

# ESTUDIO TAFONÓMICO DE UN NUEVO DINOSAURIO SAURÓPODO DE LA FORMACIÓN ALLEN (CRETÁCICO SUPERIOR) EN EL ÁREA NATURAL PROTEGIDA PASO CÓRDOBA, GENERAL ROCA, RÍO NEGRO, ARGENTINA.

---

TRABAJO FINAL DE GRADO EN PALEONTOLOGÍA (UNRN 2021)

LISANDRO LÓPEZ RODAL



Universidad Nacional de Río Negro, EEUU 750, General  
Roca, Río Negro, Argentina.

Director: **Ignacio Díaz Martínez**

Instituto de Investigación en Geología y Paleontología CONICET – Universidad Nacional de Río Negro, Av. Roca 1242, R8332EXZ, General Roca, Río Negro, Argentina.

Co-director: **Diego Alejandro Pino**

Instituto de Investigación en Geología y Paleontología CONICET – Universidad Nacional de Río Negro, Av. Roca 1242, R8332EXZ, General Roca, Río Negro, Argentina.

## Contenido

<b>Resumen</b> .....	3
<b>Abstract</b> .....	4
<b>Capítulo 1 - Introducción</b> .....	5
1.1 Introducción .....	5
1.2 Hipótesis .....	7
1.3 Objetivos .....	8
1.4 Marco paleontológico y geológico .....	8
1.4.1 Paleontología del ANP Paso Córdoba .....	8
1.4.2 Marco geológico .....	9
<b>Capítulo 2 – Materiales y Métodos</b> .....	13
2.1 Materiales .....	13
2.2. Métodos .....	13
2.2.1 Trabajo de campo .....	13
2.2.2 Trabajo de gabinete .....	21
<b>Capítulo 3 – Resultados</b> .....	23
3.1 Paleontología sistemática .....	23
3.2 Descripción de facies sedimentarias .....	24
3.3 Asociación de facies .....	32
3.3.1 Asociación de facies lacustres .....	32
3.3.2 Asociación de facies eólicas .....	34
3.4 Tafonomía de IIPG-PCor1 .....	37
3.4.1 Estratigrafía .....	37
3.4.2 Características tafonómicas .....	37
<i>Integridad</i> .....	37
<i>Fragmentación</i> .....	37
<i>Grado de articulación</i> .....	38
<i>Orientación</i> .....	38
<i>Empaquetamiento</i> .....	38
<i>Abrasión</i> .....	42
3.4.3 Dientes de terópodos asociados .....	43
<b>Capítulo 4 – Discusión</b> .....	44
4.1 Inferencias paleoambientales .....	44
4.2 Interpretación tafonómica de IIPG-PCor1 .....	45
<b>Capítulo 5 – Conclusiones</b> .....	50

<b>Agradecimientos</b> .....	51
<b>Referencias Bibliográficas</b> .....	52

## Resumen

En este trabajo final de grado se analizaron las características tafonómicas y paleoambientales de un nuevo yacimiento con restos de un dinosaurio saurópodo (IIPG-PCor1) proveniente de la Formación Allen, Paso Córdoba (Río Negro, Argentina), que corresponde al Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina. El material consta de catorce elementos óseos que incluyen, por un lado, tres vértebras cervicales articuladas, y por el otro, once fragmentos de huesos apendiculares y tendones osificados desarticulados pero asociados. Estos últimos tienen muy poca integridad y están dispersos aleatoriamente por todo el yacimiento. Además, se encontraron dos dientes de terópodos abelisáuridos cerca de las vértebras. A partir de los datos sedimentológicos y estratigráficos de la zona de estudio, se interpreta una serie de sistemas lacustres someros que pasan transicionalmente a condiciones de aridez, culminando en un ambiente eólico costero con grandes dunas transversales, en donde se encontraron los restos del dinosaurio. Basándose en dos vértebras cervicales con alargamiento moderado, fuertemente opistocélicas, y con las caras articulares por debajo del nivel de la apófisis trasversal, se clasifica el material como Titanosauria indet. La información tafonómica y sedimentológica indica que el animal habría muerto sobre la superficie de una interduna seca. Allí, su carcasa fue aprovechada por terópodos carroñeros presentes en el lugar que desmembraron y sustrajeron huesos, a su vez, pisándolos y generando piezas rotas. Las tres vértebras articuladas no parecen haber sido movidas de la posición en la que murió el animal y están alineadas en dirección al Noreste, perpendicularmente a la migración de las dunas adyacentes. La meteorización abarcó la totalidad de los huesos, coherente con un prolongado tiempo de exposición subaérea. Se detectaron signos de abrasión eólica, desestimando la posibilidad de que hayan sido transportados. El modo tafonómico en el que se preservó IIPG-PCor1 en el sistema eólico de Paso Córdoba difiere del observado en los *Protoceratops* encontrados en el desierto del Gobi, Mongolia. Aquí los animales se preservaron en excelentes condiciones, gracias a que fueron sepultados rápidamente en los campos de dunas, conservando una posición final influenciada por las fuerzas actuantes del entorno. En su lugar, IIPG-PCor1 mostró semejanzas con análogos actuales, como los elefantes de Tsavo, Kenya, y en camélidos del desierto de Abu Dhabi, Emiratos Árabes Unidos. Estos últimos coincidieron en tener largos tiempos de exposición al medio subaéreo, en donde los mecanismos de alteración tafonomica actuaron con mayor intensidad.

## Abstract

In this final degree Thesis, the Taphonomic and paleoenvironmental characteristics of a new paleontological site which sauropod dinosaur remains (IIPG-PCor1) from the Allen Formation, Paso Córdoba (Río Negro, Argentina), Upper Cretaceous of the Neuquén Basin, were analyzed. The material consists of fourteen bone elements that include, three articulated cervical vertebrae, eleven fragments of appendicular bones which were disarticulated but associated ossified tendons. The latter have very little integrity and are randomly scattered throughout the site. Two abelisaurid theropod teeth were found close to the vertebrae. Based on sedimentological and stratigraphical data of the studied area, shallow lake systems that transitionally to arid conditions, culminating in a coastal aeolian environment with large transversal dunes are interpreted where the dinosaur remains were found. Two cervical vertebrae present moderate elongation, strongly opisthocellic, and with the articular faces below the level of the transverse process, thus the material is classified as an Titanosauria indet. The taphonomic and sedimentological information indicates that the animal would have died on the surface of a dry interdune. There, its carcass was used by scavenging theropods present in the place that dismembered and stole bones, in turn, stepping on them and generating broken pieces. The three articulated vertebrae do not appear to have been moved from the position in which the animal died and are aligned in a Northeast direction, perpendicular to the migration of the adjacent dunes. Weathering covered all of the bones, consistent with a long subaerial exposure time. Signs of wind abrasion were detected, ruling out the possibility that they had been transported. The taphonomic mode in which IIPG-PCor1 was preserved in the Paso Córdoba wind system differs from that observed in the Protoceratops found in the Gobi Desert, Mongolia. Here the animals were preserved in excellent condition, thanks to the fact that they were quickly buried in the dune fields, preserving a final position influenced by the forces acting from the environment. Instead, IIPG-PCor1 showed similarities to current analogues, such as elephants from Tsavo, Kenya, and desert camelids from Abu Dhabi, United Arab Emirates. The latter coincided in having long exposure times to the subaerial environment, where the taphonomic alteration mechanisms acted with greater intensity.

## Capítulo 1 - Introducción

### 1.1 Introducción

El paleontólogo ruso Iván Efremov (1940) fue el primero en acuñar el término tafonomía, del griego “*taphos*” (entierro) y “*nomos*” (ley), como el estudio detallado de la transición de materia orgánica de la biosfera a la litosfera o registro geológico. Una definición más actualizada considera a la tafonomía como una disciplina paleontológica que estudia los procesos de fosilización y la formación de los yacimientos (Fernández López, 2000). La variedad y complejidad de los problemas abordados por la tafonomía ha aumentado durante los últimos años (Fernández López, 2000). Un ejemplo, son los estudios de restos de entidades biológicas actuales tanto en investigaciones arqueológicas como en forenses, incluidas en una nueva rama denominada neotafonomía por Shipman et al. (1981).

En un principio, Richter (1928) disgregó a la tafonomía (denominada por él como “Actuopaleontología”) en la Tanatología (que estudia las causas de muerte y consecuencias directas), la Necrología (o estudio de las alteraciones de los cuerpos muertos, antes de la diagénesis de las rocas) y la Bioestratinomía (el estudio del modo de enterramiento). Posteriormente, Müller (1963) propuso el término Fosildiagénesis para la rama que explora los procesos acaecidos durante el postenterramiento de los restos orgánicos. Hacia los años setenta, ante la diversidad de terminologías propuestas, Lawrence (1968) planteó una nueva clasificación más simple con solo dos divisiones, la Bioestratinomía y la Fosildiagénesis, que ha sido ampliamente utilizada hasta el día de hoy. Actualmente, se considera como objetivo de estudio de la Bioestratinomía todas las modificaciones experimentadas por las entidades tafonómicas desde la producción biogénica hasta el enterramiento, incluyendo procesos como la descomposición, desarticulación, fragmentación, carroñeo, bioerosión, bioturbación y resedimentación, entre otros (Fernández López, 2000). La fosildiagénesis, por otra parte, se ocupa de los procesos post enterramiento experimentados por las entidades tafonómicas. Los más comunes son cementación, disolución, relleno, permineralización, deformación y exhumación (Fernández López, 2000).

La calidad del registro fósil está controlada por factores intrínsecos (biológicos) y extrínsecos (físicos y químicos) que modifican la abundancia y distribución de los

conjuntos fósiles conservados (Lyman, 1994). La tafonomía está relacionada directamente con la paleobiología, estratigrafía, petrología y sedimentología; esta última disciplina, brinda información acerca de la relación de los organismos con el entorno físico donde vivieron y fueron enterrados (Behrensmeyer y Hook, 1992). A lo largo de los años, se observó que taxones similares encontrados en los mismos ambientes sedimentarios producen conjuntos fósiles con características particulares de preservación. De aquí, surgió la necesidad de identificar patrones de preservación recurrentes para cada tipo de ambiente; estos patrones son conocidos como “modos tafonómicos” según Behrensmeyer y Hook (1992).

Los estudios tafonómicos son fundamentales para la reconstrucción de las relaciones ecológicas entre organismos fósiles (Csiki *et al.*, 2010). En los últimos años, se han publicado trabajos de corte tafonómico en los que se discuten la paleoecología, paleoambiente y biostratigrafía de acumulaciones de diversos grupos de vertebrados mesozoicos (Britt *et al.*, 2004; Eberth *et al.*, 2006; Eberth y Currie, 2010; Casal *et al.*, 2014; Smith *et al.*, 2015; Canudo *et al.*, 2016; entre otros). En lo que respecta a los dinosaurios, la mayor parte de ellos se han encontrado relacionados a ambientes fluviales y lacustres (Wing y Sues, 1992). No obstante, se han identificado restos de estos animales en prácticamente todos los ambientes sedimentarios, inclusive en ambientes eólicos (Gradzinski y Jerzykiewicz, 1974), volcánicos (Lockley, 1990) o marinos transicionales (Bonaparte *et al.*, 1977), al igual que se han encontrado en todos los continentes y latitudes (Brouwers *et al.*, 1987; Rich *et al.*, 1988), e incluso archipiélagos (Grigorescu, 1983).

La Cuenca Neuquina, ubicada al noroeste de la Patagonia, Argentina, ostenta uno de los registros fósiles de vertebrados más completos del mundo (véase Leanza *et al.*, 2004 y referencias) y el registro más importante de dinosaurios del Cretácico en América del Sur (Previtera, 2019). A pesar de los numerosos estudios sistemáticos publicados sobre sus restos óseos, los análisis sedimentológicos y tafonómicos han sido poco documentados (Garrido *et al.*, 2001; Chiappe *et al.*, 2004; González Riga y Astini, 2007; Previtera, 2011, 2017). La escasez de estudios tafonómicos dificulta realizar extrapolaciones entre diferentes yacimientos con la finalidad de relacionar los grupos taxonómicos, los ambientes en los que se encontraron, y la preservación de los fósiles. El conocimiento de la tafonomía en vertebrados encontrados en la Cuenca Neuquina, proviene principalmente de los trabajos hechos por Previtera (2013, 2017, 2019) y Pino *et al.* (2020). Fuera de esta

cuenca, es posible destacar el gran detalle de los estudios tafonómicos del terópodo *Aniksosaurus darwini*, del autor Casal *et al.* (2013) y del saurópodo *Aelosaurus colhuehuapensis*, nuevamente de Casal *et al.* (2014).

En los últimos años, se están llevando a cabo numerosas actividades paleontológicas en el Área Natural Protegida (ANP) Paso Córdoba (General Roca, Río Negro). El potencial fosilífero de esta zona se conoce desde principios del siglo XX (Wichmann, 1916; von Huene, 1926) con el hallazgo del dinosaurio saurópodo *Antarctosaurus wichmannianus*. Recientemente, se han encontrado los restos de dos dinosaurios saurópodos titanosaurios en facies relacionadas con ambientes eólicos de la Formación Allen (Cretácico Superior) en el Campo de Cuella. El primero de ellos, que estaba preservado articulado casi por completo, tenía numerosos dientes de dinosaurios terópodos asociados a su carcasa (Álvarez *et al.*, 2015; Díaz-Martínez *et al.*, 2015; Meso *et al.*, 2015; Meso *et al.*, 2017). El segundo, aunque más fragmentado y desarticulado, también tiene dientes de terópodos asociados y es objeto de este trabajo final de grado. Cabe destacar que los estudios tafonómicos de dinosaurios en ambientes eólicos, más precisamente, del Cretácico, son bastante escasos. La mayoría provienen de los afloramientos de las formaciones Bayan Manduhu y Djadokhta (Campaniano), y Barun Goyot (Campaniano – Maastrichtiano) en el Desierto del Goby, Mongolia (p. ej. Gradzifiski y Jerzykiewicz, 1974; Jerzykiewicz *et al.*, 1993; Fastovsky *et al.*, 1997; Keqin y Norell, 2000).

Con el objetivo de complementar el creciente conocimiento de la paleontología y geología del ANP Paso Córdoba y aportar a la tafonomía de restos óseos de dinosaurios en ambientes eólicos, en este trabajo final de grado se estudia, con un enfoque bioestratinómico, el modo en el que se preservaron los restos de un saurópodo proveniente de la Formación Allen hallado en el Campo de Cuella (General Roca, Río Negro, Argentina).

## 1.2 Hipótesis

Este trabajo final de grado se desarrollará en función de las siguientes hipótesis:

H1. Los restos fósiles hallados en el Campo de Cuella corresponden al esqueleto de un saurópodo titanosaurio.

H2. Los restos fósiles están preservados en facies de dunas eólicas.

H3. Los patrones y/o características de preservación de los restos óseos no se asemejan al modo tafonómico de ambientes eólicos observados en otros yacimientos Cretácicos.

H4. La distribución de los restos óseos del saurópodo en el yacimiento estuvo influenciado por la actividad de dinosaurios terópodos.

### 1.3 Objetivos

Los objetivos del presente trabajo son:

1. Realizar una descripción morfológica de los nuevos materiales óseos e identificarlos taxonómicamente.
2. Reconstruir el paleoambiente registrado en las sedimentitas que afloran en el Campo de Cuella, poniendo especial énfasis a las facies sedimentarias portadoras del nuevo hallazgo.
3. Analizar los mecanismos de alteración tafonómica presentes en el conjunto fósil y su relación con las facies sedimentarias, para compararlo con otros yacimientos generados en ambientes eólicos del Cretácico.
4. Analizar la disposición de los restos óseos en las tres dimensiones del yacimiento y discutir su origen desde un punto de vista bioestratinómico.

### 1.4 Marco paleontológico y geológico

#### 1.4.1 Paleontología del ANP Paso Córdoba

El ANP Paso Córdoba fue creada por la Municipalidad de General Roca (Río Negro, Argentina) por ordenanza 2583 en septiembre de 1997. Posee unas 17.000 ha en las que afloran tanto rocas del Mesozoico como del Cenozoico (Salgado y Díaz-Martínez, 2018; Hugo y Leanza, 2001). Desde un punto de vista geológico y paleontológico el ANP Paso Córdoba ha sido objeto de numerosas investigaciones (véase Díaz-Martínez *et al.*, 2018 y referencias). A principios del siglo XX, el geólogo alemán Richard Wichmann publicó el primer trabajo sobre la geología del lugar centrándose en la zona del denominado Valle de la Luna Rojo (Wichmann, 1916). Encontró restos fósiles de invertebrados, y cabe destacar el hallazgo de huesos de dinosaurio, que posteriormente fueron analizados por Von Huene (1926) y denominados como *Antarctosaurus wichmannianus*. Más

recientemente, se han descubierto en rocas mesozoicas tanto restos óseos de dinosaurios, cocodrilos, serpientes, peces pulmonados y tortugas (p. ej. Martinelli, 2003; Pol, 2005; Martinelli y Vera, 2007; Ezcurra y Méndez, 2009; Álvarez *et al.*, 2015), así como huellas de dinosaurios y aves (p. ej. Ortiz y Calvo, 2016; Díaz-Martínez *et al.*, 2018). Hasta el momento, los hallazgos paleontológicos en rocas cenozoicas son menos abundantes, pero se han encontrado restos óseos de mamíferos, aves, tortugas y lagartos (p. ej. Kramarz *et al.*, 2004; Agnolin y Chafrat, 2015; Quadros *et al.*, 2018), y restos de xiloflora (Galante, 1960).

