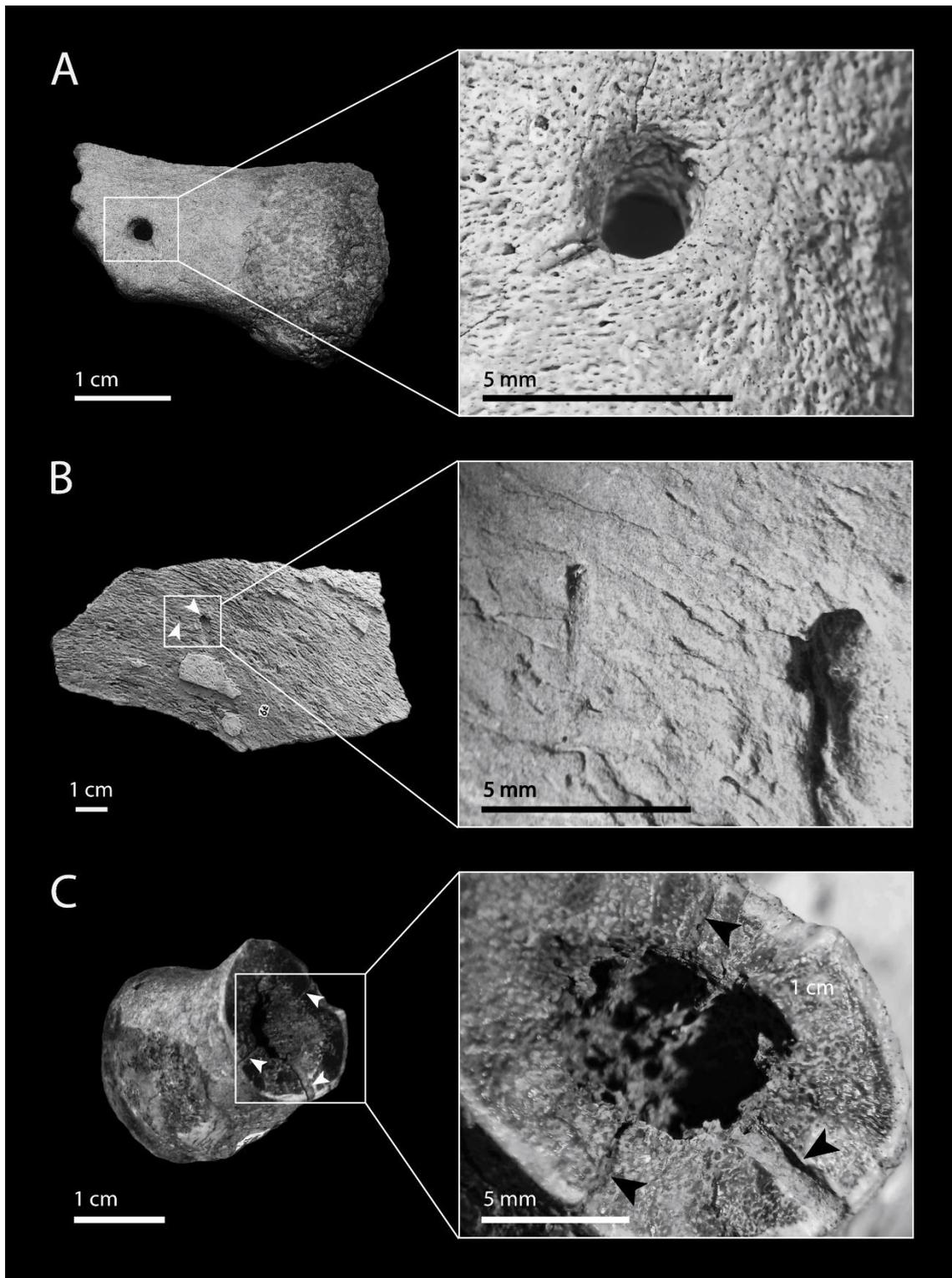
*Trypanites* isp.

Fig. 6

**Material.** Trazas registradas en huesos planos (24, 79, 81 y 82), fragmentos de costillas (14, 34, 45, y 57), falanges (70, 71, 73, 74, 75 y 76) y fémur (54).

**Descripción.** Perforaciones cilíndricas, orientadas perpendicular y oblicuamente a la superficie de los huesos; el diámetro en sección transversal oscila entre 0,3 mm a 4 mm (Fig. 6A-B), y una longitud máxima de 4,5 mm (Fig. 6C).

**Observaciones.** Las perforaciones cilíndricas con una apertura simple asignadas al icnogénero *Trypanites* son ampliamente reconocidas en el registro fósil (Bromley y D'Alessandro, 1987; Bromley, 1994) y se han descrito en una variedad de sustratos duros, aunque solo se conoce un registro en pocos casos corresponden a restos óseos (Chrzastek y Pluta, 2017). Sin embargo, estos autores asignaron a *Trypanites* con dudas a trazas observadas en restos de un ejemplar, también con dudas, del género *Platecarpus* Cope, 1869 provenientes de la Cantera de Mokrzeszów, Mesozoico, Polonia, por lo que constituiría el único registro sin dudas de esta traza en material óseo.



**Figura 6-** *Trypanites* isp. A, Perforación registrada en diáfisis de una falange (75). B, Perforación con entrada en sentido oblicuo a la superficie en un hueso plano (79). C, Vista en corte de perforaciones en una falange (76).

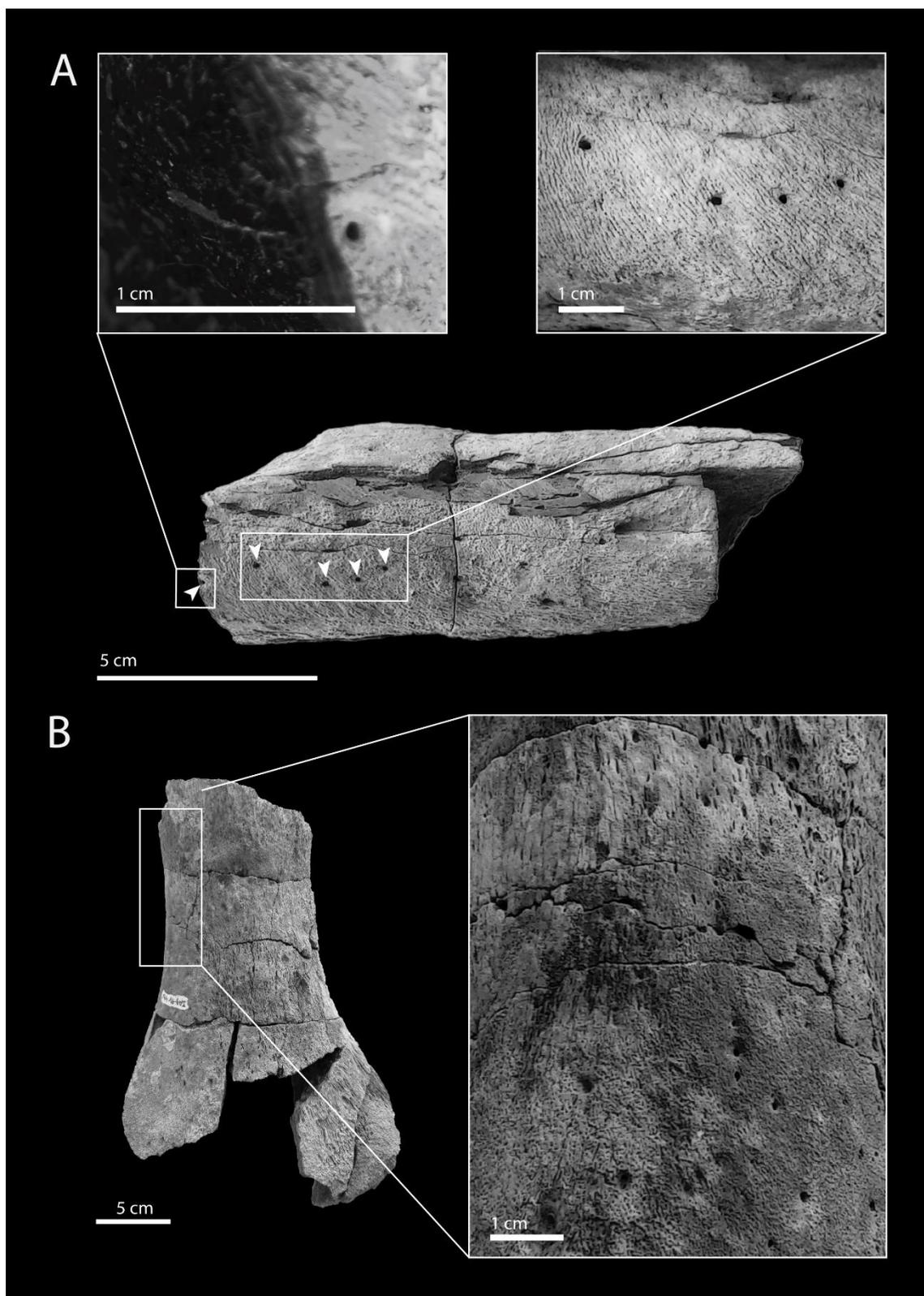
## Morfotipo 1

Fig. 7

**Material.** Trazas registradas en costilla (31), elemento de la cintura pélvica (78) y húmero (92).

**Descripción.** Perforaciones superficiales numerosas, relativamente cercanas, cuyos orificios son circulares a subcirculares, con un diámetro entre 0,1 mm a 1,3 mm (Fig. 7 A-B). En sección transversal uno de los orificios se continúa con un canal de 6,7 mm de longitud con un diámetro interno de 0,5 mm (Fig. 7A).

**Observaciones.** Se han observado perforaciones similares a las aquí descritas en estudios realizados por Cione *et al.* (2010) sobre la superficie de restos óseos de pingüinos del Mioceno en la Formación Gaiman, Chubut. Las mismas fueron descritas como orificios aislados, subcirculares de unos 0,5 mm de diámetro, que se continuaban como canales dentro del hueso, y fueron asignadas a *Entobia* Bronn, 1837. Sin embargo, se han registrado perforaciones circulares a ligeramente irregulares en la superficie de restos fósiles de una ballena del Oligoceno temprano de la Formación Pysht al noroeste de Washington cuyo diámetro oscila entre 0,1 a 0,45 mm (Kiel *et al.*, 2010) y en restos de dos pingüinos de la misma formación, cuyo diámetro varían entre 0,3 a 1,5 mm (Kiel *et al.*, 2011). En ambos casos las perforaciones conducen a una red de cavidades debajo de la superficie. Por lo que, ambas trazas fueron atribuidas a la actividad del poliqueto *Osedax* sp.. Karl (2016a, b) observó perforaciones similares y las asignó a *Osedacoides* Karl, Brauckmann y Groening, 2012. En los restos del plesiosaurio analizado, no se pueden observar las estructuras internas de las cavidades, por lo que fueron consideradas como morfotipo 1 hasta tanto pueda avanzarse en un estudio más detallado que revele la estructura interna de dichas cavidades.



**Figura 7-** Morfotipo 1. A, Vista general y en detalle de la ubicación y morfología de las perforaciones en una costilla (31). B, Vista general y en detalle de las perforaciones presentes en el húmero.

## Morfotipo 2

Fig. 8

**Material.** Trazas bioerosivas indeterminadas registradas en fragmento indeterminado (57), elemento de cintura pélvica (78) y húmero (92).

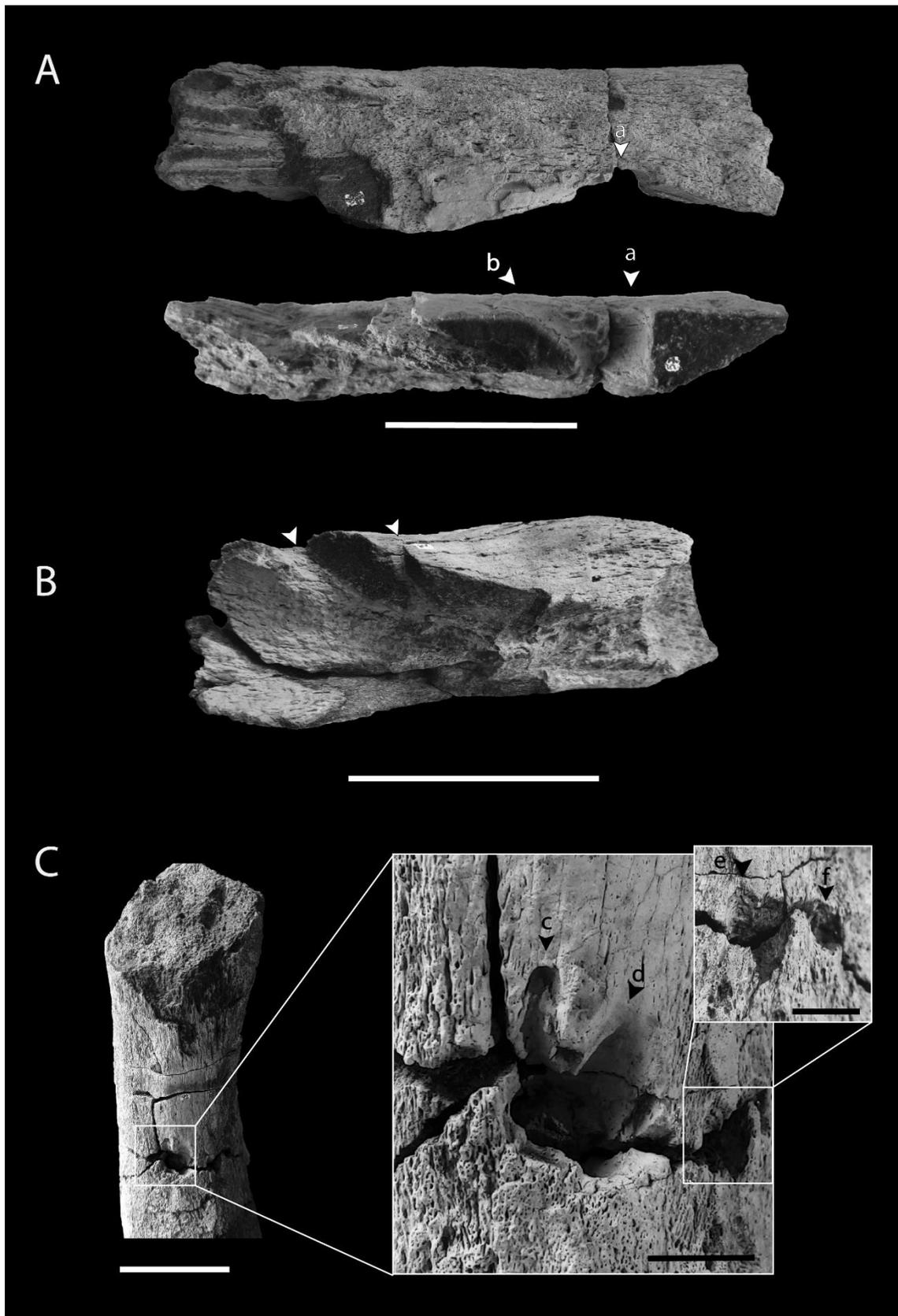
**Descripción.** En el hueso indeterminado (57) se observaron dos surcos. El primero se encuentra perpendicular a la superficie, tiene un ancho de 8 mm uniforme en toda su extensión y una longitud de 16,5 mm (Fig. 8A, a). El segundo se dispone de manera oblicua a la superficie cuyo ancho alcanza 7 mm. Uno de los bordes se encuentra erosionado (Fig. 8A, b).

En uno de los elementos de la cintura pélvica (78), se observaron 2 surcos, ambos se disponen oblicuamente a la superficie, con un ancho de 6 y 4 mm respectivamente (Fig. 8B).

En el húmero (92) se observan dos incisiones cercanas que entran al hueso en forma transversal, una de ellas de 4 mm de ancho y 14 mm profundidad (Fig. 8C, c). La otra muestra un ancho de 6 mm, hasta una profundidad de 13,6 mm (Fig. 8C, d), ambas incisiones hacia el interior del hueso se van juntando, volviéndose difusas y difícil de diferenciar, debido a la fragmentación y abrasión en el hueso. En otra zona del mismo hueso se observan dos incisiones en superficie, contiguas, de bordes irregulares e incompletos de 4 y 5 mm de diámetro aproximadamente (Fig. 8C, e-f) y poco profundas. Estas últimas, se encuentran atravesadas por líneas de fragmentación. Las cuatro incisiones observadas muestran la misma dirección y sentido de entrada en la superficie del hueso.

**Observaciones.** Han sido registradas distintas trazas producto de la actividad de depredadores y carroñeros en restos óseos de plesiosaurios y mosasaurios (Corra *et al.*, 2004; Einarson *et al.*, 2010). Pirrone *et al.*, (2014) resumen las trazas fósiles que pueden

registrarse en material óseo (e.g., *Linichnus* Jacobsen y Bromley, 2009, *Knetichnus* Jacobsen y Bromley, 2009, entre otros) aunque ninguna de ellas coincide con las observadas en este material analizado. El pobre estado de preservación de las trazas asociadas a los huesos fragmentados dificulta determinar con seguridad si estas trazas fueron producidas por depredadores y/o carroñeros y más aún asignarlas a un icnogénero en particular.



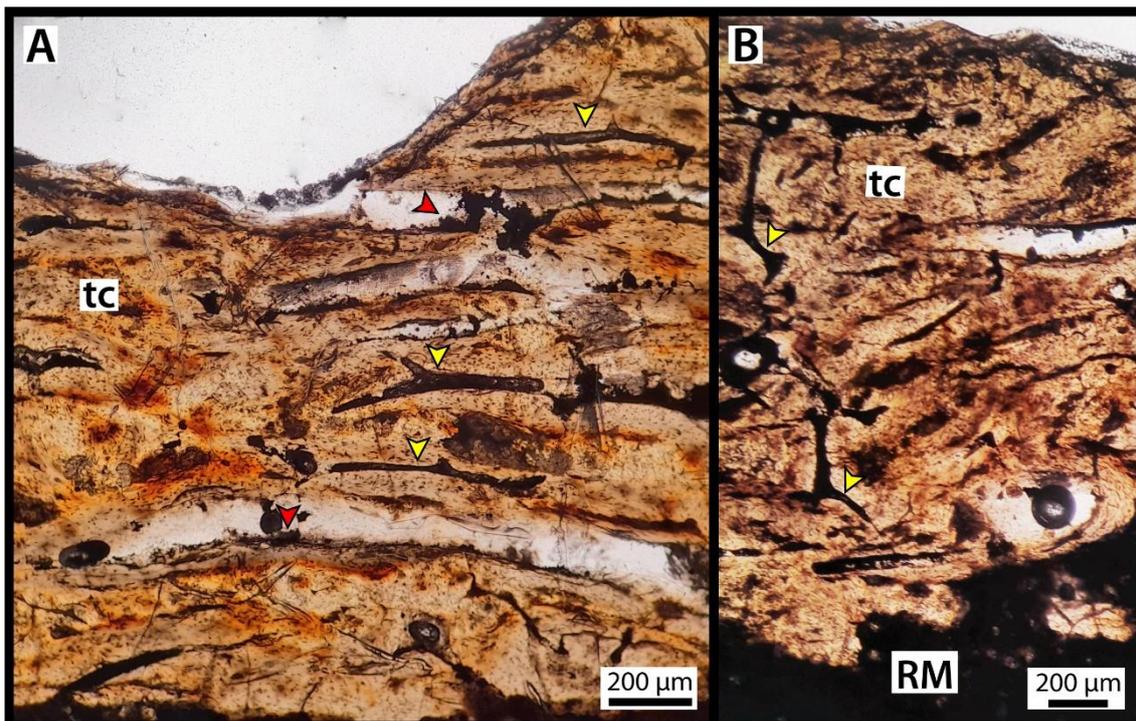
**Figura 8-** Morfotipo 2, trazas bioerosivas de origen indeterminado. A, Surcos (a y b) en un fragmento indeterminado (57). B, Elemento de la cintura pélvica donde se observan dos surcos. C, Cortes sobre la

superficie del húmero. En detalle se indican las dos incisiones más grandes (c y d) y las dos más pequeñas (e y f). Barra de escala blanca= 5 cm, y barra de escala negra= 1 cm (detalle).