Respecto al contenido paleontológico de la Formación Allen en el ANP Paso Córdoba, se han hallado restos corpóreos fósiles de tortugas, cocodrilos y dinosaurios (Calvo y Ortíz, 2011). Incluso hoy en día se discute la procedencia estratigráfica de los restos de *Antarctosaurus wichmannianus* (Von Huene, 1929), ya que algunos autores afirman que provienen de la Formación Anacleto (Powell, 1986; Garrido, 2010), mientras que otros consideran que se extrajo de la Formación Allen (Salgado y Bonaparte, 2007). Por otro lado, Álvarez *et al.* (2015) comunicaron el esqueleto de un titanosaurio en esa unidad en facies de dunas e interdunas eólicas (Díaz-Martínez *et al.*, 2015) y, cerca de este, se encontraron doce dientes aislados de terópodos (Meso *et al.*, 2015). Respecto al contenido icnológico de Paso Córdoba, existen algunas menciones (p. ej. Calvo y Ortíz, 2011, 2013; Ortíz *et al.*, 2013; Paz *et al.*, 2014; Ortíz y Calvo, 2016; Valais *et al.*, 2020) y un trabajo en el que se describieron en detalle varios niveles con pisadas de vertebrados en el Cañadón del Desvío (Díaz-Martínez *et al.*, 2018).

#### 1.4.2 Marco geológico

Los afloramientos de la cuenca Neuquina se ubican en la región centro oeste de Argentina y este de Chile, y se distribuyen en una superficie de 200.000 km<sup>2</sup> que abarca a las provincias de Neuquén, oeste de La Pampa y Río Negro, y sur de Mendoza (Yrigoyen, 1991). Esta cuenca está limitada al sureste por el Macizo Nordpatagónico, hacia el noreste por el Sistema de la Sierra Pintada y al oeste por el arco volcánico Andino (Howell *et al.*, 2005). Los depósitos de esta cuenca comprenden un registro estratigráfico continuo de hasta 7000 metros de espesor, integrado por rocas sedimentarias acumuladas en medios marinos y continentales durante el Jurásico y Cretácico (Arregui *et al.*, 2011). El basamento de la Cuenca Neuquina está compuesto por rocas metamórficas, plutónicas,

volcánicas y sedimentarias, cuyas edades oscilan entre el Silúrico-Devónico y el Triásico Tardío (Digregorio y Uliana, 1980, Franzese *et al.*, 2007, Cingolani *et al.*, 2011).

La Cuenca Neuquina se originó, en parte, por procesos extensionales triásicos en un ambiente de retroarco y luego, por eventos de subsidencia e inversión tectónica en el intervalo Jurásico-Cretácico (Vergani *et al.*, 1995; Howell *et al.*, 2005; Silvestro y Zubiri, 2008). A partir del Cretácico Tardío, como consecuencia del levantamiento andino, esta cuenca presentó la evolución típica de una cuenca de antepaís (Cobbold y Rosello, 2003; Howell *et al.*, 2005). Esto favoreció la acumulación de espesas sucesiones, principalmente de origen continental como el Grupo Neuquén y parte del Grupo Malargüe (Uliana y Dellapé, 1981; Legarreta y Uliana, 1999; Howell *et al.*, 2005; Tunik *et al.*, 2010).

El Grupo Malargüe está conformado por las formaciones Allen, Jagüel, Roca y El Carrizo (Uliana y Dellapé, 1981). La Formación Allen registra tanto sedimentación continental como marina producto de la primera transgresión atlántica que afectó a la Cuenca Neuquina durante el Cretácico Tardío. Esta formación tiene sus afloramientos más australes en el área de la loma San Martín, continuando hacia el noreste en la loma Azul y en el cerro Negro de la Rentería. La región de Paso Córdoba posee excelentes afloramientos de esta unidad. También muestra buenas exposiciones en la parte cuspidal del cerro Colorado y cerro de la Parva, desde donde continúa a la Hoja Villa Regina. Según Hugo y Leanza (2001), la Formación Allen se encuentra representada por areniscas, arcillitas, yeso y calizas estromatolíticas. Para la región de Cinco Saltos-Lago Pellegrini, se han reconocido tres miembros bien diferenciados: uno inferior psamítica, otro intermedio constituido por pelitas y limolitas grisáceas-verdosas, y otro superior caracterizado por la presencia de pelitas, yeso, calizas y calizas estromatolíticas (Hugo y Leanza, 2001).

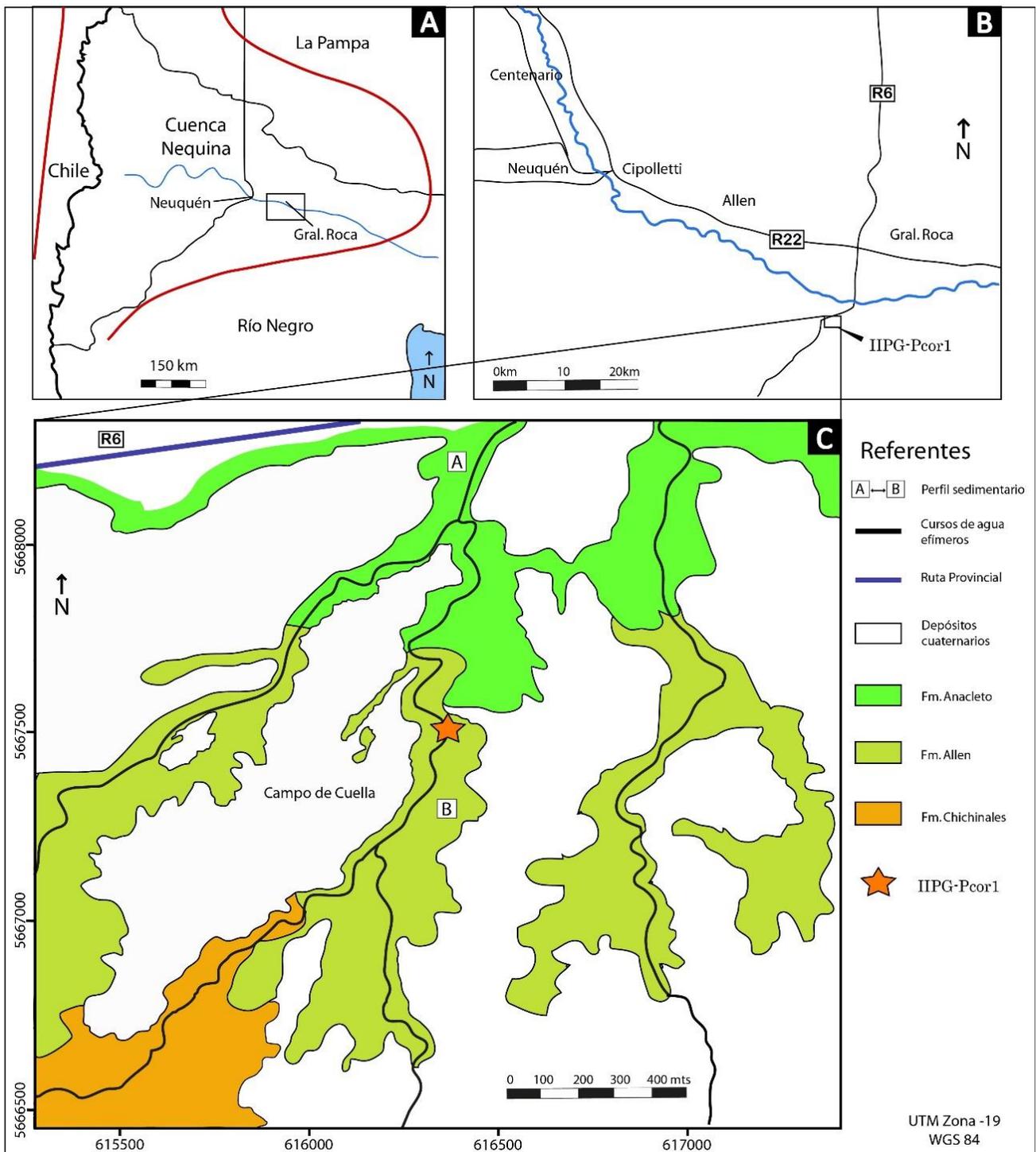
En esta unidad se registran una gran variedad de paleoambientes sedimentarios, desde estuarios y planicies mareales, hasta lagos salobres en un ambiente supramareal, asociados con depósitos eólicos y de ríos efímeros (Andreis *et al.*, 1974; Barrio, 1990; Armas y Sánchez, 2011). La riqueza en restos fósiles que posee ha permitido que esta formación haya sido ampliamente estudiada (Andreis *et al.*, 1991; Powell, 1992; Salgado *et al.*, 2007). Inicialmente, la edad de la Formación Allen fue establecida sobre la base de análisis de ostrácodos (Ballent 1980). Posteriormente, nuevos estudios magnetoestratigráficos y micropaleontológicos realizados en unidades del Grupo

Neuquén y Formación Jagüel, indicaron una edad Campaniano tardío-Mastrichtiano temprano para esta formación (Carignano y Varela, 2011).

El área de Paso Córdoba, fue estudiada inicialmente por Wichmann (1916) y Weber (1964, 1968) quienes llamaron a las unidades Cretácicas expuestas allí como Formación Balsa y Formación Anacleto. La Formación Balsa paso a denominarse como Formación Bajo de la Carpa, y, junto con Anacleto, fueron agrupadas dentro del Grupo Neuquén.

La Formación Allen se ubica dentro del Grupo Malargüe, viéndose separada por la discordancia Huantráiquica (Hugo y Leanza 2001). Respecto al paleoambiente, se infirió un origen lacustre con indicios fluviales hacia el techo para la Formación Anacleto y sistemas fluviales meandriiformes en la Formación Allen (Hugo y Leanza 2001). Armas y Sánchez (2010, 2011, 2013) interpretan un ambiente depositacional lacustre para los depósitos de la Formación Anacleto, y eólico para los depósitos de las Formación Allen. Paz *et al.* (2014), por su parte, propusieron un pasaje transicional entre una serie de sistemas lacustres integrados por depósitos de *offshore* y *shoreface*, con facies deltaicas asociadas (Formación Anacleto) y sistemas eólicos integrados por dunas e interdunas húmedas y secas (Formación Allen). Estos autores, a su vez, afirman que las facies lacustres pasan en transición a facies eólicas, indicando que existió un proceso de aridización del sistema. Esta aridización se acentúa hacia el tope de la sucesión, donde se observan dunas transversales de hasta 10 m de potencia, con abundantes marcas de raíces y presencia de la icnofacies de *Entradichnus*. Recientemente, Díaz-Martínez *et al.* (2018) han dado una interpretación de ambiente fluvial anastomosado a lacustre poco profundo para la Formación Anacleto, que está asociado hacia el techo de la secuencia con un entorno eólico de la Formación Allen.

Concretamente, los restos fósiles analizados en este trabajo se encontraron en el Campo de Cuella, el cual está ubicado dentro del Área Natural Protegida Paso Córdoba (39°8'5.64"S; 67°39'15.10"O). Las facies portadoras de los restos corresponden a las facies de dunas e interdunas húmedas y secas descritas por Paz *et al.* (2014) en esta zona (Fig. 1).



**Figura 1:** A, mapa de la ubicación geográfica de General Roca, Río Negro. B, ubicación del Campo de Cuella, en las inmediaciones de la localidad de Paso Córdoba. C, mapa geológico del área donde se levantaron los perfiles, y se localizó el material IIPG-PCor1.

## Capítulo 2 – Materiales y Métodos

### 2.1 Materiales

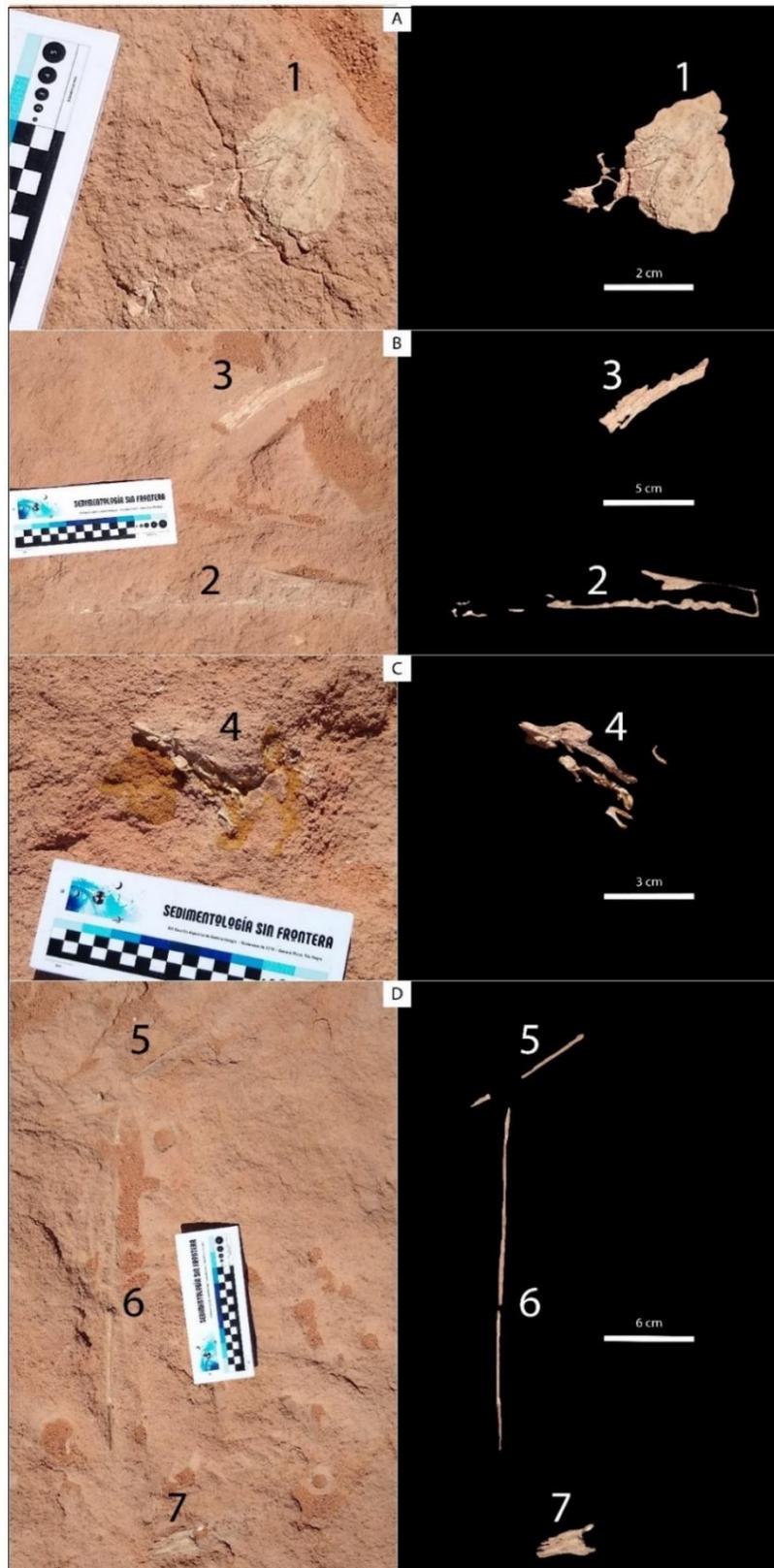
Para la numeración del material se utilizó la sigla provisional “IIPG” (Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología), seguida de “PCor1” (Paso Córdoba 1) y del número de cada hueso. Los materiales encontrados consisten en tres vértebras cervicales (IIPG-PCor1-12, 13 y 14), fragmentos de huesos apendiculares indeterminados (IIPG-PCor1-1, 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10 y 11) y fragmentos de tendones osificados (IIPG-PCor1-5 y 6), correspondientes a un saurópodo titanosaurio (Fig. 2, 3 y 4); asociados a estos se encontraron dos dientes de terópodos abelisáuridos IIPG-14 e IIPG-15 (Fig. 5). A excepción de los dientes, que se encuentran físicamente en el IIPG, el resto de material está aún en el campo. Las vértebras se encuentran protegidas dentro de un bochón de yeso, mientras que el resto de los huesos están *in situ*. El trabajo de extracción no se pudo completar al estar condicionado por la pandemia del coronavirus.

Todos estos restos se encontraron en cuerpos tabulares de areniscas masivas ubicadas en los afloramientos de la Formación Allen, en el Campo de Cuella, ANP Paso Córdoba (Fig. 1).