### 3.3. Análisis microscópico

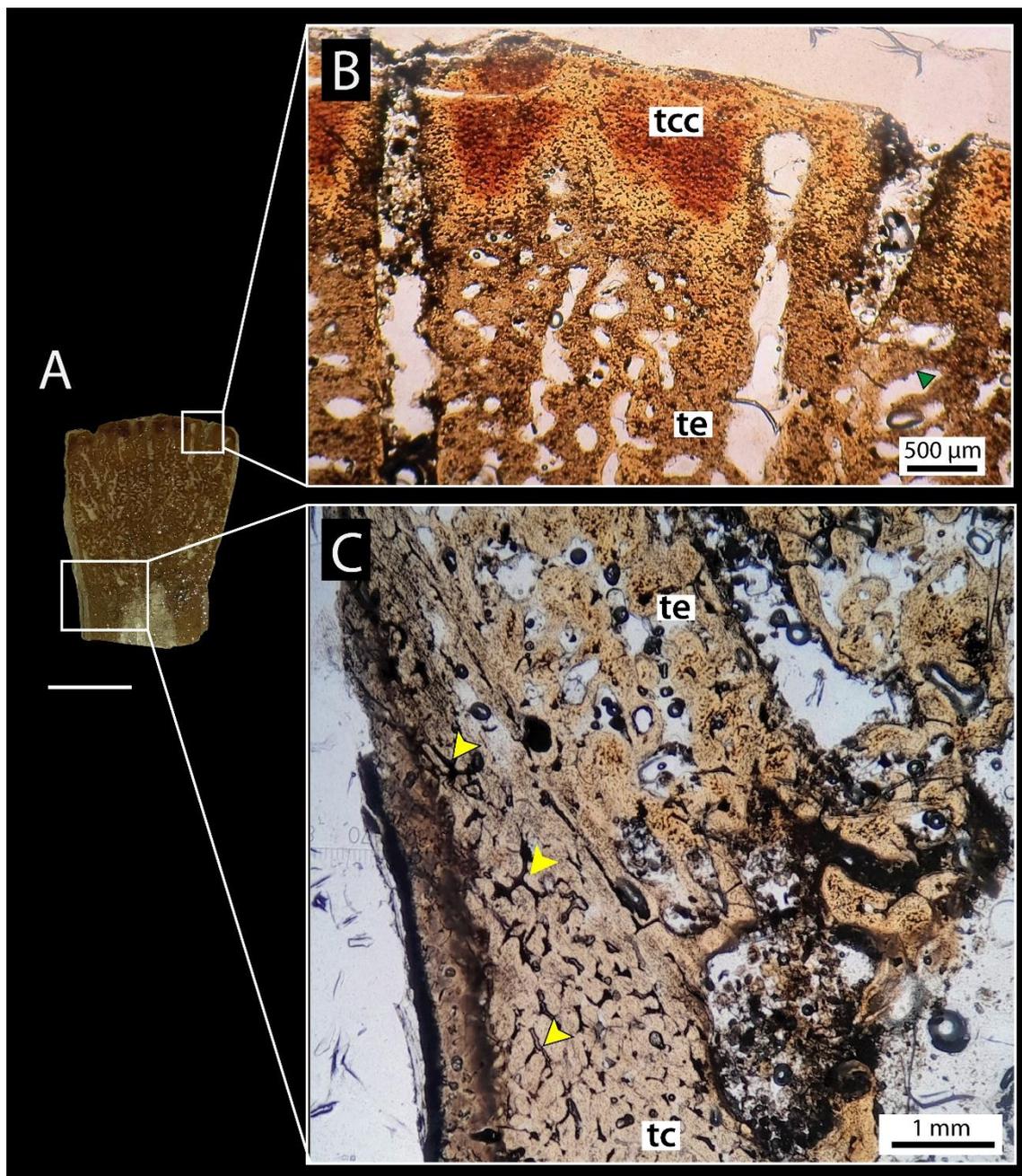
#### *Descripción histológica*

**Corte longitudinal del fragmento de costilla (34).** A nivel microanatómico se observa una región cortical formada por tejido compacto rodeando la cavidad medular. La región cortical está formada por tejido óseo compacto de tipo fibrolamelar, muy vascularizado, con canales vasculares primarios y secundarios (osteones). Los canales miden entre 30 a 40  $\mu\text{m}$  de ancho, algunos de ellos se bifurcan y muchos contienen un mineral opaco, pirita framboidal, en su interior (Fig. 9A). Algunos de los canales vasculares se encuentran modificados mostrando un ensanchamiento del diámetro que van de los 60  $\mu\text{m}$  a 100  $\mu\text{m}$ , estos se encuentran parcial o totalmente rellenos de pirita. Se observan cavidades de reabsorción conteniendo restos de pirita framboidal y en la región cortical se observan microperforaciones. La región medular está rellena por sedimento (Fig. 9B).



**Figura 9-** Corte histológico de una costilla (34). A, Región cortical compuesta por tejido compacto (tc) y canales vasculares. B, Región medular (RM) rellena de sedimento. Las flechas amarillas indican los canales vasculares, las rojas cavidades de reabsorción con piritas framboidales.

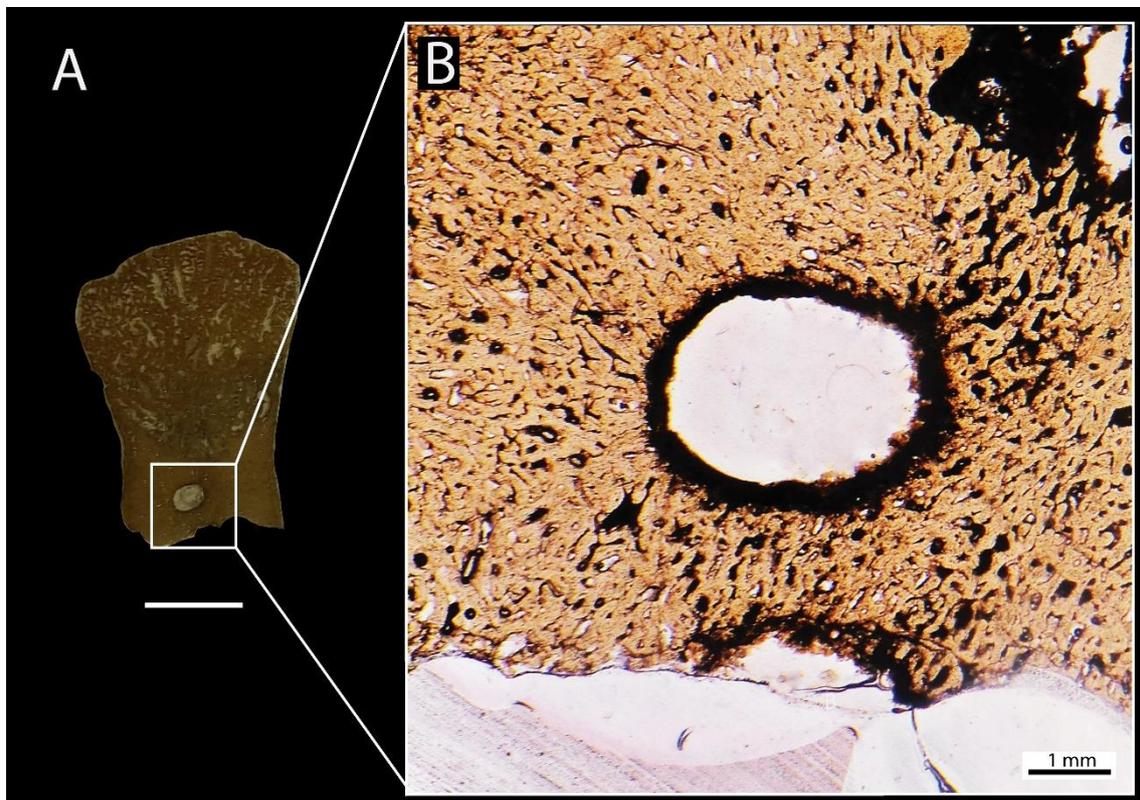
**Corte longitudinal de falange (70).** La sección longitudinal de la falange presenta la típica forma de reloj de arena (Fig. 10A). Se observa un tejido cartilaginoso calcificado en la región cortical más externa de la epífisis y tejido esponjoso de tipo *woven* en la región cortical más interna (Fig. 10B). En la zona de la diáfisis se observan dos conos de tejido óseo compacto. El tejido óseo de los conos es de tipo fibrolamelar. Toda la sección se encuentra bien vascularizada con canales vasculares simples, osteones primarios y secundarios. Los canales vasculares, se bifurcan y no presentan una orientación preferencial. Miden aproximadamente entre 30 a 50  $\mu\text{m}$  de ancho y muestran un relleno de piritas framboidales (Fig. 10C).



**Figura 10-** Falange (70). A, Corte histológico longitudinal. B, Epífisis, tejido cartilaginoso calcificado (tcc) en la región cortical más externa y tejido esponjoso (te) de tipo *woven* en la región cortical más interna. C, Zona de la diáfisis, se observan el tejido óseo compacto (tc) vascularizado. Las flechas indican los canales vasculares. Barra= 1cm.

**Corte longitudinal de falange (75).** Al igual que en la muestra anterior, la sección longitudinal de la falange presenta la típica forma de reloj de arena (Fig. 11A). Se observa un tejido cartilaginoso calcificado en la región cortical más externa de la

epífisis y tejido esponjoso de tipo *woven* en la región cortical más interna. En la zona de la diáfisis se observan dos conos de tejido óseo compacto. El tejido óseo de los conos es de tipo fibrolamelar. Toda la sección se encuentra bien vascularizada con canales vasculares simples, osteones primarios y secundarios. Los canales vasculares tienen un diámetro de 40 a 110  $\mu\text{m}$ , estos son irregulares, bifurcados, sin una orientación preferencial y rellenos de piritas framboidales. En la región anterior de la diáfisis se observa una macroperforación de 2,3 mm de diámetro, la cual es asignada a *Trypanites* isp. (Fig. 11B).



**Figura 11-** Falange (75). A, Corte histológico longitudinal. B, Diáfisis, con tejido óseo de tipo fibrolamelar bien vascularizado, con *Trypanites*. Barra= 1cm.

#### *Descripción de microperforaciones*

Morfotipo 3

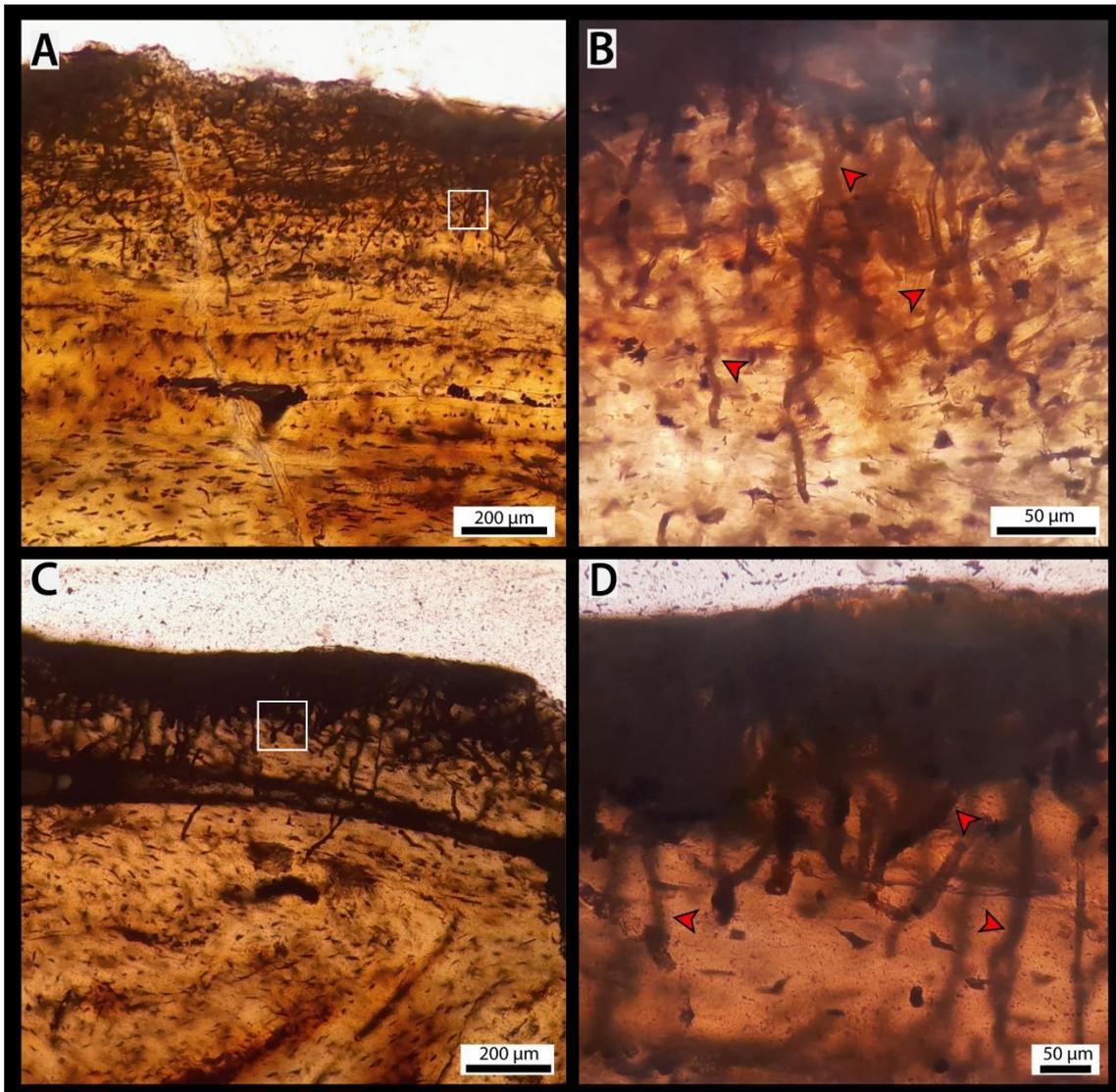
Fig. 12 y 13

**Material.** Microbioerosión registrada en costilla (34) y falanges (70 y 75).

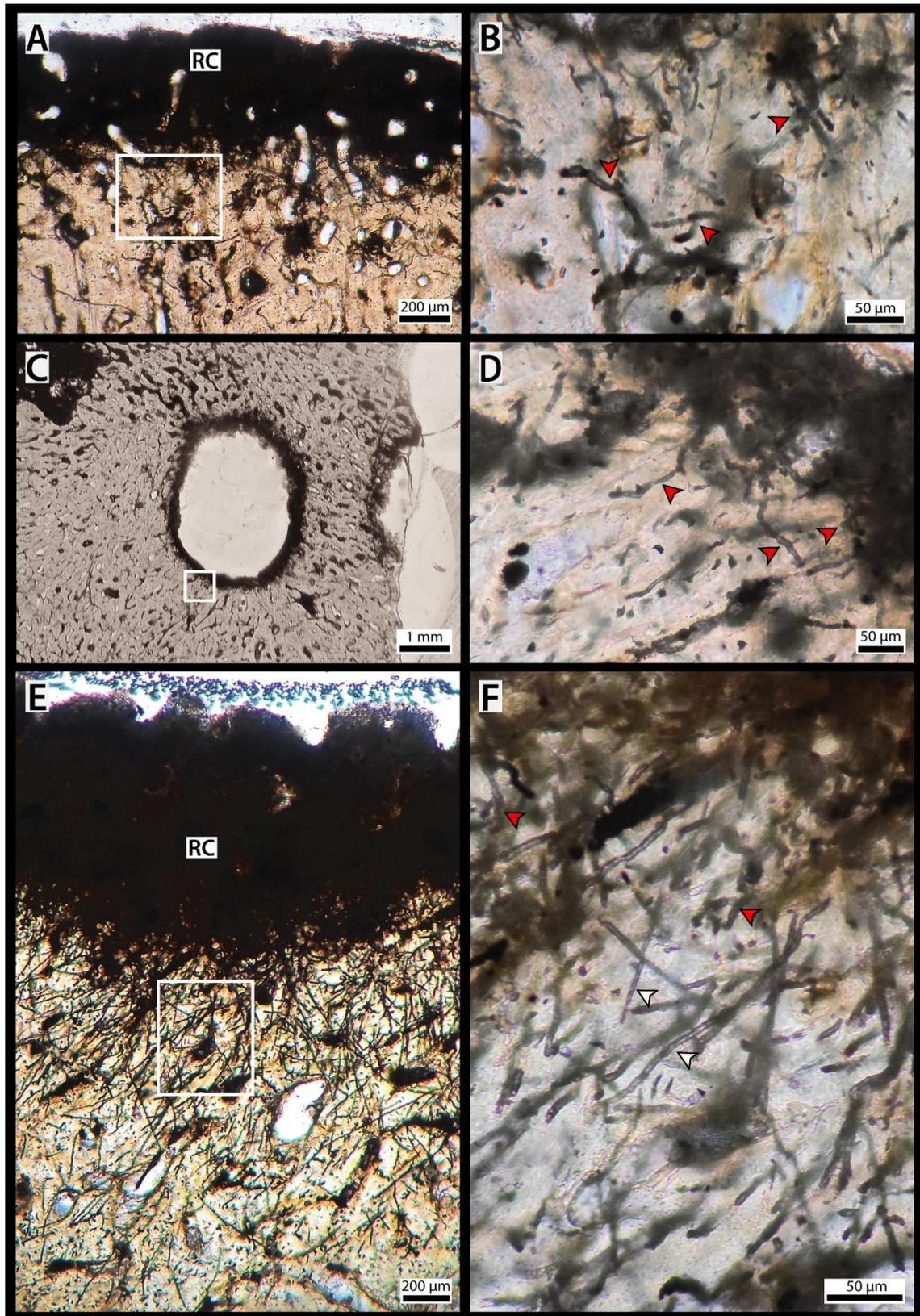
**Descripción.** Túneles mayormente rectos y algunos ligeramente curvados, con un diámetro entre 5 a 7,5  $\mu\text{m}$ . Algunos de estos túneles presentan ramificaciones cortas (Fig. 12 y Fig. 13A-C) y otros no (Fig. 13D y E).

**Observaciones.** En la costilla, las microperforaciones sólo se observan en una de las superficies (Fig. 12A-C), mientras que, en las falanges se encuentran densamente en el tejido compacto de la región cortical. Los túneles de mayor diámetro se observan en la diáfisis de la falange 75 (Fig. 13A y B) y alrededor de una traza de *Trypanites* isp. (Fig. 13C y D), mientras que los de menor diámetro, están en uno de los extremos de la diáfisis de la falange (75) (Fig. 13E y F). La falange 70 presenta túneles solo en la zona cortical y menos desarrollados que los observados en la falange 75.

Truman y Martill (2002) describieron distintos tipos de túneles microscópicos denominándolos túneles de Wedl, que pueden ser de dos tipos. Los de tipo 1 son relativamente simples, ramificados, con diámetros de 10 a 15  $\mu\text{m}$  y los de tipo 2 son relativamente más finos que los de tipo 1, generalmente de 5  $\mu\text{m}$  de diámetro. Por su parte, también han sido descritas microperforaciones similares por Danise (2010) como túneles de Wedl en restos de ballenas, ligeramente curvados no bifurcados, cuyo diámetro medio es de 6,6  $\mu\text{m}$  y una longitud máxima media de 103  $\mu\text{m}$ . Las microperforaciones aquí observadas muestran diámetro y morfología similar a las descritas por Danise (2010). Cabe aclarar que los autores antes mencionados (*i.e.*, Truman y Martill, 2002; Danise, 2010) hacen descripciones en base a la morfología de los túneles que generan los microorganismos sin hacer una clasificación icnotaxonómica.