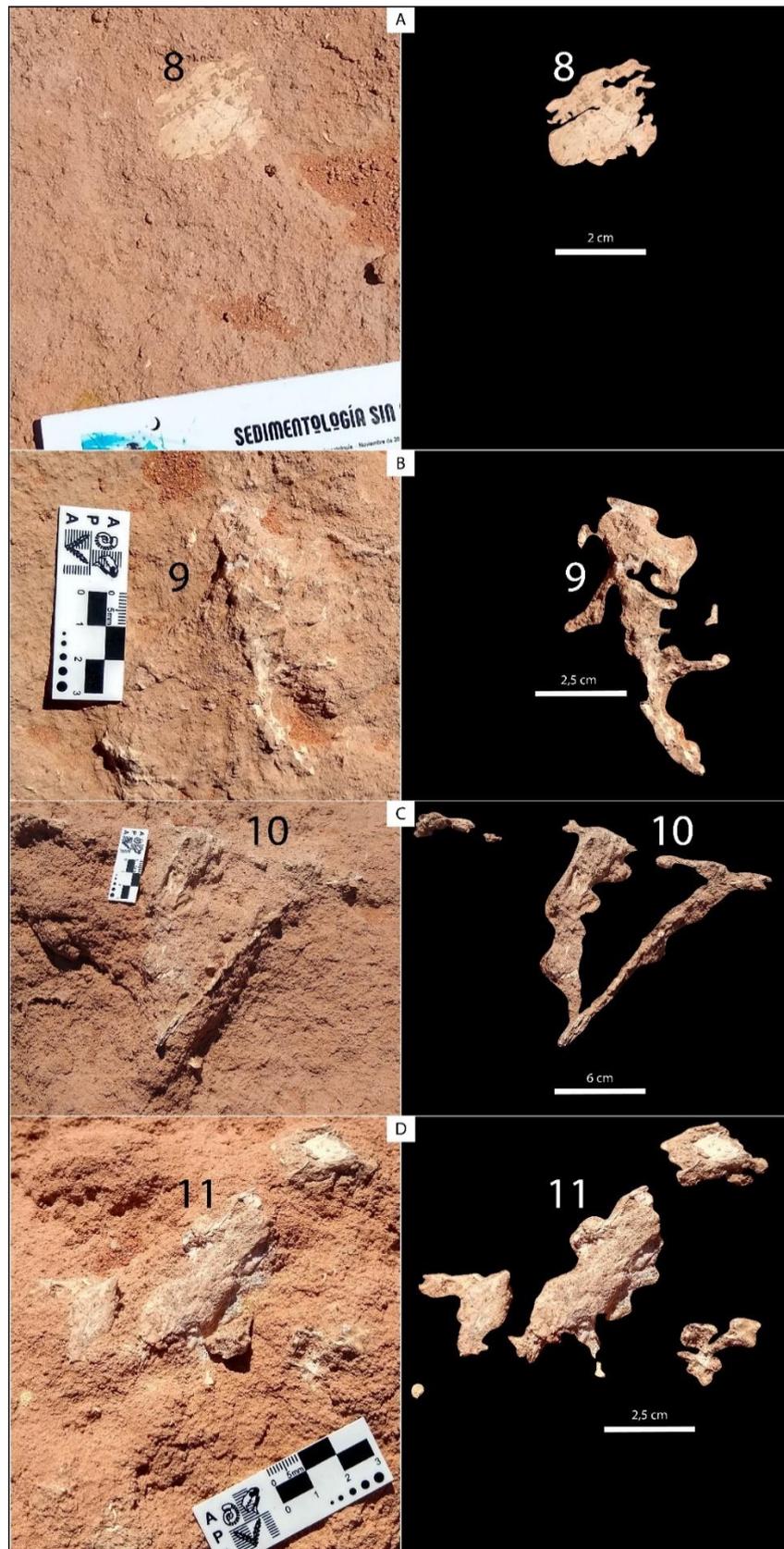
### 2.2. Métodos

#### 2.2.1 Trabajo de campo

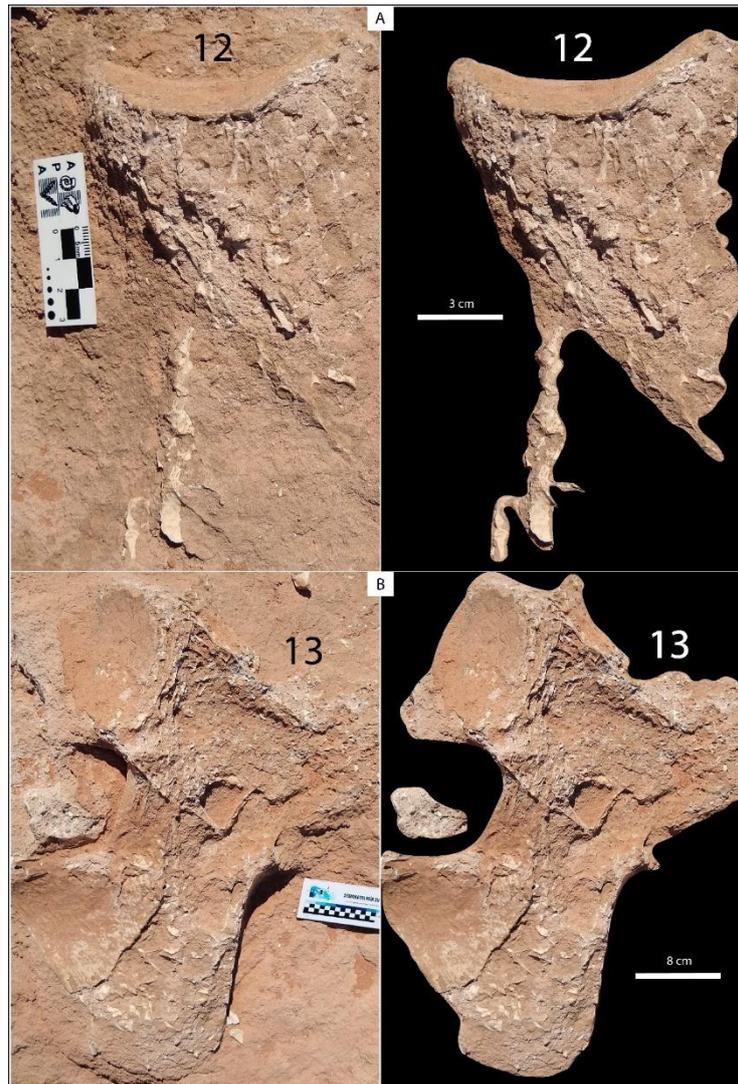
En el año 2015, comenzó la gestión para la excavación del dinosaurio a raíz de una denuncia hecha años atrás por Delia Ais, una ciudadana de General Roca, que brindó la ubicación del hallazgo a la Municipalidad de General Roca. Posteriormente, el Sr. Pablo Paniceres, perteneciente en ese momento a Secretaría de Obras y Medio Ambiente de la municipalidad, les enseñó el sitio a los investigadores del Instituto de Geología y Paleobiología (IIPG). A partir de allí, se realizaron las primeras excavaciones de forma manual (piqueta y cincel) a fin de revelar la importancia de los restos. Posteriormente, se incorporó un martillo neumático, entre otras herramientas, y se contó con la ayuda de distintos voluntarios en la excavación, incluidos estudiantes de la Licenciatura de Paleontología de la Universidad Nacional de Río Negro. Se cavó una superficie total de 7m<sup>2</sup> en la que se descubrieron diversos restos de huesos fragmentarios (mencionados anteriormente). Durante el proceso de excavación se tomaron mediciones y fotografías para no perder información tafonómica. Se recolectaron varios datos que le fueron brindados al tesista para la realización de este trabajo final de grado.



**Figura 2:** Restos fósiles encontrados en el yacimiento del Campo de Cuella: **A**, fragmento de hueso indeterminado (IIPG-PCor1-1). **B**, fragmentos de huesos apendiculares (IIPG-PCor1-2 y 3). **C**, fragmento de hueso indeterminado (IIPG-PCor1-4). **D**, fragmentos de tendones osificados (IIPG-PCor1-5, 6 y 7).



**Figura 3:** Restos fósiles encontrados en el yacimiento del Campo de Cuella: **A**, hueso apendicular indeterminado (IIPG-PCor1-8). **B**, fragmento de hueso indeterminado (IIPG-PCor1-9). **C**, fragmento de hueso indeterminado (IIPG-PCor1-10). **D**, fragmento de hueso indeterminado (IIPG-PCor1-11).



**Figura 4:** Restos fósiles encontrados en el yacimiento del Campo de Cuella: **A**, vértebra cervical (IIPG-PCor1-12). **B**, vértebra cervical (IIPG-PCor1-13).



**Figura 5:** Vista en planta de diente (IIPG-14) correspondiente a un terópodo abelisáurido indeterminado (com. pers. J. Meso) hallado en el sitio de la excavación.

Toma de datos sedimentológicos: en el año 2019, se llevaron a cabo numerosas salidas de campo, en las que se levantaron siete columnas estratigráficas de la Formación Allen, aprovechando los afloramientos de un cañadón que atraviesa el Campo de Cuella y llega hasta el propio yacimiento. Para ubicar estratigráficamente a los restos óseos se levantó una columna estratigráfica, cuyos espesores se tomaron con báculo de Jacob. Además, se relevaron la geometría de los cuerpos rocosos, características litofaciales, estructuras sedimentarias primarias, y contenido de restos fósiles. Mediante una brújula tipo Brunton se tomó rumbo e inclinación de los estratos y se determinaron paleocorrientes en los niveles de areniscas portadores del material IIPG-PCor1. Finalmente, se realizó en dichos niveles un muestreo sistemático de la fracción arenosa y de fragmentos óseos para su posterior análisis petrográfico e histológico. Parte de estos últimos análisis, aunque iniciados, no se pudieron terminar debido al cierre de las instalaciones del IIPG en marzo de 2020.

Toma de datos tafonómicos: para la obtención de datos tafonómicos, se armó una cuadrícula nivelada, hecha con tanza y varillas de hierro. Un eje de la misma representaría al eje “Y” y se lo alineo en dirección Norte-Sur. El otro eje, “X”, se le dio dirección Oeste-Este. A partir de esta área orientada a los ejes cartesianos, se pudo determinar la orientación particular de cada pieza ósea, mediante la ayuda de una brújula, y, además, conocer su ubicación XYZ en el espacio. Para estas mediciones, se requirieron también cuerdas móviles (a cero grados de inclinación) que pudieran deslizarse sobre la cuadrícula hasta la localización del fósil y, con ayuda de una cinta métrica, tomar las respectivas longitudes en XYZ. A partir de esto se confeccionó un primer mapa tafonómico del sitio.

Se analizaron las siguientes características tafonómicas: orientación, densidad de empaquetamiento y distribución espacial, grado de articulación, integridad, grado de meteorización, fragmentación y abrasión. Estos macrocaracteres se observaron tanto a ojo desnudo como con ayuda de una lupa de mano de 20 aumentos. Los datos se volcaron en una tabla de atributos y mecanismos de alteración tafonómica (Tabla 2). Para la descripción de dichos atributos tafonómicos se siguieron principalmente las clasificaciones de Beherensmeyer (1978), Fiorillo (1988), Alcalá (1994) y Fernández-López (2000).

#### **1. Meteorización:**

Se define como el proceso por el cual los componentes microscópicos orgánicos e inorgánicos del hueso son separados unos de otros y destruidos por agentes físicos y químicos que operan sobre el hueso *in situ*, ya sea sobre la superficie o dentro de la zona del suelo (Behrensmeyer, 1978). Según la propuesta de Fiorillo (1988) existen 4 estados de meteorización en huesos fósiles:

Estado 0. La superficie del hueso no muestra signos de agrietamiento o descamación.

Estado 1. La superficie del hueso muestra grietas, generalmente paralelas al tejido fibroso del hueso. Agrietamiento confinado a las capas más externas de los huesos.

Estado 2. La superficie del hueso muestra descamación, así como agrietamiento, en la superficie exterior. El agrietamiento ha comenzado a penetrar en las cavidades óseas.

Estado 3. Las capas más externas se han ido; se observa una textura fibrosa. La mayoría de las grietas penetran en las cavidades óseas.

## **2. Abrasión:**

La abrasión, o desgaste mecánico, es un proceso en el que la superficie externa de los huesos puede ser pulida y sus relieves positivos llegan a ser desgastados e incluso obliterados debido al impacto que ejercen sobre ellos las partículas transportadas por el agua o el viento, o bien, el rozamiento entre los propios elementos que son removidos (Fernández-López, 2000). En este estudio se ha utilizado la clasificación de Alcalá (1994):

1. Entero
2. Redondeado
3. Pulido

En la primera categoría, el elemento estudiado no presenta ninguna evidencia de suavización de las aristas o vértices. En la segunda categoría las aristas o vértices muestran un aspecto romo. Cuando todo el elemento tiene un aspecto de limado generalizado, en ocasiones desfigurando su forma o mostrando estructuras interiores del elemento, se atribuye a la categoría de pulido.

## **3. Orientación:**

En esta variable se mide la dirección del resto fósil respecto al norte magnético. Las corrientes influyen en la orientación e inclinación de los elementos movidos. Los criterios para analizar los procesos tafonómicos de orientación de un elemento conservado son posición, orientación acimutal e inclinación (Fernández-López, 2000).

#### **4. Empaquetamiento:**

Los conceptos descriptivos para estimar el grado de empaquetamiento que presentan los fósiles, son: la abundancia, la concentración, la proximidad y la densidad de empaquetamiento. Abundancia es el número de elementos conservados por unidad de superficie o de volumen del área de estudio (ocupada o no por los fósiles). Concentración es el valor de los elementos conservados por unidad de superficie o de volumen. Proximidad de empaquetamiento es el número de elementos conservados que están en contacto con otros por unidad de superficie o de volumen. Densidad de empaquetamiento es el volumen ocupado por los elementos conservados respecto al volumen total del cuerpo rocoso (Fernández-López, 2000). La densidad de los elementos óseos en este trabajo se basó en el concepto de abundancia.

#### **5. Grado de articulación:**

Según Behrensmeyer et al. (1991) los materiales articulados son aquellos que están representados por elementos esqueléticos en conexión, manteniendo sus posiciones anatómicas relativas. El grado de articulación puede dividirse de tres formas, dependiendo si los huesos están:

1. articulados
2. desarticulados pero asociados
3. desarticulados y aislados.

#### **6. Dispersión:**

La dispersión de uno o varios elementos óseos implica la separación y diseminación de los mismos desde una localidad hasta otra geográficamente distanciada (Fernández López, 2000). Los elementos óseos pueden clasificarse como:

1. Elemento autóctono (se encuentra en el mismo lugar donde ha sido producido; localidad; región; cuenca sedimentaria).

2. Elemento alóctono (se encuentran geográficamente distanciado del lugar donde fueron producidos).

## 7. **Integridad:**

La integridad hace referencia a cuan completos se encuentran los elementos óseos. Según Alcalá (1994) se puede establecer una clasificación para este mecanismo de alteración tafonómica a partir de dos variables: 1) tipo de rotura y 2) número de roturas. Normalmente, se suele clasificar la integridad de dos formas (véase Tomassini *et al.* 2010):

- a) Huesos enteros: los huesos se encuentran completos, con o sin algún tipo de fisura o grieta, estos preservan la totalidad de sus partes.
- b) Huesos rotos: los huesos se encuentran incompletos, presentan fracturamiento o fragmentación, perdiéndose una o más partes de un mismo hueso.

## 8. **Fragmentación:**

Se pueden establecer tres tipos de fracturas:

1. transversales
2. paralelas
3. oblicuas

Las fracturas transversales, se dan perpendiculares al eje mayor del elemento óseo, por lo su origen parece estar ligado a la etapa fosildiagenética. Esta fractura se da en ángulo recto respecto a la orientación predominante de las fibras de colágeno, indicando que el hueso ha perdido sus propiedades originales y ha adquirido otras durante el proceso fosildiagenético (Alcalá, 1994). Las roturas paralelas son el resultado de contracciones del tejido del hueso durante su meteorización bioestratinómica (Haynes, 1980). Por otro lado, las fracturas oblicuas y algunas paralelas, se dan preferentemente en huesos frescos (Shipman *et al.* 1981) indicando una fracturación previa a enterramiento. Esta última puede deberse a la acción de algún agente como transporte fluvial, carroñeros, pisoteo, entre otros. El número de fracturas que posee cada hueso es un indicativo de la intensidad del proceso que las generó (Alcalá, 1994).

### 2.2.2 Trabajo de gabinete

Tanto para la realización de la columna sedimentaria como para el análisis y asociación de las facies sedimentarias, se siguieron las metodologías propuestas por Allen (1983), Miall (1999), y Holbrook (2001). Se usaron las siguientes abreviaturas:

**Fh:** pelitas con estratificación horizontal

**Fm:** pelitas masivas

**Fc:** pelitas convolutas

**Sm:** areniscas masivas

**Sc:** areniscas convolutas

**St:** areniscas con estratificación entrecruzada tangencial

**Sh:** areniscas con estratificación horizontal

**So:** areniscas con estratificación ondulítica

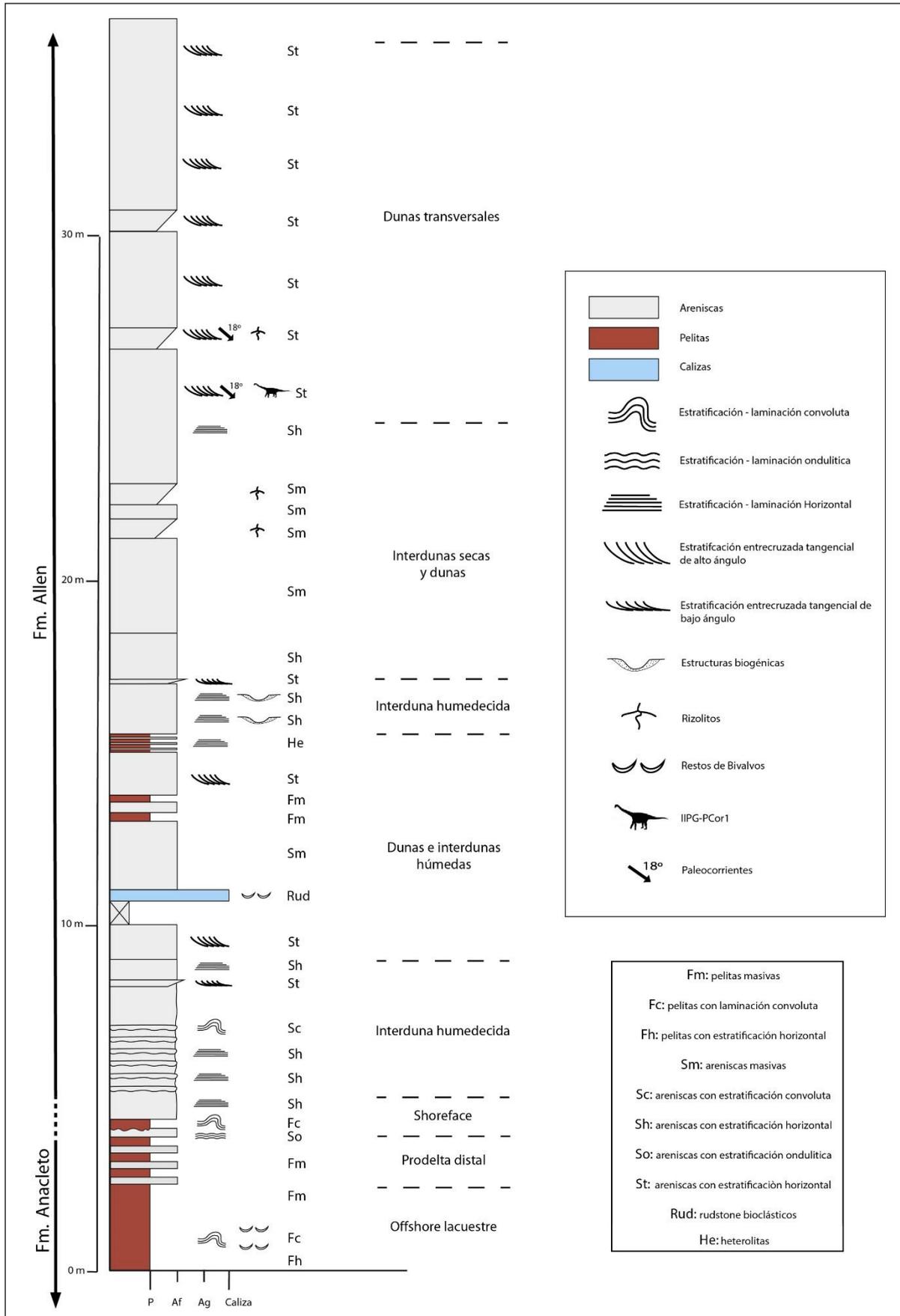
**He:** heterolitas

**Rud:** Rudstone bioclásticos

**Eb:** estructuras biogénicas

**Rz:** rizolitos.

El afloramiento se midió *in situ* y se modeló digitalmente mediante fotogrametría con el software Agisoft Metashape Professional ®. Para obtener ubicación, orientación y empaquetamiento de los restos se usaron otros programas de computación: con software Adobe Illustrator se realizó un mapa tafonómico; a partir de software Surfer versión 19, se realizó un mapa de curvas de nivel de la excavación, para observar la distribución espacial en el eje Z de los restos óseos. Con este último programa se calculó el volumen del yacimiento, para luego determinar el grado de empaquetamiento de los fósiles. Finalmente, se realizó un ortomosaico del afloramiento a partir de fotogrametría digital con el software Agisoft Metashape Professional ® y se contrastó con el mapa realizado manualmente.