**Figura 12-** Morfotipo 3 observado en la costilla. A, Microperforaciones en la zona media de la costilla. B, Detalle de las microperforaciones. C, Microperforaciones en el extremo de la costilla. D, Detalle de las microperforaciones. Presentan un diámetro mayor a las ubicadas en el centro de la costilla. Las flechas amarillas indican las microperforaciones.



**Figura 13-** Morfotipo 3. A, Zona de la diáfisis de la falange (75), en la región cortical (RC) se observa las microperforaciones. B, Vista en detalle de las microperforaciones con ramificaciones cortas. C, Macroperforación (*Trypanites* isp.) rodeada por las microperforaciones ramificadas. D, las microperforaciones no ramificadas se encuentran concentradas en el borde de *Trypanites*. E, Zona cortical

de la diáfisis mostrando microperforaciones ramificadas en la región cortical externa y las no ramificadas en la región cortical interna. F, Detalle de las microperforaciones no ramificadas en la región cortical interna. Las flechas rojas indican las microperforaciones ramificadas y las blancas las no ramificadas.

En la Tabla 1 se indican todas las estructuras bioerosivas macroscópicas y microscópicas registradas en el material, con sus medidas y se indica en qué elementos óseos se observaron.

Por último, si bien no hay registros abundantes de trazas en el material estudiado, solo en una de las falanges (75) pudo establecerse el orden de colonización del sustrato. Primero se generó la macroperforación *Trypanites* isp. y luego se estableció la colonización de microorganismos dispuestos alrededor de dicha traza.

**Tabla 1-** Registro de estructuras bioerosivas identificadas en el material estudiado.

Estructuras bioerosivas identificadas	Medidas (mm)			Hueso en el que se encuentran las perforaciones	Número de identificación del elemento óseo
	Diámetro	Largo	Ancho		
<b>Macroperforaciones</b>					
<i>Trypanites</i> isp.	0,6-0,7			Costilla	14
			3	Costilla	24
	0,8			Costilla	34
	0,4-1,4			Costilla	45
	2,3			Fémur	54
	0,3-0,9			Falange	71
	0,3- 0,5		0,6-1	Falange	76
			2,7	Hueso plano	60
	0,9 - 1,1			Falange	70
	0,4-0,6			Falange	73
	0,3-0,4			Falange	74
	2,3			Falange	75
	3			Hueso plano	79
	0,4-0,8			Hueso plano	81
Morfotipo 1	0,6	6,7	0,5	Costilla	31
	0,2 – 0,4			Elemento de la cintura pélvica	78
	0,4-1			Húmero	92
Morfotipo 2		16,5	8	Elemento indeterminado	57
		16,5	7	Elemento indeterminado	57
			4-6	Elemento de la cintura pélvica	78
			4-6	Húmero	92
<b>Microperforaciones</b>					
Morfotipo 3	0,005			Costilla	45
	0,005-0,0075			Falange	75

## CAPÍTULO 4- DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En ambientes marinos, sin bien existen una gran variedad de sustratos firmes y consolidados, los cadáveres de vertebrados constituyen una buena oportunidad para el establecimiento de comunidades de organismos bentónicos que dependen de su existencia para desarrollarse (Kidwell y Jablonski, 1983; Taylor y Wilson, 2003). Estas comunidades, poseen mayores chances de preservarse, ya sea como fósiles corpóreos (*e.g.*, Kaim *et al.*, 2008; Dominici *et al.*, 2009) o trazas fósiles (*e.g.*, Muñiz *et al.*, 2010; Cione *et al.*, 2010) permitiendo su reconstrucción en el pasado.

De los 113 huesos analizados, sólo en 18 de ellos se observaron macroperforaciones (*i.e.*, el 16 % del material óseo presentó estructuras bioerosivas macroscópicas). Entre ellas se distinguieron 3 estructuras bioerosivas diferentes, una de ellas fue asignada al icnogénero *Trypanites*. Esta traza es clasificada etológicamente como *Domichnia* y agrupa trazas de habitación. Los organismos clasificados dentro de este grupo etológico utilizan el sustrato con fines de protección, viviendo alojados en las cavidades que ellos mismos generan (Bromley y D'Alessandro, 1984; Pemberton *et al.*, 2001). *Trypanites* es un icnogénero cuyos productores pueden perforar el sustrato por medios químicos o mecánicos, dependiendo del organismo (Bromley, 1992). Esta traza puede ser producida por poliquetos, forónidos, cirripedios, crustáceos y equinoideos (Voigt, 1970; Pickerill *et al.*, 1984; Pemberton *et al.*, 1988) y es conocida desde el Cámbrico hasta la actualidad (Pemberton *et al.*, 1988; Taylor y Wilson, 2003).

Las perforaciones aquí descritas como morfotipo 1 observadas en la superficie de los huesos son controvertidas. Tanto *Entobia* isp. (realizada por esponjas endolíticas de la familia Clionidae) (Wilson, 2007), como *Osedacoides* isp. (originadas por poliquetos del género *Osedax* sp.) presentan varias perforaciones de aperturas cilíndricas (Bromley y D'Alessandro, 1984; Kiel *et al.*, 2010) con diámetro similares a

los observados en el material de estudio. Además, ambas trazas generan galerías o cámaras en el interior de los huesos. En el caso de *Osedacoides* isp. el productor origina cámaras que aumentan la porosidad de la periferia de los huesos contribuyendo al deterioro de los restos óseos (Smith *et al.*, 2015; Dominici *et al.*, 2020). En tanto, las esponjas generan conjuntos de pequeños túneles y cámaras en el sustrato, siempre manteniendo múltiples conexiones con el exterior logrando flujos de agua que permiten su alimentación (Wilson, 2007). Si bien en un corte transversal de un fragmento de costilla se observó que una de las perforaciones continúa desde la superficie al interior del hueso en forma de túnel, esto no es evidencia suficiente para asignar la traza a *Entobia*. Al no poder determinar en detalle el tipo de galerías internas y no contar con mayor número de trazas (se requieren cortes futuros del material en dicha zona), las trazas registradas con estas características se denominaron como morfotipo 1.

Las trazas bioerosivas indeterminadas (morfotipo 2) observadas en el material, si bien son varias y diferentes, todas coinciden en cavidades tipo surcos. El que fue registrado en el hueso indeterminado (57) y los de la cintura pélvica (78) son muy similares, pudiendo tratarse de la misma traza. En tanto, los surcos presentes en el húmero, aunque se observaron dos tipos distintos (dos más superficiales y dos más profundas), se encuentran relativamente cerca, con una misma dirección y sentido. Podrían interpretarse que fueron hechas al mismo tiempo y por algún carroñero o depredador. Las marcas que generan distintos organismos carroñeros (*e.g.*, tiburones, mosasaurios, peces, cocodrilos, etc.) son muy diversas, por lo que identificar al productor es difícil. Sin embargo, muchas veces además de quedar registrada la actividad de carroñeros se encuentran asociados dientes (Forrest, 2003; Corral *et al.*, 2004; Everhart, 2005; Einarson *et al.*, 2010; Danise *et al.*, 2014), con lo que las evidencias son más fuertes para identificar los productores. Al no encontrarse dientes asociados al material y no identificar características propias de algún icnogénero

asignado a la actividad carroñera, las trazas observadas en el material se agruparon como indeterminadas.

Respecto al registro de las microperforaciones, estas suelen ser abundantes en cadáveres fósiles de vertebrados marinos. En varios trabajos (*e.g.*, Amano y Little, 2005; Kiel, 2008; Kaim *et al.*, 2008; Shapiro y Spangler, 2009; Danise, 2010; Danise *et al.*, 2012), se sugirió que éstas fueron originadas por bacterias, algas u hongos. Danise (2010), describió microperforaciones en un cadáver de ballena fósil cuyos orificios tenían un diámetro medio de 6,6  $\mu\text{m}$  y una longitud máxima de 103  $\mu\text{m}$ , sin una orientación preferencial y con una progresión desde la superficie hacia la parte interna del hueso, en ocasiones rellenos de pirita framboidal. El patrón de los túneles fue descrito como túneles de Wedl y atribuidos a la actividad de hongos o cianobacterias, que indicarían un periodo de exposición de los huesos en el fondo marino antes del entierro final. Por su parte, Danise *et al.* (2012) describieron dos tipos microperforaciones en un cadáver de ballena fósil, una de ellas se registró en las paredes internas de los huesos esponjosos y fue descrita como microtúneles sugiriendo que fueron originados por bacterias. El otro tipo solo se encontró en la parte externa del hueso y se describieron como túneles de Wedl, los cuales se asociaron a la actividad de hongos. Por lo tanto, la identificación del tipo de organismo que producen microperforaciones está basada en el tipo de tunelización que generan. Tanto los hongos como las cianobacterias disuelven la matriz ósea dando como resultado túneles ramificados, mientras que las bacterias crean destrucciones focales microscópicas con una morfología compleja, reorganizando el mineral en lugar de eliminarlo. A diferencia de las bacterias, los hongos muestran una distribución aleatoria (Jans, 2008).

En base al tipo de túneles descritos por Trueman y Martill (2002) y Jans (2008), las microperforaciones aquí clasificadas como morfotipo 3 tienen un diámetro que coinciden con el túnel de Wedl tipo 2, y al igual que las microperforaciones

descriptas por Danise (2010) se encuentran densamente en el tejido compacto cortical. A este tipo de túneles, Jans (2008) los asocia con la actividad de cianobacterias y hongos. Las alteraciones que generan ambos organismos se producen cuando el entorno es favorable (hay oxígeno y el hueso todavía tiene suficiente valor nutritivo) (Jans, 2008). Las cianobacterias, a diferencia de los hongos, dependen de la luz para su metabolismo, sus túneles solo se encuentran en las superficies expuestas del hueso y hasta donde la luz aún puede llegar (Davis, 1997). El autor observó en una instalación experimental, que un rápido entierro previene la bioerosión por cianobacterias. Por lo tanto, las microperforaciones identificadas en los cortes histológicos se las asocia a organismos endolíticos y en base al tipo de túneles observados (túneles de Weld), habrían sido producidas por cianobacterias y/u hongos. La presencia de estas microperforaciones indicaría que los restos óseos estuvieron expuestos en el lecho marino un tiempo prolongado para que se establecieran estos microorganismos.