**Figura 6:** Perfil estratigráfico de las Formaciones Anacleto y Allen, que afloran en Campo de Cuella. Los restos de IIPG-PCor1 corresponden a la Formación Allen.

## Capítulo 3 – Resultados

### 3.1 Paleontología sistemática

Saurischia Seeley, 1888

Sauropodomorpha Huene, 1932

Sauropoda Marsh, 1878

Titanosauria Bonaparte y Coria, 1993

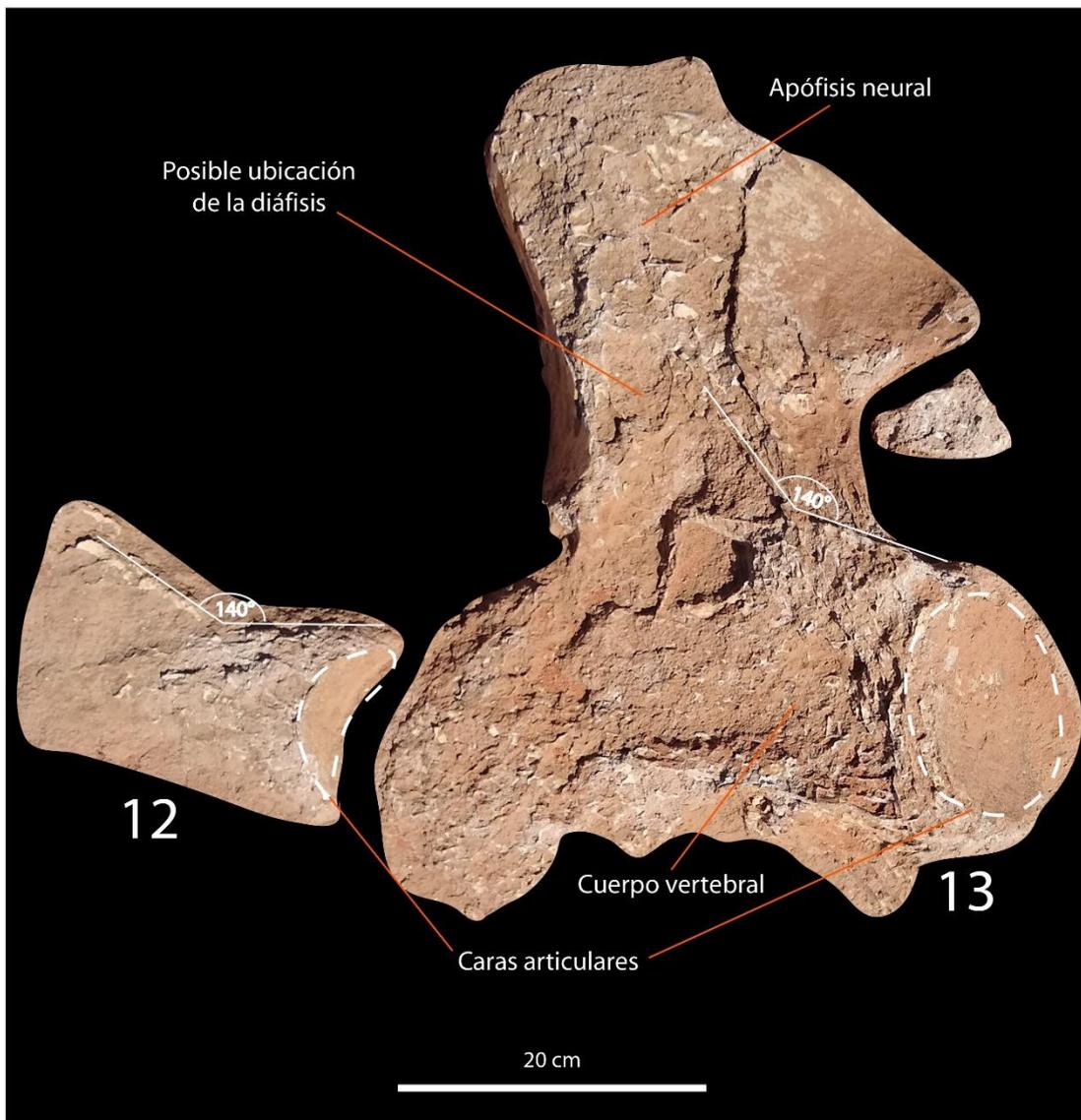
Titanosauria indet.

**Material:** Tres vértebras cervicales (IIPG-PCor1-12, 13 y 14), fragmentos de huesos apendiculares indeterminados (IIPG-PCor1-1, 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10 y 11) y fragmentos de tendones osificados (IIPG-PCor1-5 y 6).

**Material referido:** dos vértebras cervicales posteriores (IIPG-PCor1-12 y IIPG-PCor1-13).

**Descripción:** Las vértebras observadas son moderadamente alargadas, fuertemente opistocélicas, con sus caras articulares ubicadas por debajo del nivel de la apófisis transversal (Fig. 7). La vértebra más completa (IIPG-Pcor-13) tiene un centro vertebral cuya longitud aproximada es de 40 cm, mientras que la altura desde la base del centro vertebral hasta la punta de la espina neural es de 55 cm aprox. Se observa en ambas vértebras, con gran dificultad, una estructura triangular que podría tratarse de una apófisis transversal. Si se mide el ángulo formado por la línea del cuerpo vertebral en intersección con esta estructura, veremos que en ambas vértebras es de 140° (Fig. 7) indicando que se trata del mismo elemento.

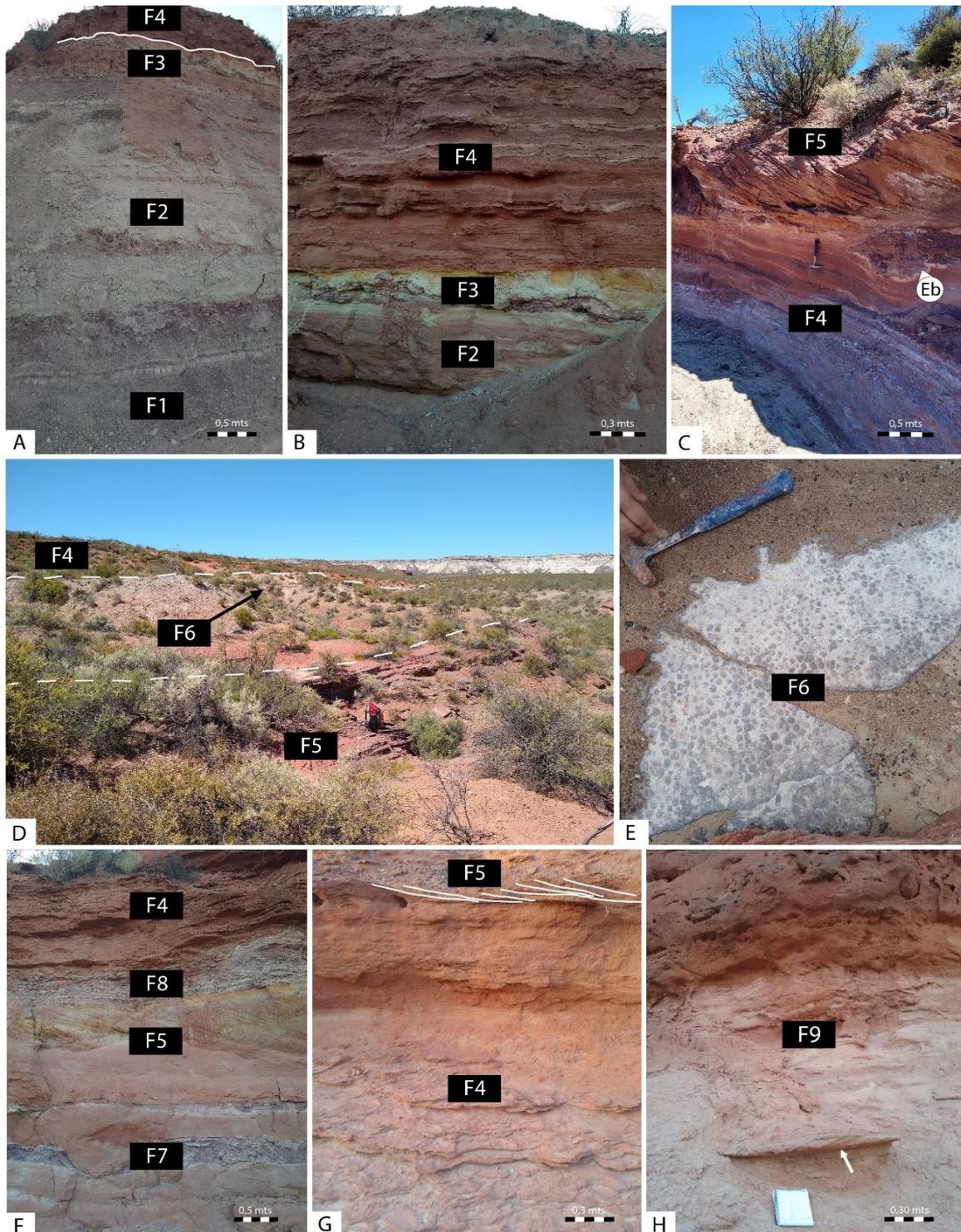
**Comentarios:** No es posible realizar una identificación taxonómica de la totalidad del material IIPG-PCor1, dado al gran deterioro que han sufrido las piezas, por lo que solo hacen inferencias sobre las tres vértebras. Debido a la proximidad y ubicación de todos los demás elementos óseos con respecto a estas, se interpreta que los restos hallados pertenecen a un mismo taxón de saurópodo titanosaurio.



**Figura 7:** Vértebras dorsales anteriores IIPG-PCor1-12 e IIPG-PCor1-13 en vista lateral izquierda.

### 3.2 Descripción de facies sedimentarias

Se reconocieron diez facies sedimentarias, las cuales se describen a continuación y se sintetizan en la Tabla 1. Estas, se agrupan en seis subambientes depositacionales, que, a su vez, componen dos asociaciones de facies principales.



**Figura 8:** Facies sedimentarias reconocidas en los afloramientos del Campo de Cuella, Paso Córdoba. **A,** paquetes de pelitas de *offshore* lacustre (F1) que se intercalan hacia arriba por areniscas tabulares correspondientes a facies de prodelta (F2) y culminan con depósitos de *shoreface* (F3) e interduna humedecida (F4). **B,** tope de la secuencia lacustre (F1 y F2) en contacto neto con facies de *shoreface* (F3), pasando a facies de areniscas finas con estratificación tabular planar de las interdunas humedecidas (F4). **C,** facies de interdunas humedecidas con estructuras biogénicas (Eb) por debajo de un *set* de dunas eólicas (F5). **D,** sucesión de facies de dunas eólicas (F5), *rudstones* bioclásticos (F6) generados y humedecidos (F4). **E,**

*rudstone* bioclásticos generados por depósitos de tormenta en *shoreface* lacustre (F6). **F**, intercalación de cuerpos lenticulares y tabulares integrados por areniscas finas bien seleccionadas, con estratificación entrecruzada tangencial o masiva (F5) junto con pelitas masivas (F7) y heterolitas (F8), correspondientes a dunas eólicas migrando sobre interdunas húmedas. **G**, dunas eólicas (F5) sobre interdunas humedecidas (F4). **H**, depósitos de interdunas secas (F9) interceptados por cuerpos lenticulares de areniscas gruesas con estratificación entrecruzada planar de bajo ángulo (flecha blanca) y algunas pelitas masivas subordinadas a estos.

**F1.** (Fm, Fh, Fc): Esta facies está compuesta por cuerpos tabulares y lenticulares de pelitas violáceas y rojizas de hasta 0,5 metros de espesor y de gran extensión lateral. Internamente, dichos cuerpos tienen un arreglo masivo. Estos, a su vez, se intercalan con niveles carbonáticos delgados. El conjunto de pelitas forma un *coset* de 3 metros de potencia (Fig. 8-A). Respecto al contenido fósil, son frecuentes los moldes de bivalvos del género *Corbicula* y algunos gasterópodos, y restos óseos de tortugas y peces pulmonados. La secuencia suma un espesor total de 3 metros.

Interpretación: La sucesión de pelitas masivas se debe a procesos de decantación propios de una pluma hipopícnica (Hyne *et al.*, 1979). La presencia de moldes de bivalvos del género *Corbicula*, indica existencia de cuerpos de agua estables, tales como lagos.

**F2.** (Fm, Fh, Fc) Esta facies se compone de una intercalación de cuerpos tabulares de pelitas y areniscas de grano fino, internamente masivos. Las pelitas tienen un color violáceo y las areniscas son de color gris claro. Juntos suman un espesor de 2 metros (Fig. 8-A). Nuevamente, están presentes los niveles delgados con carbonato.

Interpretación: La presencia de secuencias estratocrecientes y granocrecientes evidencian el incremento gradual de la energía hidráulica en esta parte de la secuencia (Ocampo-Díaz *et al.*, 2008). Se observa una relación promedio de arenisca mayor que lutita. Los flujos hipopícnicos que producen la depositación rápida del sedimento, ocasionarían la ausencia de estructuras sedimentarias y propiciarían la formación de estructuras de escape de agua (Mutti *et al.*, 2000). Esta facies se interpreta como un depósito de prodelta distal. Los extensos y delgados niveles de carbonatos masivos se habrían generado por precipitación inorgánica relacionada a variaciones físico-químicas de la columna de agua (Talbot y Allen 1996).

**F3.** (Fc y So): Esta se constituye de areniscas finas grisáceas con estratificación convoluta integrando un solo cuerpo tabular de 0,30 metros de espesor y gran continuidad lateral.

Tanto la base como el techo de esta facies se encuentra en contacto neto a erosivo con las facies adyacentes (Fig. 8-B).

Interpretación: La presencia de estructuras con deformación por carga de pequeña escala indica procesos de licuefacción de sedimentos vinculados a sustratos con una mínima pendiente (Leeder, 1999).

**F4.** (Sh, Sm, St, So, Eb): La facies F4 está compuesta por *cosets* de areniscas rojizas de grano medio, que se apoyan en contacto erosivo con el techo de la F3. La estratificación y laminación de los *sets* va desde horizontal a sub-horizontal, con algunos cuerpos de geometría poco definida y estratificación entrecruzada tangencial de bajo ángulo. Además, hay niveles con ondulitas simétricas de pequeña escala. Algunos estratos presentan sucesivas depresiones cóncavas de poco diámetro y baja profundidad. Estas facies pueden variar de 2 a 4 metros de espesor (Fig. 8-B, F, G, H y D).

Interpretación: La alteración de la arquitectura sedimentaria primaria, probablemente se deba a que el sustrato estaba influenciado por el nivel de la capa freática (Mountney y Thompson, 2002). Este nivel freático próximo a la superficie, otorga humedad al sustrato e incluso puede acumular agua en algunos sectores, explicando así las pequeñas ondulitas simétricas presentes (So). La humedad genera adherencia de arena en suspensión sobre la superficie, no permitiendo su transporte eólico (Buatois y Echeverría, 2019).

Las depresiones cóncavas observadas en algunos estratos (Eb), son deformaciones hechas por una carga puntual, probablemente causadas por el pisoteo de grandes vertebrados. Cabe destacar que, en cañadón del Desvío, a tan solo pocos kilómetros, Díaz-Martínez *et al.* (2018) describieron numerosas pisadas de similar porte hechas en facies similares a estas. Por otro lado, Paz *et al.* (2014) detectaron varias icnitas de vertebrados en estas facies, a tan solo cientos de metros del Campo de Cuella.

**F5.** (St, Sm): Esta está conformada por *sets* tabulares de 0,30 m a 1 m de espesor con base neta a erosiva, y centenares de metros en extensión lateral. Internamente se componen de areniscas finas bien seleccionadas, con estratificación entrecruzada tangencial alto ángulo que llega a transformarse lateralmente en sub-horizontal, o, estratos con arreglo interno masivo (Fig. 8-C, F y G). Son comunes las láminas de 1 a 2 cm de espesor masivas o con gradación inversa.

Interpretación: Los cuerpos tabulares de areniscas finas bien seleccionadas con estratificación entrecruzada tangencial indicarían la presencia de dunas eólicas transversales de pequeña escala (Mountney, 2006). Las mismas están en contacto directo con la F4 lo que indicaría que son el producto de la movilización de los sedimentos en la etapa de nivel freático bajo, en esta etapa la adherencia de los granos de arena por humedad disminuye o se anula lo que facilitaría el transporte y su depositación generando estas dunas de menor escala. La presencia de láminas de areniscas masivas o con gradación inversa es indicativa de procesos de *grainfall* y *grainflow* combinados (Collinson, 1986). Los niveles de areniscas masivas (Sm), podrían deberse a la actividad de organismos bioturbadores que destruyen la arquitectura interna (St) del sedimento, o bien, ser depósitos de mantos de arena ubicados entre las dunas (Langford, 1989).

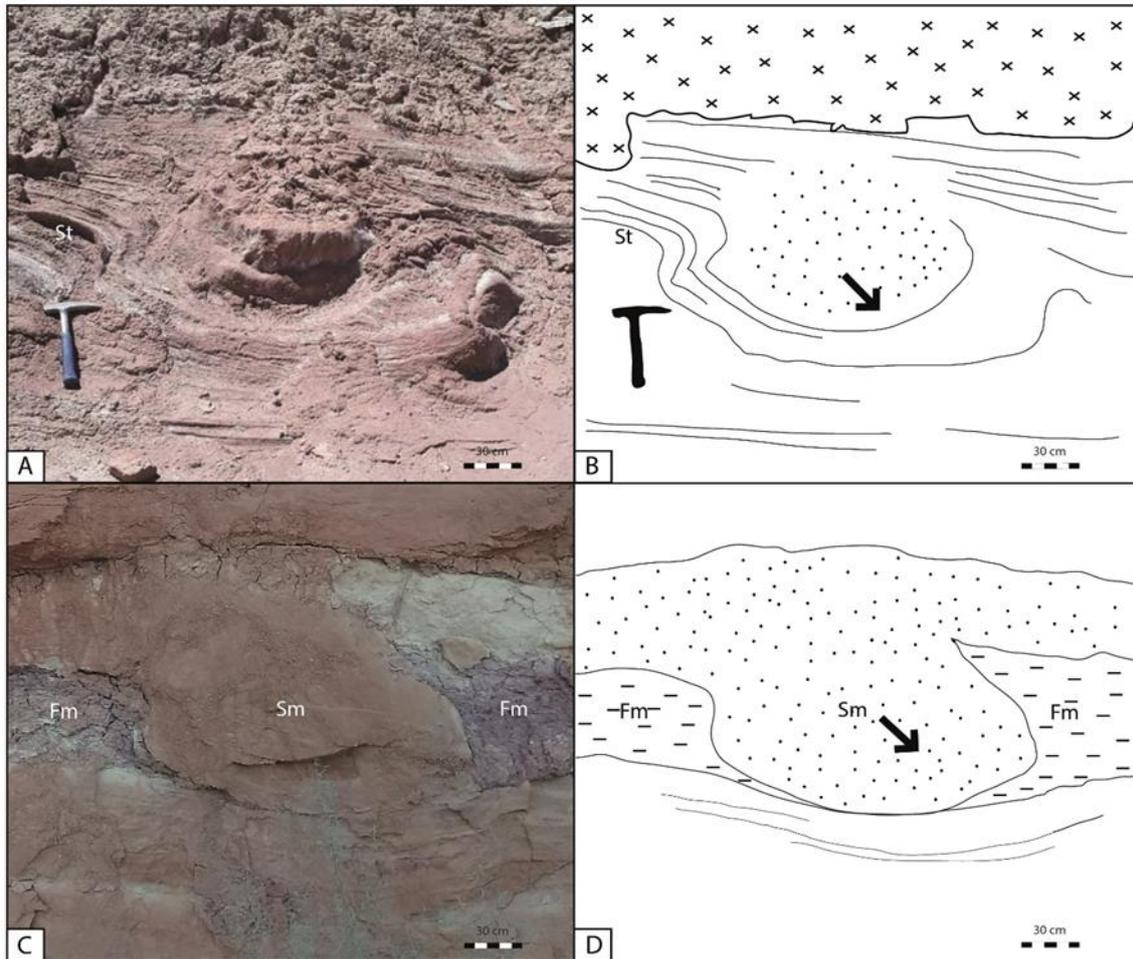
**F6. (Rud):** Cuerpo de geometría tabular de decímetros de espesor y gran continuidad lateral. Se compone de bioclastos integrados por conchillas de bivalvos atribuidos al género *Corbicula* y algunos especímenes de gastrópodos (Paz *et al.*, 2014) inmersos en una matriz fina. Este estrato tiene una variación lateral en el grado de empaquetamiento y disposición de los bivalvos. Las valvas pueden estar cóncavas hacia arriba en posición sub-horizontal y desarticuladas (Paz *et al.*, 2014) o bien, cóncavas hacia abajo en posición horizontal (Fig. 8-E). La roca se clasifica como un *rudstone*.

Interpretación: La presencia de rocas carbonáticas del tipo *rudstone*, generalmente, refleja la ocurrencia de turbulencia episódica en un ambiente depositacional dominado por sedimentación de lodo de baja energía (Seilacher, 1982). La desarticulación de las valvas y el bajo grado de fragmentación, indicarían que la reelaboración de las conchillas fue por un breve evento de depositación, propio de concentraciones de olas de tormenta (Fürsich y Oschmann, 1993).

**F7. (Fm):** Esta facies consta de cuerpos tabulares y lenticulares de pelitas masivas, con decímetros de espesor y poca extensión lateral (Fig. 8-F). Son comunes las estructuras de deformación por carga con un componente de esfuerzo oblicuo al plano del estrato (Fig. 9-C y D). También son frecuentes las galerías sub-horizontales y verticales meniscadas similares al icnogénero *Taenidium*.

Interpretación: Esta facies pelítica (Fm), se atribuyen a la decantación de fangos en aguas estancadas sin efecto de las corrientes de fondo o de la influencia de oleaje (Mescolotti, 2019). Una capa freática relativamente alta puede generar las condiciones que promueven

concentraciones locales de estructuras biogénicas en áreas de interdunas (Krapovickas *et al.*, 2016). Las trazas del icnogénero *Taenidium*, han sido a su vez reconocidas ampliamente por Paz *et al.* (2014) dentro del propio Paso Córdoba.



**Figura 9:** Estructuras de deformación por carga puntual. **A**, facies F5 cuya deformación tiene una componente oblicua al plano del estrato. **B**, se repite la morfología de la deformación, esta vez con una facie de areniscas masivas (F5) adentrándose en un cuerpo lenticular de pelitas (F7).

**F8. (He):** Esta facies se constituye de láminas de fango y arena, que determinan una heterolita arenosa (Fig. 10). Esta se dispone en un solo cuerpo tabular de pocos decímetros de espesor y decenas de metros de extensión lateral, cuyo contacto en base y techo es neto con las facies adyacentes (Fig. 8-F).

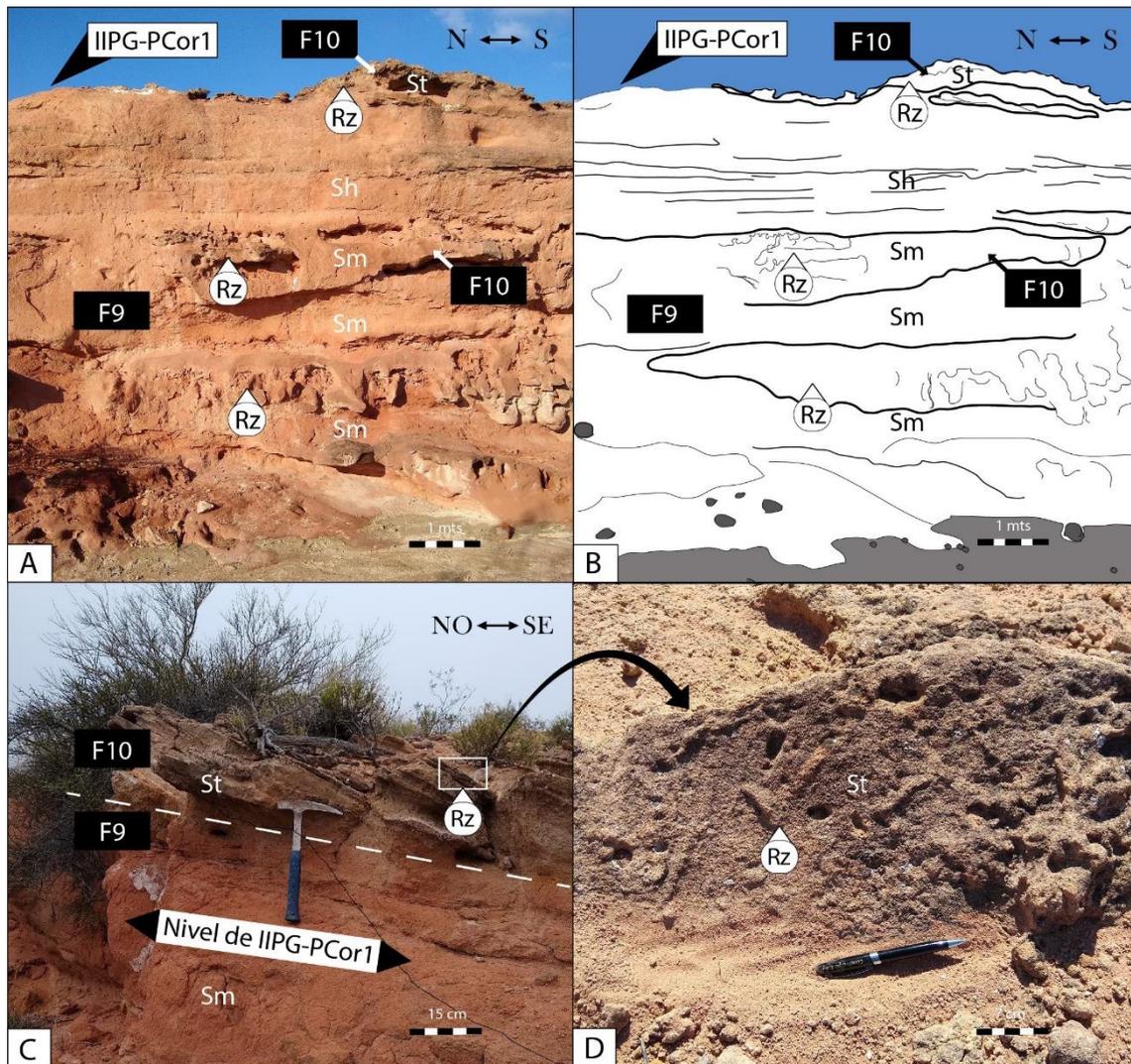
Interpretación: Esta facies se vincularía a una alternancia de procesos de decantación y tracción-decantación principalmente en áreas laterales de cuerpos arenosos principales (Otharán *et al.* 2018).



**Figura 10:** Se observan las caras de avalancha de una duna eólica (F5) representadas por areniscas con estratificación tangencial, (St), que se encuentran debajo de una interduna húmeda (F8) conformada por heterolitas arenosas (He) con laminación horizontal y ondulítica (So). Lapicera como escala: 15cm.

**F9.** (Sh, Sm, Rz): Esta se constituye de cuerpos con geometría tabular compuestos de areniscas rojizas de grano fino, masivas o con estratificación horizontal planar (Fig. 8-H). Estos son cortados por algunos escasos cuerpos lenticulares de pequeña escala, compuestos de areniscas de grano grueso con estratificación entrecruzada planar de bajo ángulo (Fig. 8-H; flechas blancas). Son comunes las trazas aisladas de rizolitos.

Interpretación: La presencia de areniscas laminadas con gradación inversa se produce por la migración lateral de sistemas de ondulitas eólicas, o el aplanamiento de ondulitas eólicas preexistentes a causa de fuertes vientos (Hunter, 1977). Si bien la preservación de laminación ondulosa puede ocurrir, a veces, las láminas internas no se distinguen debido a la uniformidad del tamaño del grano (Hunter, 1977). Esta carencia de arquitectura tiene sentido si se tiene en cuenta el buen grado de selección presente en todas las areniscas de la secuencia.



**Figura 11:** Posición estratigráfica de IIPG-PCor1, ubicado dentro de facies de dunas eólicas. **A**, sección transversal-oblicua de facies de interdunas secas (F9: Sh y Sm) y dunas transversales (F10: Sm, St y Rz) en las cuales yacen los restos fósiles. **B**, dibujo de la sección. **C**, sección longitudinal de duna (St) apreciándose el buzamiento predominante hacia el SE. **D**, superficie de duna estabilizada por cementación de rizolitos (Rz).

**F10.** (Sm, St, Sh, Rz): Estas facies se encuentran compuestas por una secuencia de cuerpos de geometría lenticular de gran escala (6-10 metros de espesor y centenares de metros de extensión lateral) integrados por areniscas rojizas de grano fino bien seleccionadas que se presentan tanto masivas (Sm) como con estratificación tangencial (St) de alto ángulo de inclinación (mayor a 30 grados) y rumbo predominante al SE (Fig. 11 - A y B). Las facies St contienen gran cantidad de rizolitos de 1 cm de diámetro y hasta 20 cm de longitud (Fig. 11-C). Las facies Sm solo albergan algunas trazas de rizolitos aisladas.

Estas facies cubren los restos óseos de un dinosaurio saurópodo (IIPG-PCor1) y se intercalan con *sets* tabulares o cuneiformes que poseen estratificación horizontal (Sh) o masiva (Sm), de idéntica litología y gran extensión lateral (F9).

Interpretación: Los cuerpos tabulares y lenticulares de gran escala, compuestos por areniscas finas bien seleccionadas y estratificación entrecruzada tangencial de alto ángulo indicarían la presencia de dunas eólicas transversales (Mountney, 2006). La mayoría de las dunas presenta un consistente rumbo de inclinación SE, que afirmaría la existencia una paleocorriente predominante (Kocurek, 1996).

### 3.3 Asociación de facies

#### 3.3.1 Asociación de facies lacustres

##### Sección inferior de la secuencia:

Hacia el inicio de la secuencia, se reconoce una primera asociación de facies que consiste en sistemas lacustres conformados por cuerpos de agua someros de 2 a 3 km de extensión. Aquí, sus organismos estaban sometidos a un estrés ambiental, probablemente relacionado con variaciones de salinidad del agua; esto queda evidenciado por la abundancia de un mismo taxón de bivalvo (*Corbicula*). En estos sistemas se identificaron depósitos pelíticos de *offshore* lacustre (F1), depósitos pelíticos y arenosos de prodelta distal (F2), y zonas marginales de lago (*shoreface*) con dominio casi exclusivo de fracción arena fina; estos en su conjunto suman un espesor total de 5 metros (Fig. 8-A). Para que se puedan formar depósitos espesos de pelitas masivas, es necesaria la decantación de la fracción pelítica dentro de cuerpos de agua medianamente profundos y con baja energía, a donde solo llegan los sedimentos transportados por la parte distal de una pluma hipopícnica (Hyne *et al.*, 1979). Durante la generación del prodelta distal, la depositación de las fangolitas se debería a la ralentización del flujo hipopícnico, propiciando la decantación de la fracción fina, mientras que la fracción arenosa, se depositaría al comienzo del flujo durante el momento de mayor energía. Las corrientes generadas por los vientos que interactuaban con la superficie del agua, también pudieron redistribuir los sedimentos para luego ser depositados en el lecho del lago por decantación. La disminución en el contenido de pelitas (F1) y la aparición cada vez más frecuente de areniscas llegando a la parte superior de la secuencia (F2) es indicativa de un aumento en

**Tabla 1. Resumen de facies sedimentarias analizadas en Campo de Cuella.**

Facies	Código	Litología	Contenido fósil	Estructuras biogénicas	Asociación de facies	
					Subambiente deposicional	AF
F1	Fm, Fh o Fc	Pelitas	Moldes de bivalvos ( <i>Corbicula</i> ), gasterópodos, y restos óseos de tortugas y peces pulmonados.	No se observaron	Offshore lacustre	
F2	Fm y Fh	Intercalación de pelitas y areniscas de grano fino a muy fino	No se observó	No se observaron	Prodelta distal	
F3	Fc y So	Areniscas de gran fino	No se observó	No se observaron	Shoreface lacustre	
F6	Rud	Carbonática bioclástica	Conchillas y moldes de bivalvos ( <i>Corbicula</i> )	No se observaron		
F7	Sm	Pelitas masivas	No se observó	Galerias meniscadas del icnogénero <i>Taenidium</i>	Desarrollo de cuerpos de agua	Interduna húmeda
F8	He	Heterolitas arenosas	No se observó	No se observaron		
F4	Sh, Sm, St, So, Eb	Areniscas de grano medio	No se observó	Ícnitas de grandes vertebrados	Fluctuación recurrente del nivel freático	Interduna humedecida
F5	St y Sm	Areniscas de grano fino con estratificación entrecruzada tangencial	No se observó	No se observaron	Dunas eólicas de menor escala	
F9	Sh, Sm, Rz	Areniscas de grano fino con estratificación horizontal	No se observó	Rizolitos	Interduna seca	
F10	Sm, St, Sh, Rz	Areniscas de grano medio con estratificación entrecruzada tangencial	Restos óseos de un saurópodo y dientes de terópodos	Rizolitos	Dunas transversales de gran escala	

la energía hidráulica del sistema, siendo coherente con la cercanía hacia la línea de costa, influenciada por agentes como el viento o flujos de descarga hacia el interior del lago. Los niveles delgados de carbonatos masivos, asociados a las pelitas, se producen con la precipitación química favorecida por fluctuaciones estacionales en la temperatura del agua (Paz *et al.* 2014). La zona de *shoreface* (F3), se encuentra representada por extensos depósitos de areniscas finas con estratificación convoluta y areniscas rojizas finas, con presencia de ondulitas simétricas. La estratificación convoluta sería producida durante el escape de fluidos (Fig. 8-B), indicando que el sedimento estaba en condiciones de arena movediza (McKee *et al.*, 1967). A su vez, las ondulitas simétricas indicarían que los cuerpos de agua poseerían su mínima profundidad, siendo influenciados por el oleaje generado por los vientos.