En cuanto a la presencia de pirita framboidal, dentro de los espacios porosos del hueso y recubriendo las paredes de las microperforaciones y de los canales vasculares, distintos autores indicaron que esto es evidencia de la reducción del sulfato (Berner, 1970) y que se produce debido a la descomposición microbiana anaeróbica de los compuestos orgánicos óseos (lípidos) (Allison *et al.*, 1991; Amano y Little, 2005; Kiel, 2008; Danise *et al.*, 2012; Danise *et al.*, 2014; Talevi y Brezina, 2018). Talevi y Brezina (2019) describieron microcanales iguales a los observados en los tres cortes histológicos; las autoras propusieron que estos canales modificados son producto de la colonización microbiana y que la presencia de pirita en ellos puede estar relacionada con las primeras etapas del deterioro óseo bacteriano. La presencia de canales vasculares modificados y de pirita tanto en las microperforaciones como en los canales vasculares es evidencia de la presencia de bacterias que degradan los huesos y se pueden asociar a la tercera etapa de la sucesión ecológica (etapa sulfofílica).

#### **4.1. Inferencias tafonómicas y paleoecológicas**

Respecto a las inferencias tafonómicas, los restos óseos del plesiosaurio tienen una buena a moderada preservación, lo que indicaría que estuvieron poco tiempo expuestos, aunque el suficiente, para la colonización de esclerobiontes antes del enterramiento final. La baja abrasión en los huesos y las aristas angulosas de los mismos permite inferir que no sufrieron transporte o que este fue muy leve. Sin embargo, hay un alto contenido de elementos rotos que puede deberse a dos factores. El primero es la presión litostática que se genera cuando los huesos están enterrados (Fernández-López y Fernández-Jalvo, 2002) y la segunda (y tal vez la principal) puede deberse al lugar de donde provienen. La Antártida presenta un ambiente donde los cambios anuales de temperatura provocan congelamiento y descongelamiento constantemente. Por lo que, el suelo es sometido a múltiples ciclos de estos, durante los cuales se modifican notablemente sus propiedades mecánicas (de Galisteo Marín y Frutos Baraja, 2012; Yermolin, 2015). El proceso que produce estas modificaciones se conoce como crioclastismo y se genera por la presión que ejerce el agua contenida en los poros del sustrato al aumentar su volumen al congelarse. Los fragmentos generalmente tienen bordes afilados y pueden permanecer en su lugar. El crioclastismo puede actuar en una escala de tiempo bastante extensa, que va desde minutos hasta años (Gutiérrez Elorza, 2008). Este mismo proceso pudo haber afectado a los restos óseos del plesiosaurio, que al igual que el sustrato, contendría agua en sus poros y al congelarse produciría su fractura.

Por otro lado, en relación a las inferencias paleoecológicas, cabe destacar que las asociaciones de faunas bentónicas que se registran en restos de vertebrados varían en diversidad de especies y estructura de las comunidades, lo que puede reflejar distintas etapas de descomposición en el lecho marino (Bennett et al., 1994; Smith y Baco, 2003;

Smith, 2006), aunque dichas etapas pueden ser difíciles de distinguir en algunos cadáveres (Lundsten *et al.*, 2010) ya sea en restos actuales como en fósiles. No obstante, varios trabajos han descrito algunas de ellas (Amano y Little, 2005; Kaim *et al.*, 2008; Kiel, 2008; Shapiro y Spangler, 2009; Danise *et al.*, 2014; Maxwell *et al.*, 2022).

En cuanto a las etapas de sucesiones paleoecológicas en los elementos estudiados se proponen distintas hipótesis. Dado que la etapa de “carroñero móvil” en el registro fósil queda preservada por marcas de mordeduras o presencia de dientes, las trazas observadas como de origen indeterminado (morfotipo 2) podrían ser evidencia de esta etapa. No obstante, estudios de mayor detalle son necesarios para determinarla con mayor seguridad ya que las características no se corresponden con las descritas hasta el momento.

La presencia de pirita está relacionada con la degradación bacteriana, la cual suele asociarse a la “etapa sulfofilica”. Esta etapa estaría representada por los canales vasculares modificados y rellenos de pirita, y no tanto por la sola presencia del mineral, ya que este puede depositarse en distintos momentos.

La etapa de “arrecife” estaría representada en el material estudiado por *Trypanites* isp. Uno de los cortes histológicos realizados fue sobre esta traza y se registraron microperforaciones rodeándola (Fig. 13C). Se interpretó que las microperforaciones fueron realizadas posteriormente a la de *Trypanites* isp., esto podría indicar que dicha etapa empezó antes que los restos óseos perdieran completamente todos los nutrientes y que estuvo suficiente tiempo de exposición, con condiciones de baja energía y tasa de sedimentación, para permitir la colonización de los organismos endolíticos.

En cuanto al morfotipo 1, no fue posible determinar cuál de las 4 etapas de la sucesión ecológica representa dado que se requieren estudios de mayor detalle, realizando moldes de silicona o estudios mediante micro CT para revelar la estructura

interna. Sin embargo, se puede analizar sus posibles implicancias. En caso de asignarse a *Osedacoides* isp., su registro implicaría que al momento de generarse la traza el material se encontraba todavía en los primeros estadios de la pérdida de la materia orgánica y que dicha traza habría sido generada por el poliqueto del género *Osedax*, correspondiendo de esta manera a la etapa de enriquecimiento de oportunistas. En cambio, si la traza fuera asignada a *Entobia* isp. implicaría que las esponjas se habrían establecido cuando hubo una tasa de sedimentación lenta, ya que éstas muestran una preferencia por agua libres de sedimentos en suspensión (Bromley, 1992). Estos organismos se habrían establecido en el sustrato una vez que el mismo estuviera desprovisto de nutrientes, para utilizarlo para su asentamiento, representado así la “etapa 4 o de arrecife”, es decir donde los restos óseos forman un hábitat de sustrato duro para suspensívoros. No obstante, las etapas de enriquecimiento oportunista, sulfofílica y de arrecife se superponen (Smith *et al.*, 2002; Goffredi *et al.*, 2004; Braby *et al.*, 2007).

## 4.2. Conclusiones

- Los restos óseos del plesiosaurio tienen una buena a moderada preservación indicando poco tiempo de exposición antes del enterramiento final, aunque el suficiente para el desarrollo de comunidades dependientes de este tipo de sustratos; sufrieron transporte muy leve o nulo. El gran número de elementos rotos puede deberse a la presión litostática o crioclastismo.
- El 16 % del material analizado (18 elementos óseos de los 113) muestran macroperforaciones, algunas de ellas pudieron asignarse a *Trypanites* isp., otras fueron caracterizadas como morfotipo 1 (*Entobia* isp. u

*Osedacoides* isp.?) y morfotipo 2 (trazas indeterminadas), que, aunque carecen de evidencias suficientes para clasificarlas, podrían haber sido originadas por carroñeros. Respecto a las microperforaciones, se caracterizaron bajo el morfotipo 3 aquellos túneles microscópicos ramificados o no, con presencia de pirita framboidal en su interior, que pudieron haber sido originados por cianobacterias y/u hongos.

- Los restos óseos del plesiosaurio estudiado muestran trazas bioerosivas que permitieron interpretar de manera preliminar posibles etapas sucesionales ecológicas registradas junto a aspectos tafonómicos y paleoecológicos. Las microperforaciones, los canales vasculares modificados y rellenos de pirita estarían relacionados con las primeras etapas del deterioro óseo bacteriano o “etapa sulfofílica” y las trazas asignadas a *Trypanites* isp. corresponderían a la etapa de arrecife.
- La presencia de las perforaciones tanto macroscópicas como microscópicas permite interpretar que el material analizado estuvo expuesto poco tiempo aunque suficiente, con condiciones de energía y tasa de sedimentación bajas, para permitir la colonización de organismos endolíticos.

## **REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

Amano, K. y Little, C. T. S. 2005. Miocene whale-fall community from Hokkaido, Northern Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 215(3-4): 345-356.

Amon, D. J., Glover, A. G., Wiklund, H., Marsh, L., Linse, K., Rogers, A. D. y Copley, J. T. 2013. The discovery of a natural whale fall in the Antarctic deep sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 92: 87-96.

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

Allison, P. A., Smith, C. R., Kukert, H., Deming, J. W. y Bennett, B. A. 1991. Deep-water taphonomy of vertebrate carcasses: a whale skeleton in the bathyal Santa Catalina Basin. *Paleobiology*, 17(1): 78-89.

Bardet, N., Godefroit, P. y Sciau, J. 1999. A new elasmosaurid plesiosaur from the Lower Jurassic of southern France. *Palaeontology*, 42(5): 927-952.

Bennett, B. A., Smith, C. R., Glaser, B. y Maybaum, H. L. 1994. Faunal community structure of a chemoautotrophic assemblage on whale bones in the deep northeast Pacific Ocean. *Marine Ecology-Progress Series*, 108: 205-205.

Bernard, F. R. 1978. New bivalve molluscs, subclass Pteriomorpha, from the northeastern Pacific. *Venus (Japanese Journal of Malacology)*, 37(2): 61-75.

Berner, R. A. 1970. Sedimentary pyrite formation. *American journal of science*, 268(1): 1-23.

Bigelow, H. B. y W. C. Schroeder. 1944. New sharks from the western North Atlantic. *Proceedings of the New England Zoological Club*, 23: 21-36, pls. 7-10.

Blainville, H. D. de. 1835. Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédée de l'analyse d'un système général d'herpetologie et d'amphibiologie. Nouvelles Archives du Museum d'Histoire Naturelle. Paris 4: 233-296.

Boessenecker, R. W., Perry, F. A. y Schmitt, J. G. 2014. Comparative taphonomy, taphofacies, and bonebeds of the Mio-Pliocene Purisima Formation, Central California: strong physical control on marine vertebrate preservation in shallow marine settings. PloS One, 9(3): e91419.

Bowman, V. C., Francis J. E., Askin R. A., Riding J. B. y Swindles G. T. 2014. Latest Cretaceous-earliest Paleogene vegetation and climate change at the high southern latitudes: Palynological evidence from Seymour Island, Antarctic Peninsula. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 408: 26-47.

Braby, C. E., Rouse, G. W., Johnson, S. B., Jones, W. J. y Vrijenhoek, R. C. 2007. Bathymetric and temporal variation among *Osedax* boneworms and associated megafauna on whale-falls in Monterey Bay, California. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 54(10): 1773-1791.

Britton, J. C. y Morton, B. 1994. Marine carrion and scavengers. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review 32: 369-434.

Bromley, R. G. 1975. Comparative analysis of fossil and recent echinoid bioerosion. Palaeontology, 18: 725-739.

Bromley, R. G. 1992. Bioerosion: eating rocks for Fun and Profit. Short Courses in paleontology, 5: 121-129.

Bromley, R. G. 1994. The palaeoecology of bioerosion. The palaeobiology of trace fossils, 134-154.

Bromley, R.G. y D'Alessandro, A. 1984. The ichnogenus *Entobia* from the Miocene, Pliocene and Pleistocene of southern Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 90(2): 227-296.

Bromley, R.G. y D'Alessandro, A. 1987. Bioerosion of the Plio-Pleistocene transgression of southern Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 93: 379-442.

Bronn, H. G. 1837. *Lethaea geognostica oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgsformationen bezeichneten Versteinerungen* 1, (Atlas) 1-672; 2, (Text) 673-1350. E. Schweizerbart, Stuttgart.

Chinsamy, A. y Raath, M. A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontographia Africana*, 29: 39-44.

Chrzastek, A. y Pluta, K. 2017. Trace fossils from the Baltoscandian erratic boulders in SW Poland. In *Annales Societatis Geologorum Poloniae* (Vol. 87, No. 3, pp. 229-257).

Cione, A. L., Hospitaleche, C. A., Pérez, L. M., Laza, J. H. y César, I. 2010. Trace fossils on penguin bones from the Miocene of Chubut, southern Argentina. *Alcheringa*, 34(4): 433-454.

Cope, E. D. 1869. Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. *Transaction of the American Philosophical Society* (new series) 14: 1-252.

Corral, J. C., Pereda Suberbiola, X. y Bardet, N. 2004. Marcas de ataque atribuidas a un selacio en una vértebra de mosasaurio del Cretácico Superior de Álava (Región Vasco-Cantábrica). *Revista Española de Paleontología*, 19 (1): 23-32.

Crame, J. A., Francis, J. E., Cantrill, D. J. y Pirrie, D. 2004. Maastrichtian stratigraphy of Antarctica. *Cretaceous Research*, 25, 411-423.

Dall, W. H. 1891. On some new or interesting West American shells obtained from the dredging of the US Fish Commission 'Albatross' in 1888. Proceedings of the United States National Museum, 14: 171-191

Dall, W. H. 1896. Diagnoses of new species of mollusks from the west coast of America. Proceedings of the United States National Museum.

Danise, S. 2010. Modern and fossil shallow water whale fall communities. University of Florence (PhD Thesis, 178 pp.).

Danise, S., Cavalazzi, B., Dominici, S., Westall, F., Monechi, S. y Guioli, S. 2012. Evidence of microbial activity from a shallow water whale fall (Voghera, northern Italy). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 317: 13-26.

Danise, S., Twitchett, R. J. y Matts, K. 2014. Ecological succession of a Jurassic shallow-water ichthyosaur fall. Nature communications, 5(1): 1-8.

Danise, S. y Higgs, N. D. 2015. Bone-eating *Osedax* worms lived on Mesozoic marine reptile deadfalls. Biology letters, 11(4), 20150072.

Davis, P. G. 1997. The bioerosion of bird bones. International Journal of Osteoarchaeology, 7(4): 388-401.

Defrance, M. 1827. Serpule. En: F. G. Levrault (Eds.), Dictionnaire des Sciences Naturelles. Le Normant, Strasbourg, Paris. 48: 549-572

de Galisteo Marín, J. P. O., y de Frutos Baraja, A. M. 2012. Climatología Antártica: comprendiendo los efectos a escala global. Encuentros en la Biología, 5(140): 45-46.

Dominici, S., Cioppi, E., Danise, S., Betocchi, U., Gallai, G., Tangocci, F., Valleri, G. y Monechi, S. 2009. Mediterranean fossil whale falls and the adaptation of mollusks to extreme habitats. Geology, 37(9): 815-818.

Dominici, S., Danise, S., Cau, S., y Freschi, A. 2020. The awkward record of fossil whales. Earth-Science Reviews, 205, 103057.

Douvillé J. H. F. 1904. Paléontologie, mollusques fossils. En: J. D. Morgan (Ed.), Mission Scientifique en Perse 3. Études géologiques. Partie 4. Ernest Leroux, Paris, p 191–380.

Ehrenberg, K. 1944. Ergänzende Bemerkungen zu den seinerzeit aus dem Miozän von Burgschleinitz beschriebenen Gangkernen und Bauten dekapoder Krebse, Paläontologische Zeitschrift, 23(3): 354-359.

Einarsson, E., Lindgren, J., Kear, B. P. y Siverson, M. 2010. Mosasaur bite marks on a plesiosaur propodeal from the Campanian (Late Cretaceous) of southern Sweden, GFF, 132(2): 123-128.

Elliot, D. H., Kyte, F. T. y Zinsmeister, W. J. 1994. Iridium and dinocyst at the Cretaceous-Tertiary Boundary on Seymour Island, Antarctica: Implications for the K-T event. *Geology*, 22(8): 675-678.

Everhart, M. J. 2005. Bite marks on an elasmosaur (Sauropterygia; Plesiosauria) paddle from the Niobrara Chalk (Upper Cretaceous) as probable evidence of feeding by the lamniform shark, *Cretoxyrhina mantelli*. *PalArch, Vertebrate Paleontology*, 2(2): 14-24.

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

Fischer de Waldheim, G. 1835. Lettre à M. le Baron de Férussac sur quelques genres de coquilles du Muséum-Demidoff et en particulier sur quelques coquilles fossiles de la Crimée. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 8: 99-123.

Forrest, R. 2003. Evidence for scavenging by the marine crocodile *Metrriorhynchus* on the carcass of a plesiosaur. *Proceedings of the Geologists' Association*, 114: 363-366.

Glaub, I. N. G. R. I. D. 1999. Paleobathymetric reconstructions and fossil microborings. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 45: 143-146.

Goffredi, S. K., Paull, C. K., Fulton-Bennett, K., Hurtado, L. A., y Vrijenhoek, R. C. 2004. Unusual benthic fauna associated with a whale fall in Monterey Canyon, California. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51(10): 1295-1306.

Golubic, S., Friedmann, I. y Schneider, J. 1981. The lithobiontic ecological niche, with special reference to microorganisms. *Journal of Sedimentary Research*, 51(2).

Golubic, S., Radtke, G. y Le Campion-Alsumard, T. 2005. Endolithic fungi in marine ecosystems. *Trends in microbiology*, 13(5): 229-235.

Grassle, J. F. y Morse-Porteous, L. S. 1987. Macrofaunal colonization of disturbed deep-sea environments and the structure of deep-sea benthic communities. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 34(12): 1911-1950.

Gutiérrez Elorza, M. 2008. Tipos y procesos de meteorización. En: M. Martín-Romo (Ed), *Geomorfología*. Prentice Hall, Madrid, 127-174p.

Higgs, N. D., Little, C. T. y Glover, A. G. 2011. Bones as biofuel: a review of whale bone composition with implications for deep-sea biology and palaeoanthropology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1702): 9-17.

Higgs, N. D., Gates, A. R. y Jones, D. O. 2014. Fish food in the deep sea: revisiting the role of large food-falls. *PLoS ONE*, 9(5): e96016.

Hogler, J. A. 1994. Especulaciones sobre el papel de los reptiles marinos muertos en la paleoecología de aguas profundas del Mesozoico. *Palaios*, 9 (1): 42-47.

Höpner, S., y Bertling, M. 2017. Holes in bones: ichnotaxonomy of bone borings. *Ichnos*, 24(4): 259-282.

Jacobsen, A. R. y Bromley, R. G. 2009. New ichnotaxa based on tooth impressions on dinosaur and whale bones. *Geological Quarterly*, 53(4): 373-382.

Jagt, J. W., Deckers, M. J., De Leebeek, M., Donovan, S. K. y Nieuwenhuis, E. 2020. Episkeletozoans and bioerosional ichnotaxa on isolated bones of Late Cretaceous mosasaurs and cheloniid turtles from the Maastricht area, the Netherlands. *Geologos*, 26(1): 39-49.

Jans, M. M. E. 2008. Microbial bioerosion of bone—a review. En: Wisshak, M., Tapanila L. (Eds), *Current developments in bioerosion*. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 397-413.

Kaim, A., Kobayashi, Y., Echizenya, H., Jenkins, R. G. y Tanabe, K. 2008. Chemosynthesis-based associations on Cretaceous plesiosaurid carcasses. *Acta Palaeontologica Polonica*, 53(1): 97-104.

Karl, H. V. 2016a. *Osedax* und *Osedacoides*—Neues über alte Organisationsformen im Tierreich. *Biologie in unserer Zeit*, 46(1): 15-17.

Karl, H. V. 2016b. First Global Survey of Evidences the Ichnogenus *Osedacoides* and it Relates to the Rezent Zombie-Worms *Osedax*. *Global Journal of Science Frontier Research*.

Karl, H. V., Ggröning, E. y BrauckKmann, C. 2012. Revision of *Tropidemys seebachi* Portis, 1878 (Testudines: Eucryptodira) from the Kimmeridgian (late Jurassic) of hanover (northwestern ermany). *Studia Geologica Salmanticensia*, 9: 11.

Kidwell, S. M. y Jablonski, D. 1983. Taphonomic feedback ecological consequences of shell accumulation. En: Biotic interactions in recent and fossil benthic communities. Springer, Boston, MA. p. 195-248.

Kidwell, A.M., Fürsich, F.T. y Aigner, T. 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, 1: 228-238.

Kiel, S. 2008. Fossil evidence for micro-and macrofaunal utilization of large nekton-falls: Examples from early Cenozoic deep-water sediments in Washington State, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 267(3-4): 161-174.