### 3.3.2 Asociación de facies eólicas

#### Sección media de la secuencia:

Se integra por facies producidas en sistemas eólicos que, en ocasiones, se encuentran interdigitadas con algunos depósitos de los sistemas lacustres previos, o al menos, producidos en entornos que derivan de ellos. Estas asociaciones de facies indican que hubo convergencias entre ambos ambientes, determinadas en las líneas de costa de los cuerpos lacustres, o bien, en la periferia de extensas interdunas inundadas por agua, que probablemente aun no estaban desconectadas de estos o eran afectadas por un nivel freático activo. Los subambientes eólicos que se ven en contacto con las facies lacustres son: interdunas humedecidas (F4; Fig. 8-B), compuestas por *cosets* tabulares de areniscas finas con estratificación horizontal convoluta, ondulitas simétricas y estructuras biogénicas (Fig. 7-C); dunas eólicas (F5; Fig. 8 - C, D y F), determinadas por areniscas finas bien seleccionadas con estratificación tangencial de alto ángulo (Mountney, 2006); interdunas húmedas, conformadas por cuerpos tabulares y lenticulares de pelitas violáceas masivas (F7; Fig. 8-F), heretolitas arenosas (F8; Fig. 10) y *rudstones* bioclásticos (F6; Fig. 8-E) con contenido de bivalvos del género *Corbícula*.

Las facies de interdunas humedecidas (F4), se generarían durante momentos de descenso del nivel freático. El sustrato se vería lo suficientemente humedecido como para favorecer la adherencia de arena transportada por el viento y otorgaría una superficie adecuada para la preservación las estructuras biogénicas (Fig. 8-C: Eb).

En las facies de dunas F5, los niveles de areniscas masivas (Sm), podrían deberse a la actividad de organismos bioturbadores que destruyen la arquitectura interna (St) del sedimento, o bien, ser depósitos de mantos de arena ubicados entre las dunas (Langford, 1989). La gran selección de las areniscas no permite detectar estratos con gradación inversa en esta parte de la secuencia, típicos de ambientes eólicos. Tampoco se observaron estructuras de deflación. La naturaleza del material de fuente es un factor influyente en la textura de los depósitos eólicos (Mountney, 2006). Respecto a los cuerpos pelíticos de las facies F7, la depositación de estos sedimentos ocurriría por decantación de fangos en aguas estancadas sin efecto de las corrientes de fondo o de la influencia de oleaje (Mescolotti, 2019). Las heterolitas arenosas con laminación ondulítica acumuladas en bancos de geometría tabular de poco espesor y escasa extensión lateral de la F8, corresponden a depósitos de interduna húmeda (Kocurek y Dott 1981). La presencia de rocas carbonáticas del tipo *rudstone* (F6), generalmente, refleja la ocurrencia de turbulencia episódica en un ambiente depositacional dominado por sedimentación de lodo de baja energía (Seilacher, 1982). La desarticulación de las valvas, y el bajo grado de fragmentación, indicarían que la reelaboración de las conchillas fue por un breve evento de depositación, propio de concentraciones de olas de tormenta (Fürsich y Oschmann, 1993).

Los depósitos de areniscas finas bien seleccionadas con estratificación tangencial (F5) intercalados con estas facies pelíticas (F6, F7 y F8) generadas en presencia de cuerpos de aguas, se interpretan como depresiones de interdunas húmedas formadas en un campo de dunas eólico (Kocurek, 1981). En las cercanías del Campo de Cuella, Paz *et al.* (2014) también interpretaron estas facies como depósitos de interduna húmeda. A su vez, éstos autores encontraron grietas de desecación y estructuras de deformación por carga, acompañados por un registro icnológico que incluye pisadas de vertebrados y aves. Esto indica que existieron periodos de desecación por exposición subaérea y periodos de mayor humedad con presencia de agua, a causa de la variación del nivel freático. En sistemas eólicos modernos, Langford (1989) observó que las interdunas pueden recibir sedimentos, tanto por ubicarse en las márgenes de un sistema fluvial, como por inundaciones provenientes del agua subterránea. Los extensos estratos pelíticos, con centenares de metros de extensión lateral (Paz *et al.*, 2014) son diagnósticos de “*ergs*” caracterizados por un bajo suministro de arena y dunas pequeñas, a menudo espacialmente aisladas (Simpson y Loope, 1985; Loope y Simpson, 1992).

Sección media-superior de la secuencia:

Los depósitos de este tramo de la secuencia están conformados por facies de areniscas finas bien seleccionadas con estratificación horizontal y tabular de arreglo interno masivo, correspondiente a interdunas secas (F9) y pequeñas dunas subordinadas. Por encima de estas, le sigue una potente sucesión de *sets* de areniscas con estratificación tangencial de alto ángulo y gran escala, correspondiente a dunas transversales (F10). Estos depósitos suman un espesor total de más de 20 metros.

La presencia de areniscas laminadas con gradación inversa se produce por la migración lateral de sistemas de ondulitas eólicas, o el aplanamiento de ondulitas eólicas preexistentes a causa de fuertes vientos (Hunter, 1977). Las ondulitas eólicas forman este tipo de depósitos con arena dispuesta laminarmente en interdunas secas (Mountney, 2006). Estas facies ya se han interpretado como depósitos de interdunas secas por Armas y Sánchez (2013) y Paz *et al.* (2014) en afloramientos cercanos al área de estudio. La presencia de pequeños cuerpos lenticulares de areniscas medias con estratificación entrecruzada planar, que cortan los depósitos de interdunas secas, podrían atribuirse a canales aluviales efímeros que transitaban la superficie de las interdunas. La estratificación entrecruzada tangencial de alto ángulo (St) resulta de la migración de dunas en ambientes eólicos (Mountney, 2006); esto es coherente con la geometría lenticular de gran escala en la que se desarrolla dicha estratificación. La mayoría de las dunas presenta un consistente rumbo de inclinación SE, lo cual afirmaría la existencia una paleocorriente predominante (Kocurek, 1996). La intercalación *sets* de areniscas masivas (Sm) con *sets* de areniscas estratificadas tangencialmente (St), ambos con presencia de rizolitos (Rz), indicaría cambios en la intensidad de bioturbación. La preservación de la estratificación del tipo St se debe a un grado bajo o moderado de bioturbación, asignable a 1 o 2 (sensu Taylor y Goldring, 1993) con las estructuras sedimentarias físicas dominado sobre las estructuras biogénicas (Fig. 11-D). En cambio, la ausencia de arquitecturas primarias en las facies Sm, se debe a una intensa obliteración por parte de los rizolitos, sin preservación de ninguna estructura (Taylor y Goldring, 1993). En estas facies, solo se preservan algunas rizoconcreciones aisladas. La presencia de rizolitos es indicativa de suelos geomorfológicamente estables para el crecimiento de plantas, alta permeabilidad del sedimento hospedante y presencia de fuentes de iones calcio (Loope, 1988). Estas facies indicarían momentos de estabilidad de las dunas eólicas, con pausas en la sedimentación. Los depósitos tabulares de areniscas

estratificadas horizontalmente (Sh) pueden interpretarse como zonas de interduna entre las dunas transversales (St y Sm).

### 3.4 Tafonomía de IIPG-PCor1

A continuación, se tratarán de a una, las principales características tafonómicas que hacen a la historia bioestratinómica de IIPG-PCor1. Esta implica los procesos a los que este individuo fue sometido en la biosfera, luego de su muerte, pasando por la biodegradación de tejidos, desarticulación del esqueleto, la fragmentación, meteorización, reorientación, hasta finalmente ser enterrado. En la desarticulación y fragmentación de los restos, tiene especial preponderancia la acción de organismos carroñeros y la meteorización.

#### 3.4.1 Estratigrafía

Como se menciona anteriormente, los restos de IIPG-PCor1 se encuentran en la parte superior de la secuencia (Fig. 6). En el nivel de los huesos, no se puede distinguir ninguna estructura sedimentaria, ni tampoco la base o techo de los estratos. Los restos tienen por debajo una sucesión de cuerpos lenticulares y tabulares, compuestos de areniscas finas masivas bien seleccionadas que suelen presentar niveles concrecionales de rizolitos (Fig. 11-A y B). Por encima, se han identificado varios niveles con estratificación entrecruzada tangencial de alto ángulo (Fig. 11-C), con gran cantidad de trazas de rizolitos. Estos se disponen en *sets* de gran potencia que suman una secuencia de más de 20 metros de espesor.

#### 3.4.2 Características tafonómicas

##### *Integridad:*

El conjunto de restos óseos se encontró en muy malas condiciones de preservación. El estado de integridad de IIPG-PCor1 consta de huesos rotos (IIPG-PCor1-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 y 11 = 76,92%), y las tres vértebras cervicales (IIPG-PCor1-12, 13 y 14 = 23,08%) que pueden considerarse como enteras, pese al deteriorado estado que presentan por procesos propios de la meteorización y exhumación. Estas últimas, se conservan en parches con gran cantidad de pequeños fragmentos a su alrededor que pueden dar una idea de su aspecto y tamaño original (Fig. 12-B).

##### *Fragmentación:*

Los elementos óseos que presentan fracturas definibles son IIPG-PCor1-1, 3 y 8. El primero, (IIPG-PCor1-1) es un hueso apendicular indeterminado; tiene un total de seis fracturas, siendo cuatro de apariencia longitudinal y dos oblicuas (Fig. 2-A). El segundo,

(IIPG-PCor1-3) es un fragmento de hueso apendicular indeterminado. Este contiene siete fracturas en total; cinco transversales y tres longitudinales (Fig. 2-B). El tercer hueso, corresponde a otro fragmento apendicular (IIPG-PCor1-8), cuyas fracturas son en total seis; cinco oblicuas y una transversal (Fig. 3-A). El mal estado general no permitió un estudio osteológico en la mayoría de los huesos.

*Grado de articulación:*

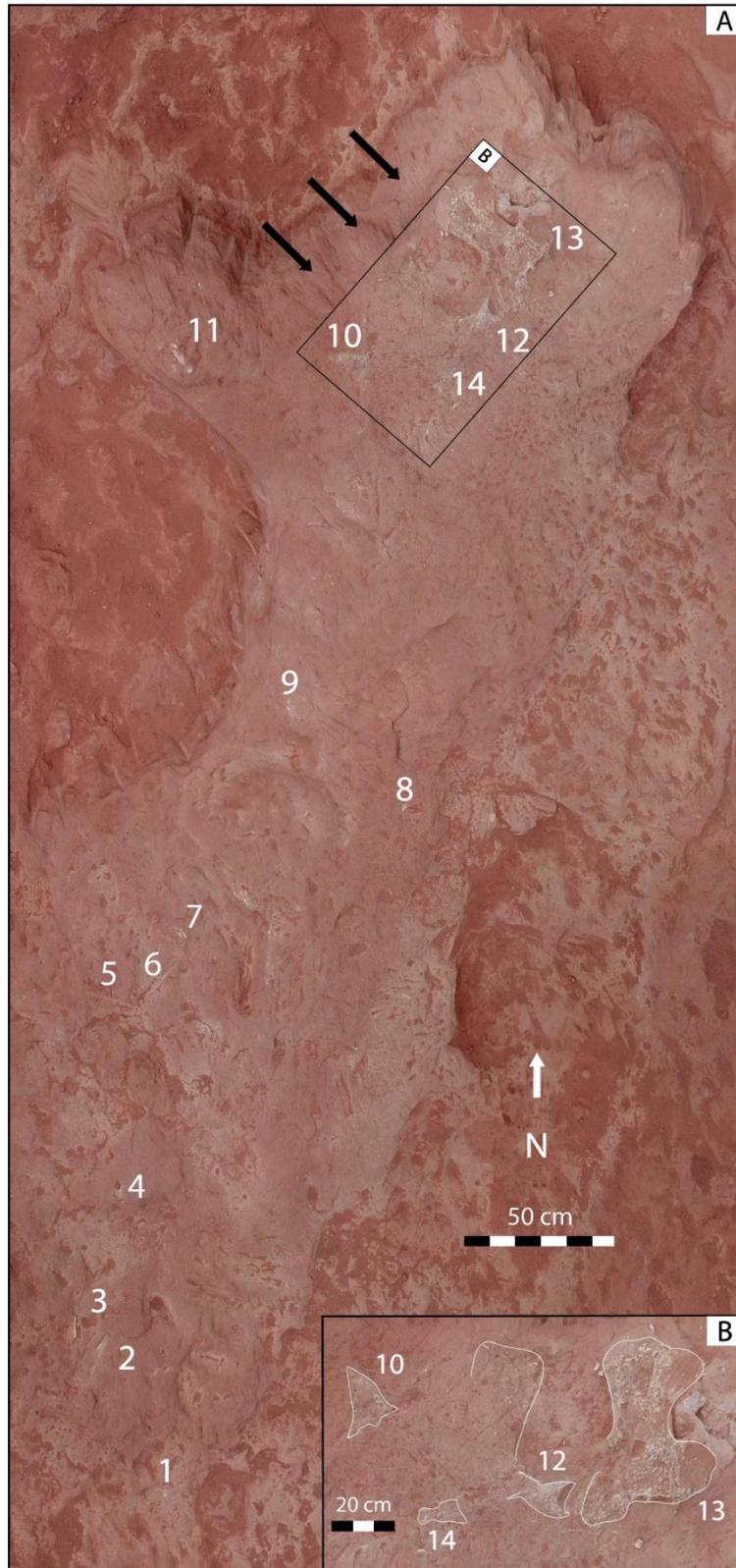
Solo se encuentran articuladas las tres vértebras cervicales (IIPG-PCor1-12, 13 y 14). Los demás elementos óseos, correspondientes a fragmentos de huesos apendiculares y tendones (IIPG-PCor1-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 y 11) se encontraron totalmente desarticulados, pero asociados (Fig. 12-A y B; Fig. 13).

*Orientación:*

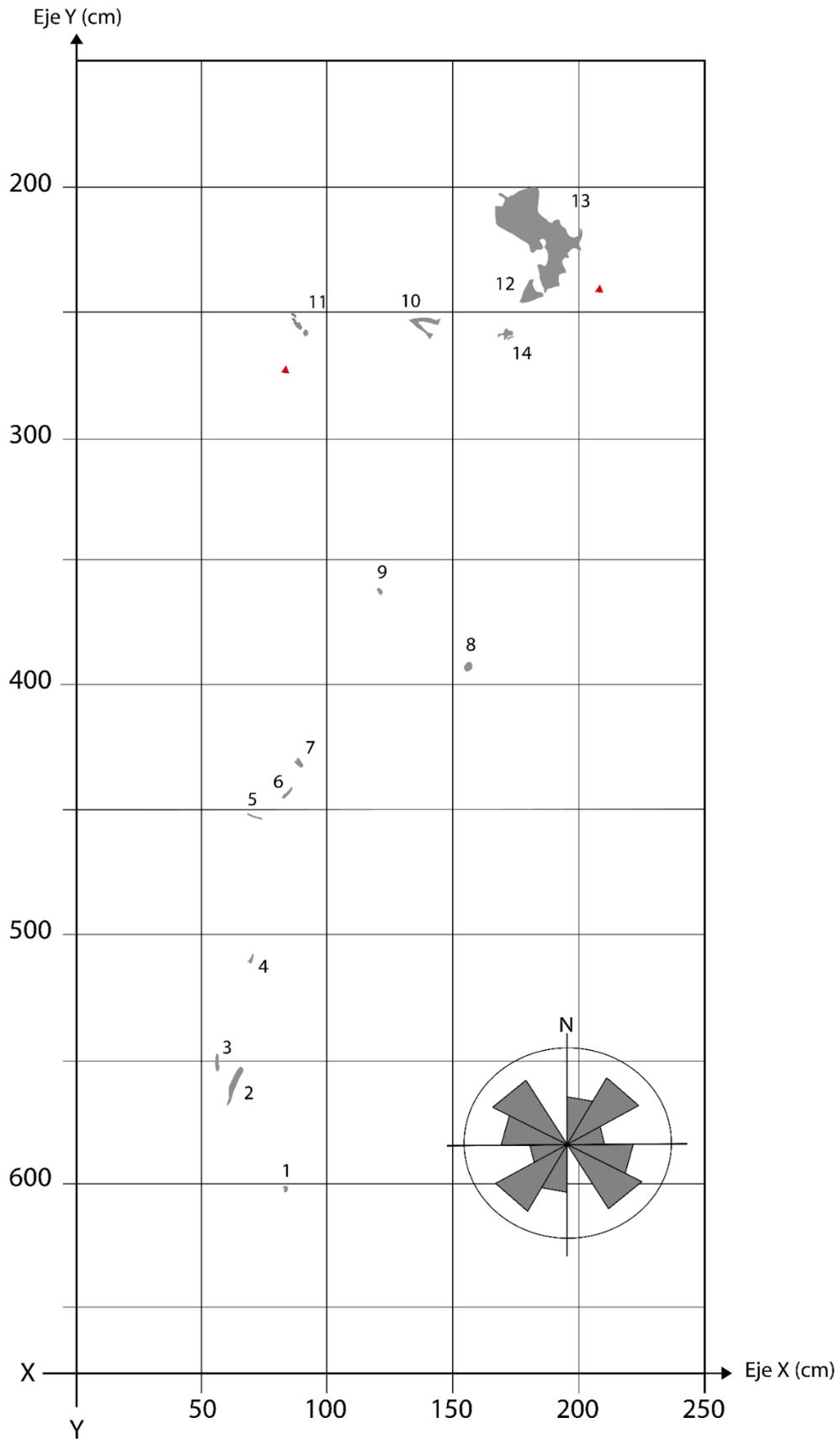
Respecto a la orientación, en el gráfico de rosas no se observó ninguna dirección preferencial, más bien, están distribuidos de manera azarosa (Fig. 13). El eje imaginario que forman las tres vértebras y los demás restos, tiene una dirección noreste, siendo casi perpendicular a las paleocorrientes dominantes de las dunas, que van hacia el sureste (Fig. 12).