Kiel, S., Goedert, J. L., Kahl, W. A. y Rouse, G. W. 2010. Fossil traces of the bone-eating worm *Osedax* in early Oligocene whale bones. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(19): 8656-8659.

Kiel, S., Kahl, W. A. y Goedert, J. L. 2011. *Osedax* borings in fossil marine bird bones. *Naturwissenschaften*, 98(1): 51-55.

Krogh, A. 1934. Conditions of life in the ocean. *Ecological Monographs*, 4(4): 422-429.

Lampitt, R. S. y Anita, A. N. 1997. Flujo de partículas en aguas profundas: características regionales y variabilidad temporal. *Deep Sea Res Part 1: Oceanographic Research Papers*, 44(8): 1377-1403.

Leymerie, A., 1842. Suite de mémoire sur le terrain Crétacé du département de l'Aube: *Mémoire de la Société Géologique de France*, v. 5, p. 1-34.

Liebenau, K., Kiel, S., Vardeh, D., Treude, T. y Thiel, V. 2015. A quantitative study of the degradation of whale bone lipids: Implications for the preservation of fatty acids in marine sediments. *Organic Geochemistry*, 89: 23-30.

Lundsten, L., Schlining, K. L., Frasier, K., Johnson, S. B., Kuhnz, L. A., Harvey, J. B., Clague, G. y Vrijenhoek, R. C. 2010. Time-series analysis of six whale-

fall communities in Monterey Canyon, California, USA. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 57(12): 1573-1584.

Macellari, C. E. 1988. Stratigraphy, sedimentology and paleoecology of Upper Cretaceous/Paleocene shelf-deltaic sediments of Seymour Island (Antarctic Peninsula). *Geological Society of America, Memoir*, 169: 25-53.

Mägdefrau, K. 1932. Über einige Bohrgänge aus dem Unteren Muschelkalk von Jena. *Paläontologische Zeitschrift*, 14: 150-160.

Maxwell, E. E., Cooper, S. L., Mujal, E., Miedema, F., Serafini, G. y Schweigert, G. 2022. Evaluating the Existence of Vertebrate Deadfall Communities from the Early Jurassic Posidonienschiefer Formation. *Geosciences*, 12(4): 158.

McLoughlin, N. Brasier, M. D., Wacey, D., Green, O. R. y Perry, R. S. 2007. On biogenicity criteria for endolithic microborings on early Earth and beyond. *Astrobiology* 7(1): 10-26.

Moriya, K., Jenkins, R. G., Kaim, A., Kobayashi, Y. y Echizenya, H. 2014. A chemosynthetic community on plesiosaurid carcass: with focus on distributions of microbes and invertebrate fossils. Abstracts, Japan Geoscience Union.

Muñiz, F., De Gibert, J. M. y Esperante, R. 2010. First trace-fossil evidence of bone-eating worms in whale carcasses. *Palaios*, 25(4): 269-273.

Neumann, A. C. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, 11(1): 92-108.

Nicholson, H. A. 1873. III. Contributions to the study of the errant Annelides of the older palæozoic rocks. *Proceedings of the Royal Society of London*, 21(139-147), 288-290.

O'Gorman, J. P. 2013. Plesiosaurios del Cretácico Superior de Patagonia y la península Antártica (Tesis Doctoral). Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

Odum, E. P. 1969. The Strategy of Ecosystem Development: An understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. *Science*, 164(3877): 262-270.

Olivero, E. B., Ponce, J. J. y Martinioni, D. R. 2008. Sedimentology and architecture of sharp-based tidal sandstones in the upper Marambio Group, Maastrichtian of Antarctica. *Sedimentary Geology*, 210(1-2): 11-26.

Olivero, E. B. 2012. Sedimentary cycles, ammonite diversity and palaeoenvironmental changes in the Upper Cretaceous Marambio Group, Antarctica. *Cretaceous Research*, 34: 348-366.

Owen, R. 1860. On the orders of fossil and recent Reptilia, and their distribution in time. *Reports of the British Association for the Advancement of Science* 29: 153-166.

Pemberton, S. G., Jones, B. y Edgecombe, G. 1988. The influence of *Trypanites* in the diagenesis of Devonian stromatoporoids. *Journal of Paleontology*, 62: 22-31.

Pemberton, S. G., Spila, M., Pulham, A. J., Saunders, T., MacEachern, J. A., Robbins, D. y Sinclair, I. K. 2001. Ichnology and sedimentology of shallow to marginal marine systems. Ben Nevis & Avalon Reservoirs, Jeanne d'Arc Basin. Geological Association of Canada, Short Course Notes, 15: 1-343.

Pickerill, R. K., Fillion, D. y Harland, T. L. 1984. Middle Ordovician trace fossils in carbonates of the Trenton Group between Montreal and Quebec City, Lawrence Lowland, Eastern Canada. *Journal of Paleontology*, 58: 416-439.

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.

Rouse, G. W., Goffredi, S. K., y Vrijenhoek, R. C. 2004. *Osedax*: bone-eating marine worms with dwarf males. *Science*, 305(5684), 668-671.

Roux, W. 1887. Über eine im Knochen lebende Gruppe von Fadenpilzen (*Mycelites ossifragus*).

Schoepfer, S. D., Tobin, T. S., Witts, J. D. y Newton, R. J. 2017. Euxinia intermitente en la cuenca James Ross de latitudes altas durante el Cretácico tardío y el Paleoceno temprano. *Paleogeografía, Paleoclimatología, Paleoecología*, 477: 40-54.

Seilacher, A. 1953. Studien zur palichnologie. I. Über die methoden der palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 96: 421-452.

Shapiro, R. S. y Spangler, E. 2009. Bacterial fossil record in whale-falls: petrographic evidence of microbial sulfate reduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 274(3-4): 196-203.

Smith, C. R. 2006. Bigger is better: the role of whales as detritus in marine ecosystems. En: *Whales, whaling and ocean ecosystems*. University of California Press Berkeley, CA, USA. p. 286-301.

Smith, C. R., Kukert, H., Wheatcroft, R. A., Jumars, P. A. y Deming, J. W. 1989. Vent fauna on whale remains. *Nature*, 341(6237): 27-28.

Smith, C. R., Maybaum, H. L., Baco, A. R., Pope, R. H., Carpenter, S. D., Yager, P. L., Macko, S. A. y Deming, J. W. 1998. Sediment community structure around a whale skeleton in the deep Northeast Pacific: Macrofaunal, microbial and bioturbation effects. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 45(1-3): 335-364.

Smith, C. R., Baco, A. R. y Glover, A. G. 2002. Faunal succession on replicate deep-sea whale falls: time scales and vent-seep affinities. *Cahiers de Biologie Marine*, 43(3/4): 293-298.

Smith, C. R. y Baco, A. R. 2003. Ecology of whale falls at the deep-sea floor. *Oceanography and marine biology*, 41, 311-354.

Smith, C. R., Glover, A. G., Treude, T., Higgs, N. D. y Amon, D. J. 2015. Whale-Fall Ecosystems: Recent Insights into Ecology, Paleoecology, and Evolution. *Annual Review of Marine Science*, 7(1): 571-596.

Stockton, W. L. y DeLaca, T. E. 1982. Food falls in the deep sea: occurrence, quality, and significance. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 29(2): 157-169.

Talevi, M. y Brezina, S. 2017. Microbioerosion on a Late Cretaceous mosasaur fall from Antarctica. En: Libro de resúmenes del 9th International Bioerosion Workshop pag. 97-99.

Talevi, M. y Brezina, S. 2019. Bioerosion structures in a Late Cretaceous mosasaur from Antarctica. *Facies*, 65(1): 5.

Taylor, P. D. y Wilson, M. A. 2002. A new terminology for marine organisms inhabiting hard substrates. *Palaios*, 17(5): 522-525.

Taylor, P. D. y Wilson, M. A. 2003. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews*, 62(1-2): 1-103.

Trueman, C. N. y Martill, D. M. 2002. The long-term survival of bone: the role of bioerosion. *Archaeometry*, 44(3): 371-382.

Underwood, C. J., Mitchell, S. F. y Veltkamp, C. J. 1999. Microborings in mid-Cretaceous fish teeth. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 52(3), 269-274.

Voigt, E. 1970. Endolithische Wurm-Tunnelbauten (*Lapispecus cuniculus* ngn sp. und *Dodecaceria* [?] sp.) in Brandungsgeröllen der oberen Kreide im nördlichen Harzvorlande. *Geologische Rundschau*, 60 (1): 355-380.

Voigt, E. 1977. On grazing traces produced by the radula of fossil and recent gastropods and chitons. En: T.P. Crimera y J. C. Harper (Eds), Trace Fossils. *Geological Journal Special Issue* 9, 2, Seel House Press, Liverpool, p. 335-346.

Wedl, C. 1864. Über einen im Zahnbein und Knochen keimenden Pilz, Akademi der Wissenschaften in Wien. Fitzungsberichte Naturwissenschaftliche Klasse ABI. Mineralogi biologi erdkunde, 50(1): 171-93.

Welles, S. P. 1943. Elasmosaurid plesiosaurs with description of new material from California and Colorado. *Memoirs of the University of California*, 13: 125-254.

Welles, S. P. 1952. A Review of the North American Cretaceous Elasmosaurs. *University of California. Publications in Geological Sciences*, 29: 47-144.

Wilson, M. A. 2007. Macroborings and the evolution of marine bioerosion. En: *Trace Fossils*. Elsevier, p. 356-367.

Wisshak, M. y Tapanila, L. (Eds). 2008. *Current developments in bioerosion*. Springer Science & Business Media.

Yermolin, Y. 2015. *Ambientes glaciares y periglaciares: formación y desarrollo*.

Zinsmeister, W. J. y Macellari, C. E. 1988. Bivalvia (Mollusca) from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Geological Society of America, Memoir*. 169: 253-84.

Zonneveld, J. P., Bartels, W. S., Gunnell, G. F. y McHugh, L. P. 2016, Borings in early Eocene turtle shell from the Wasatch Formation, South Pass, Wyoming. *Journal of Paleontology*, 89(5): 802-820.