*Empaquetamiento:*

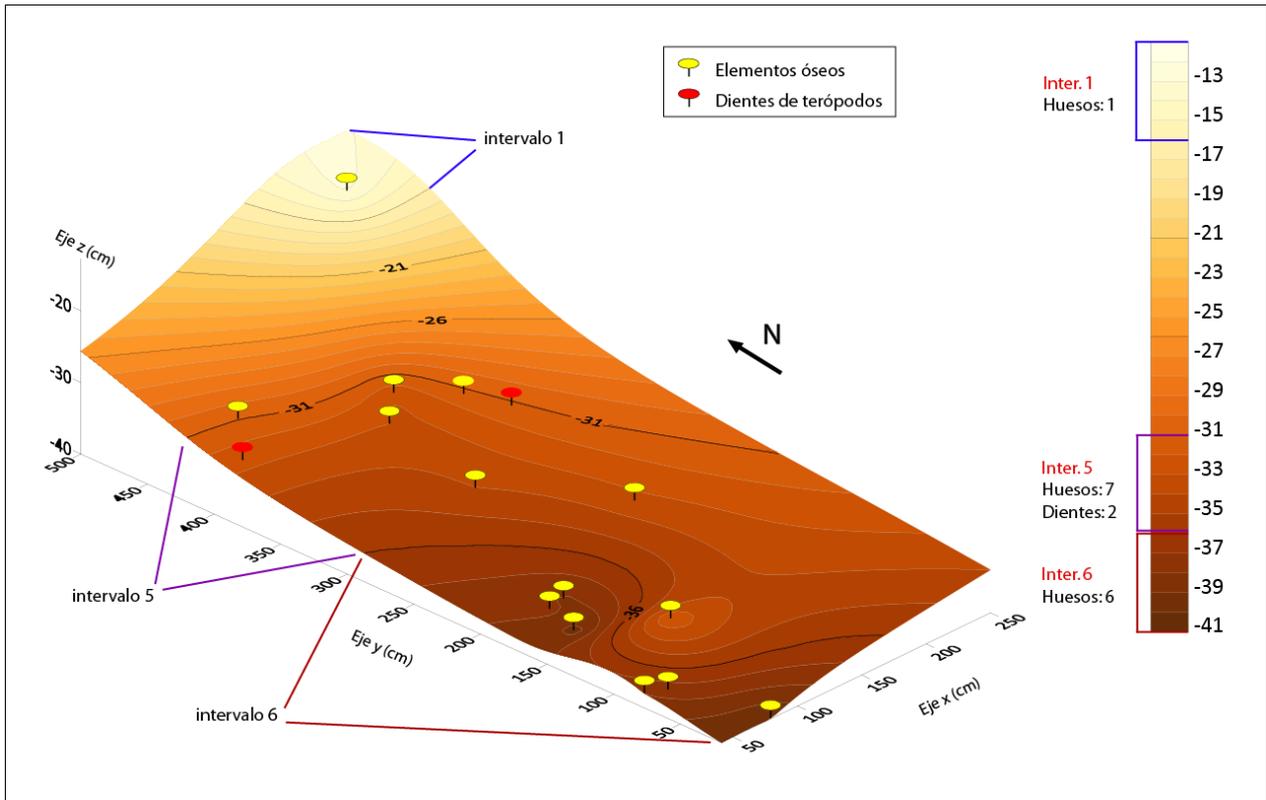
Los restos se encontraron dispersos en una superficie de aproximadamente siete metros cuadrados. El volumen de roca total que contiene los fósiles, es de aproximadamente 3,114 metros cúbicos, por lo que se calcula una densidad de empaquetamiento de huesos de 0,19 huesos /m<sup>3</sup>. La Figura 14 muestra en exagerado relieve, las diferencias de altura entre los huesos encontrados en la excavación. Estas se pueden percibir con ayuda de 6 intervalos de 5 cm, en los que se dividió la profundidad total de la roca hospedante, tomados a partir del hueso más superficial hasta el más profundo. Los siguientes intervalos contienen huesos: intervalo 1) contiene un elemento óseo de saurópodo, que consistiría en la cúspide de una vértebra (IIPG-PCor1-13) que es el elemento óseo con mayor relieve de la excavación, marcando -13 cm de profundidad en el comienzo de su cara más expuesta. Intervalo 5) contiene siete elementos óseos de saurópodo (IIPG-PCor1-4, 8, 9, 10, 11, 12 y 14) y dos dientes de terópodos (IIPG-14 y 15) ubicándose dentro de los -35 a -31 cm de profundidad. Intervalo 6) tiene seis elementos óseos de saurópodo (IIPG-PCor1-1, 2, 3, 5, 6 y 7) en una profundidad -41 a -36 centímetros, siendo IIPG-PCor1-1 el más bajo de toda la excavación (-41 cm).



**Figura 12:** Mapa tafonómico del yacimiento: las flechas negras indican la dirección de avance de las antiguas dunas. **A**, vista en planta de la distribución de los elementos óseos (IIPG-PCor1-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11). **B**, imagen aumentada de vértebras cervicales articuladas (IIPG-PCor1-12, 13 y 14), se observa el contorno estimado de los elementos vertebrales (líneas blancas).



**Figura 13:** Ubicación espacial en X-Y de los restos óseos de IIPG-PCor1 (color gris) y dientes de terópodos (triángulos rojos), junto con gráfico de rosas de las orientaciones predominantes.

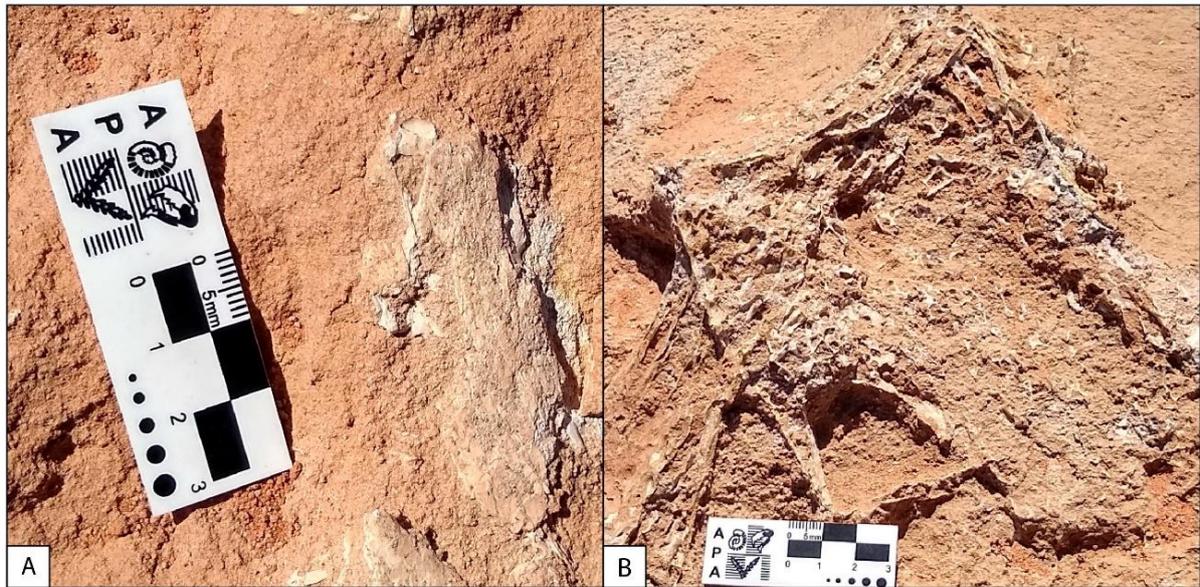


**Figura 14:** Ubicación espacial X-Y-Z de los elementos óseos de IIPG-Pcor1 y curvas de nivel de la excavación. Profundidad total = -41 cm, con 6 intervalos compuestos por curvas de nivel (líneas negras) con 5 cm de equidistancia.

#### *Meteorización:*

El total de los restos óseos presentaron indicios de meteorización (Tabla 2). Del total hallado, el 76,92% (fragmentos de huesos apendiculares, tendones osificados, e indeterminados) presentaron grado de meteorización 1 (*sensu* Fiorillo, 1988; Fig. 15-A) y el 23,07% restante (vértebras cervicales) presentaron grado de meteorización 2 (Fig. 15 - B).

Los huesos apendiculares presentan únicamente grietas paralelas a la dirección de elongación de las fibras, asignándose a un estadio 1 de meteorización. En las vértebras, además de los claros indicios de exhumación que han removido la corteza superficial del hueso, se observan capas donde la meteorización penetra en las cavidades internas; las grietas están abiertas y sus bordes son afilados, dentro de estas, hay relleno de sedimento arenoso. Las astillas son de varios tamaños y están tanto unidas como despegadas del hueso, asignándose a un estadio de meteorización 2.



**Figura 15:** A, fragmento de hueso largo con grado de meteorización 1. B, centro vertebral con grado de meteorización 2 (*sensu* Fiorillo, 1988).

*Abrasión:*

Se observaron indicios de abrasión de grado 1 (*sensu* Fiorillo, 1988) en algunos fragmentos de tendones y fragmentos de huesos apendiculares (Fig. 2-A y E; Fig. 16-A y B).



**Figura 16:** A, grado de abrasión 1 en fragmento de tendón osificado (IIPG-PCor1-8). B, aumento de lupa binocular (x 20) mostrando detalle de la textura ósea.

### 3.4.3 Dientes de terópodos asociados

Se encontraron dos dientes de terópodos asociados a los restos, a tan solo centímetros de distancia (Fig. 13). Ambos se hallaron en el mismo nivel. El más grande tenía 13 mm de largo y un ancho de 5 mm. No se han registrado las medidas del diente más chico. Ambos fueron asignados al morfotipo dental de Abelisauridae (com. pers. J. Meso).

<b>Tabla 2. Mecanismos de alteración tafonómica vistos en IIPG-PCor1</b>	
<b>Mecanismo y/o atributo</b>	<b>Descripción</b>
Número de huesos	14 elementos óseos de saurópodo
Número mínimo de taxones	1
Número mínimo de individuos	1
Organismos asociados	Dos dientes correspondientes a dinosaurios terópodos
Volumen del cuerpo rocoso	3,10 m <sup>3</sup>
Densidad de empaquetamiento (Fernández-López, 2000)	0,19 huesos /m <sup>3</sup>
Huesos representados	64,28% - huesos apendiculares; 14,28% - tendones; 21,44% - vertebras
<b>Grado de articulación</b> (Behrensmeyer et al., 1991)	
Desarticulado asociado	76,92%
Articulado	23,08%
<b>Meteorización</b> (Fiorillo, 1988)	
Estado 1	76,92% (vértebras cervicales)
Estado 2	23,08%
<b>Integridad</b>	
Elementos rotos	76,92%
Elementos enteros	23,08%
<b>Fragmentación</b> (Alcalá, 1994)	
Transversales	IIPG-PCor-3 = cinco fracturas y IIPG-PCor1-8 = una fractura
Longitudinales	IIPG-PCor1-1 = cuatro fracturas y IIPG-PCor-3 = tres fracturas
Oblicuas	IIPG-PCor-1 = dos fracturas y IIPG-PCor-8 = cinco fracturas
<b>Abrasión</b> (Fiorillo, 1988)	
Estado 1	16,66%
<b>Orientación</b>	Sin orientación en particular

## Capítulo 4 – Discusión

### 4.1 Inferencias paleoambientales

Las asociaciones de facies sedimentarias analizadas en este trabajo, se interpretaron como una serie de sub-ambientes lacustres y eólicos. Estos concuerdan con estudios previos realizados en la zona, en afloramientos cercanos y en el Cañadón del Desvío (Armas y Sánchez, 2013, 2015; Paz *et al.*, 2014; Díaz-Martínez *et al.*, 2018). El suministro de agua por proveniente de la capa freática y el aporte de arena por parte de los vientos jugaron un rol fundamental en la formación de estos ambientes. Además, el Campo de Cuella, atestigua una transición paleoambiental que marca un progresivo proceso de aridización. Dicha transición es indicada por la interdigitación de facies lacustres y eólicas que tiene un espesor estratigráfico de al menos 12 metros. Es posible dividirla en tres etapas principales:

1. Una etapa netamente lacustre, con cuerpos de agua estables habitados por organismos dulceacuícolas como tortugas, peces pulmonados, y baja diversidad de invertebrados (dominada por *Corbicula*), sometidos a condiciones de estrés ambiental.
2. Una etapa transicional, con reducción de los lagos a causa fluctuaciones del nivel freático, permitiendo el avance de pequeñas dunas eólicas sobre los cuerpos lacustres, probablemente incursionando dentro de los mismos. Aquí las interdunas fueron invadidas por el agua aún presente en el sistema. Estos cuerpos de agua aún serían el hogar de varios organismos que habitaban los ambientes lacustres previos. Se observaron acumulaciones de bivalvos producto de condiciones de olas de tormenta y presencia de grandes vertebrados que dejaron pisaderos mientras transitaban por las interdunas saturadas por agua. La intercalación entre interdunas húmedas y humedecidas indicaría un control por parte del nivel freático que generó periodos de desecación y humidificación del sustrato.
3. Finalmente, la aparición de interdunas secas y la constante progradación de los depósitos eólicos, indicarían que el sistema perdió la mayoría del agua disponible y se volvió un entorno árido, compuesto por campos de grandes dunas transversales con migración influenciada por los vientos hacia el Sureste. Estas dunas tuvieron pausas sedimentarias con ventanas de colonización por parte de

pequeñas plantas, y formación de paleosuelos. En este entorno transitaban grandes vertebrados, tales como dinosaurios saurópodos y terópodos.

## 4.2 Interpretación tafonómica de IIPG-PCor1

Como se comentó anteriormente, los fósiles estudiados en este trabajo se encuentran en un horizonte de areniscas sin estructura aparente o de aspecto masiva, al cual le sobreyace una sucesión de *sets* de areniscas con estratificación entrecruzada tangencial y rizoconcreciones, intercalados con niveles masivos. Los cuerpos de areniscas con estratificación entrecruzada tangencial que recubren el nivel de los huesos, indicarían que estos fueron sepultados por las caras de avalancha de una duna transversal (Fig. 17). Es probable que la tanatocenosís haya transcurrido sobre la superficie de una pequeña interduna seca, formada al pie de dos grandes dunas adyacentes. Al igual que la propuesta de Behrensmeyer y Hook (1992) sobre preservación de organismos en dunas eólicas, aquí, encontramos ausencia de microplantas e invertebrados, presencia de macroplantas (rizolitos) y presencia vertebrados en estado desarticulado.

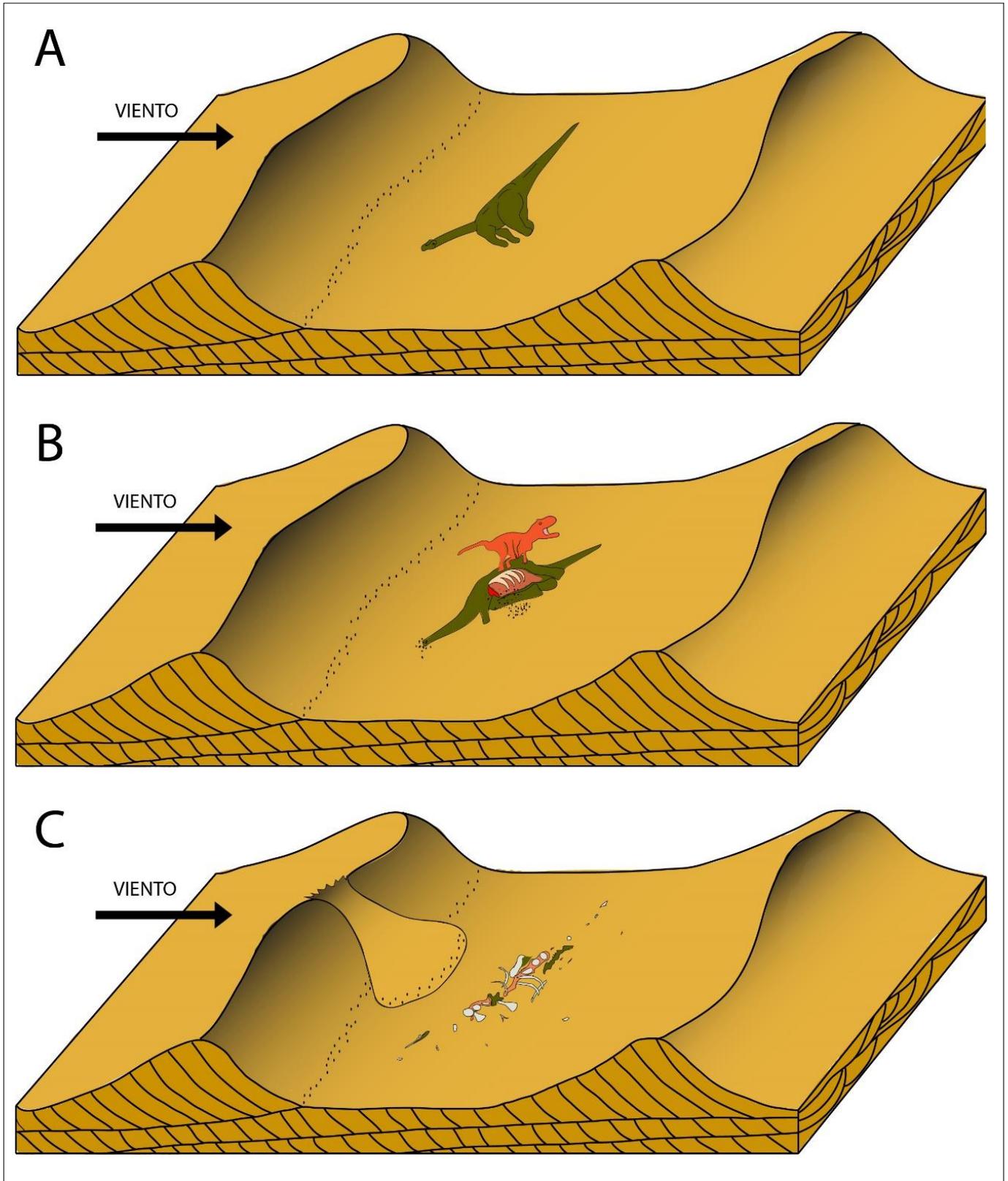
La carcasa del dinosaurio estuvo un tiempo considerablemente prolongado expuesta al medio subaéreo, ya que la totalidad de los huesos presentaron meteorización (Polonio y López-Martínez, 2000). La presencia de abrasión no puede atribuirse al transporte de los restos óseos por paleocorrientes, dado a que la energía de un agente como el viento no es suficiente para desplazarlos distancias significativas, ni tampoco un flujo de agua producido por inundaciones estacionales (Andrews, 2005). La abrasión, más bien, debió ocurrir cuando los restos óseos eran impactados por granos de arena a gran velocidad, movilizadas con el viento (Salisbury, 1952). Esto indicaría que los elementos óseos no se han transportado considerablemente y son autóctonos.

El hallazgo de dos dientes de terópodos junto a los restos del saurópodo, que probablemente estuviera completo y articulado en un inicio, podría sugerir que al menos parte de su desarticulación se dio por la actividad de carroñeo. El diferente tamaño de los dientes indica que fueron distintos individuos del mismo taxón los que se aprovecharon de la misma carcasa (Canudo *et al.*, 2009). Existen varios ejemplos de este tipo de asociaciones en la literatura (p. ej. Corro, 1966; Buffetaut y Suteethorn, 1989; Maxwell y Ostrom, 1995; Barco y Ruiz-Omeñaca, 2001) incluyendo hallazgos de la Formación Anacleto (véase Veralli y Calvo, 2004). En los afloramientos de la Formación Allen, ubicados en Paso Córdoba, Meso *et al.* (2015) informaron de 12 dientes aislados de

dinosaurios terópodos en asociación a los restos óseos de un segundo ejemplar de titanosaurio hallado en Paso Córdoba (Díaz-Martínez *et al.*, 2015). Estos dientes corresponden también al morfotipo dental de Abelisauridae (Meso *et al.*, 2015). Este dinosaurio, presenta un equivalente estratigráfico similar al de IIPG-PCor1, siendo también las facies portadoras areniscas masivas muy bien seleccionadas. Sin embargo, este saurópodo se encontró casi articulado, mal conservado y con trazas de invertebrados en sus huesos. Probablemente, la diferencia en el grado de articulación de ambos individuos este condicionado por el tiempo de exposición de ambos.

El registro de terópodos carroñeros en la zona y la asociación de estos con los restos de IIPG-PCor1 y otro ejemplar de titanosaurio, indicaría que los terópodos se alimentaban de estos animales en el antiguo Paso Córdoba. Esto suma un factor sumamente condicionante en el estado final de preservación de restos organógenos de los saurópodos antes de ser enterrados. El alto grado de fragmentación presente en los huesos de IIPG-PCor1 no puede deberse a factores hidrodinámicos, debido a la baja energía del ambiente; más bien se debió a un prolongado pisoteo por parte de grandes organismos que se alimentaron de la carcasa. Se han descrito varios ejemplos de huesos con estas características a lo largo de todo el Mesozoico (p. ej. Fiorillo *et al.*, 2000; Gates, 2005; Varricchio *et al.*, 2008; Mathews *et al.*, 2009; Csiki *et al.*, 2010). Recientemente, Augustin *et al.* (2020) estudió un yacimiento de la Formación Qigu (Jurásico Tardío), China, donde se hallaron restos fragmentarios de saurópodo, que fueron rotos al ser aplastados por el peso de dinosaurios terópodos que se apoyaban en ellos mientras se alimentaban. Algunos huesos estaban completamente aplastados y se formaron parches de cientos de pequeños fragmentos individuales que indican que fueron pisoteados repetidamente. Al igual que en el yacimiento de Qigu, los numerosos restos fragmentados que se encontraron aquí tienden a empaquetarse (pese a la baja densidad) en capas delgadas que forman un límite definido en el sedimento, lo cual es muy sugerente de pisoteo (Augustin *et al.*, 2020). Sin embargo, se perciben algunas diferencias de alturas entre dos intervalos de huesos (Fig. 14 - intervalo 5 y 6), que se explican por haber diferencias en la dureza de la superficie del sustrato y, al momento de ser aplastados, se hundieron desigualmente. En el caso de la vértebra (IIPG-PCor1-13), muestra un sobre relieve mucho mayor que los demás restos, llegando a ocupar el intervalo 1 de altura. Esto no significa que la vértebra en si este más elevada, sino más bien, comparte una misma superficie de apoyo, solo que al encontrarse íntegra es, por mucho, el elemento óseo más

grande de la excavación. Esta vértebra junto con las otras dos que forman un segmento articulado no han sido desmembradas, como si sucedió con el resto de los huesos.



**Figura 17:** Etapas de bioestratinomía de IIPG-PCor1: **A**, muerte del saurópodo en una interduna seca. **B**, un terópodo carroñero despostando el cadáver. **C**, restos de la carcasa expuestos al medio subaéreo.

Si comparásemos el modo de preservación de IIPG-PCor1 con los restos de *Protoceratops* hallados en las sedimentitas eólicas de la Formación Bayan Mandu de Mongolia (Fastovsky *et al.*, 1997) vemos que los procesos bioestratinómicos han sido diferentes en estos dos ambientes que son presuntamente muy similares. Los *Protoceratops* de Mongolia, han sido tapados por eventos de sepultamiento repentino. Estos se encuentran frecuentemente articulados, conservando la posición final que tuvieron al momento de su muerte, sin alteraciones considerables por parte de procesos bioestratinómicos, contrariamente a lo observado en Paso Córdoba. Los huesos de IIPG-PCor1 están dispersos a lo largo de una dirección aproximadamente Noroeste-Suroeste, perpendicular a la dirección de inmersión de las dunas. Esto incluye a las tres vértebras articuladas, indicando que la última posición del cuello antes de ser sepultado, fue en esta dirección. No obstante, en el antiguo desierto del Gobi, se observa un escenario distinto, ya que se encuentran esqueletos de *Protoceratops* paralelos a la dirección de inmersión de las dunas eólicas (Fastovsky *et al.*, 1997). Es probable que IIPG-PCor1, previo a su muerte, estuviese avanzando hacia al Suroeste, dado a que las caras articulares de las vértebras delatan la zona anterior y posterior del animal. Hay que destacar que los huesos del segundo ejemplar de titanosaurio hallados en las cercanías, también se encontraron dispersos a lo largo de la misma dirección (Noreste-Suroeste). Estas direcciones son perpendiculares a la inmersión de las dunas adyacentes en ambos dinosaurios, lo que podría significar que su desplazamiento probablemente se veía condicionado por la topografía del campo de dunas en el cual se desplazaban, aprovechando los bajos generados por las interdunas.

Estudios realizados en grandes organismos actuales de ambientes áridos y desérticos arrojan datos interesantes que pueden ser correlacionados con los observados en el Cretácico de Paso Córdoba. Las concentraciones de carcadas de elefantes africanos en el parque de Tsavo, Kenya, tienen pocas probabilidades de preservarse en el registro fósil, debido a que, por su gran tamaño, los huesos tardan demasiado en ser sepultados e integrados a la litosfera antes de ser destruidos por la actividad de carroñeros y agentes meteóricos (Coe, 1978). El gran número de esqueletos que sufrió un deterioro considerable, permitió a este autor postular que los restos fosilizados intactos de grandes

vertebrados deben haber sido enterrados en el momento de su muerte o muy poco después. Estas observaciones, son coherentes con el modo de preservación de IIPG-PCor1 (cuyo gran tamaño dificultó su preservación) y lo postulado por Jerzykiewicz *et al.* (1993), quien asegura que el estado articulado y la buena preservación de los *Protoceratops* de Mongolia se debe a eventos de entierro inmediato, prácticamente en el momento de su muerte. Otro ejemplo actual, es del esqueleto de un camello en el desierto de Abu Dhabi (Andrews, 2005). Los autores observaron tasas lentas de meteorización, que demoraron alrededor de una década en llegar un estadio 2 de Behrensmeyer (1978). Además, observaron que había diferencias en la intensidad de meteorización en las caras de los huesos que estaban apoyados sobre la arena con respecto a los lados completamente expuestos. Una situación similar se ve en IIPG-PCor1, ya que presentaron dos estadios distintos de meteorización de los huesos apendiculares respecto a las vértebras. Estas últimas por su tamaño y mayor relieve pudieron estar más expuestas al medio subaéreo, resultando en una mayor meteorización. Respecto a la distribución de los huesos, los restos del camélido hallado en el desierto de Abu Dhabi, se dispersaron lentamente, sin ningún patrón específico o alguna orientación preferencial. Nuevamente, los animales carroñeros jugaron un rol fundamental en la dispersión y desarticulación de los restos, acarreándolos hasta decenas de metros de distancia, inclusive, sobre terrenos pendiente arriba (Andrews, 2005). Con el paso del tiempo, la mayoría de los restos desaparecieron. Solo las vértebras y algunas costillas quedaron en la posición original; al igual que IIPG-PCor1, el porcentaje de piezas óseas desaparecidas, es elevado, pero en ambos casos hay vértebras presentes. A su vez, se reconoció que la principal causa de rotura en los huesos de este camélido fue el pisoteo por parte de los organismos circundantes, incluyendo otros camellos que pastaban en el lugar (Andrews, 2005). En IIPG-PCor1 se ve un escenario muy similar, con una distribución azarosa de los fragmentos de huesos presentes e indicios de que probablemente fueron pisados reiteradas veces, perdiéndose así gran cantidad de elementos óseos.

Las vértebras, en ambos casos, han sido los elementos que tendieron a ser menos destruidos y conservan su posición relativamente original. Buffetaut y Suteethorn (1989) interpretan que los grandes terópodos pueden comenzar a alimentarse de sus presas desde la región pélvica, especialmente en la zona anal, donde podrían acceder fácilmente a sus órganos internos tal y como hacen aves y mamíferos carnívoros en la actualidad. Es probable que esta estrategia de alimentación haya desviado el foco de atención de los

carroñeros hacia la región pélvica de este saurópodo, ignorando las partes con menos cantidad de alimento como las vértebras.

## Capítulo 5 – Conclusiones

Los restos de dinosaurio estudiados en este trabajo final de grado se han encontrado preservados en facies de interdunas y dunas, pertenecientes a un sistema eólico costero de la Formación Allen (Cretácico Superior). Las características anatómicas de las vértebras permiten clasificar al espécimen de saurópodo como un titanosaurio indeterminado. Este ejemplar, previo a su muerte, probablemente se encontraba avanzando hacia el Noroeste, abriéndose paso entre las dunas. Esta dirección es perpendicular a la inmersión de las dunas adyacentes, lo que significa que su desplazamiento probablemente se veía condicionado por la topografía del campo de dunas en el cual se desplazaba, aprovechando los bajos generados por las interdunas. Sus características tafonómicas, como el grado de articulación, meteorización, abrasión, integridad, fragmentación y grado de empaquetamiento, determinan que estuvo un tiempo prolongado expuesto bajo las inclemencias atmosféricas y que los dinosaurios terópodos tuvieron gran importancia en la dispersión de los huesos encontrados. A excepción de la articulación y la integridad, las características tafonómicas coinciden con las identificadas en el segundo ejemplar de dinosaurio titanosaurio encontrado en las cercanías. Estas diferencias estarían relacionadas por el tiempo de exposición subaérea de las carcasas, permitiendo que los mecanismos de alteración y los carroñeros generen mayor deterioro en el material estudiado en este trabajo. Los huesos estudiados muestran más similitudes al modo tafonómico expuesto en los estudios actuotafonómicos de Abu Dhabi: restos casi completamente desarticulados, dispersión y orientaciones al azar, concentraciones de fragmentos de huesos en parches superficiales de poco espesor por causa de un prolongado pisoteo. En cambio, en el Cretácico de Mongolia se observa: esqueletos casi completos e íntegros, totalmente articulados y con orientaciones que no han sido influenciadas por agentes biológicos, sino por las fuerzas físicas del ambiente sedimentario, sepultando los animales en tiempos muy cortos.

Queda abierto a futuros estudios determinar si la aparición de restos fósiles de ambos saurópodos, casi en el mismo nivel estratigráfico, se da por causas tafonómicas, o bien, tenga implicancias paleoecológicas.

## **Agradecimientos**

Me encuentro sumamente agradecido hacia mis directores Ignacio Díaz Martínez y Diego Alejandro Pino, por toda la dedicación y ayuda que me brindaron para poder realizar esta tesis de grado y por todo su apoyo incondicional dentro y fuera de la universidad. Quiero también agradecer a Leonardo Salgado, Pablo Paniceres, Magali Cárdenas, Guillermo Mora y a todos los participantes de las campañas al yacimiento, por su indispensable ayuda durante el proceso de excavación y recuperación de los datos. También resaltar a todos los integrantes del proyecto (PI UNRN 40-A-580) que gracias a su labor han propulsado diversos estudios en el ANP Paso Córdoba, incluido este. Mis aprecio hacia mis profesoras y profesores, que, en distinta forma, intentaron transmitirme pasión y entusiasmo por esta profesión y, nuevamente, han dado su apoyo dentro y fuera del ámbito académico. Además, le agradezco a Silvio Casadío y a Alberto Caselli por su labor dentro de la gestión del Instituto de Investigación en Geología y Paleontología (IIPG) y a Marianella Talevi y Rodolfo Coria, quienes fueron mis directores de carrera. A la Universidad Nacional de Río Negro y a los integrantes de la oficina de alumnos, con quienes se pudo contar para todo tipo de atenciones. Finalmente quiero agradecer a mi familia, que me acompañó durante todo este tiempo para que logre licenciarme; a mis amigos y compañeros, quienes también forman parte de mi familia y compartieron conmigo todos estos años de aprendizaje y vida.

## Referencias Bibliográficas

Agnolin, F.L. y Chafrat, P. (2015). New fossil bird remains from the Chichinales Formation (Early Miocene) of northern Patagonia, Argentina. Elsevier Masson. *Annales de Paléontologie*, 101: 87-94.

Alcalá, L. (1994). Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel. Instituto de Estudios Turolenses y Museo Nacional de Ciencias Naturales, Teruel: 554p.

Allen J. (1983). Studies in fluvial sedimentation: Bars, bar complexes and sandstone sheets (low-sinuosity braided streams) in the Brownstones (L. Devonian), Welsh Borders. *Geology*, 33: 237-293.

Álvarez, C., Álvarez Soria, J., Barbieri, R., Brandt, E., Canudo, J.I., Capobianco, A., Cárdenas, M., Cruzado Caballero, P., de Valais, S., Díaz-Martínez, I., Escobar, S., Garat, L., Meso, J., Montes, R., Olmos Chacón, N., Ostan, Julia., Panicles, P., Ponce, D., Salgado, L., Tapia, I., Walter, D., Winholdz, G., Yunez, Y. y Zurriaguz, V. (2015). Nuevos restos de Sauropoda (Titanosauria) de la Formación Allen (Cretácico Superior) en Paso Córdoba (General Roca, Provincia de Río Negro). Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. *Ameghiniana*, 53: 5.

Andreis, R.R., Iñiguez Rodríguez, A.M., Lluch, J.A. y Sabio, D.A. (1974). Estudio sedimentológico de las Formaciones del Cretácico Superior del área del lago Pellegrini (Provincia de Río Negro, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 29: 83-104.

Andreis, R.A., Ancibor, E., Archangelsky, S., Artabe, A., Bonaparte, J.F. y Genise, J. (1991). Asociación de vegetales y animales en estratos del Cretácico Tardío del norte de la Patagonia. *Ameghiniana*, 8: 201-202.

Andrews, P. y Whybrow, P. (2005). Taphonomic observations on a camel skeleton in a desert environment in Abu Dhabi. *Palaeontologia Electronica*, 8: 1-17.

Arregui, C., Carbone, O. y Leanza, H.A. (2011). Contexto tectosedimentario. En Leanza, H.A., Arregui, C., Carbone, O., Danieli, J.C. y Vallés J.M. (eds.) *Geología y Recursos Naturales de la Provincia del Neuquén*, Neuquén: 29-36.

Armas, M.P. y Sánchez, M.L. (2010). Depósitos eólicos de la Formación Allen, Cretácico Superior, Cuenca Neuquina, Sur de Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. 6° Congreso Uruguayo de Geología, Minas-Lavalleja: 32.

Armas, M.P. y Sánchez, M.L. (2011). Reconstrucción paleoambiental de las Formaciones Anacleto y Allen al sur de Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. Cretácico Superior, Cuenca Neuquina. 18° Congreso Geológico Argentino, Neuquén: 990-991.

Armas, M.P. y Sánchez, M.L. (2013). Sedimentología y arquitectura de las dunas costeras de la Formación Allen, Grupo Malargüe, Cuenca Neuquina - Río Negro, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 30: 65-79.

Augustin, F.J., Matzke, A.T., Maisch, M.W. y Pfretzschner, H.U. (2020). A theropod dinosaur feeding site from the Upper Jurassic of the Junggar Basin, NW China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 560: 1-12.

Ballent, S.C. (1980). Ostrácodos de ambiente salobre de la Formación Allen (Cretácico Superior) en la provincia de Río Negro (República Argentina). *Ameghiniana*, 17: 67-82.

Barco, J.L. y Ruiz-Omeñaca, J.I. (2001). Primeros dientes de terópodo (Dinosauria, Saurischia) en la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense): yacimientos Cuesta Lonsal y Las Cerradicas 2 (Galve, Teruel). En G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene y B. Azanza (eds.) XVII Jornadas de Paleontología. Sociedad Española de Paleontología y Área y Museo de Paleontología de la Universidad de Zaragoza, Zaragoza: 239-246.

Barrio, C.A. (1990). Paleogeographic control of Upper Cretaceous tidal deposits, Neuquén Basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 3: 31-49.

Bechis, F., Giambiagi, L., García, V., Lanés, S., Cristallini, E. y Tunik, M. (2010). Kinematic analysis of a transtensional fault system. The Atuel depocenter of the Neuquén basin, southern Central Andes, Argentina. *Journal of Structural Geology*, 32: 886-899.

Behrensmeier, A.K. (1978). Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4: 150-162.

Behrensmeier, A.K., Allison, P.A. y Briggs, D.E.G. (1991). Terrestrial vertebrate accumulations. Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record, 9: 291-335.

Behrensmeyer, A.K. y Hook, R.W. (1992). Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes. En Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., Di Michele, W.A., Potts, R., Sues, H.D., y Wing, S.L. (eds.) *Terrestrial Ecosystems through Time*. The University of Chicago Press, Chicago: 15-136

Bonaparte, J.F. (1986). The early radiation and phylogenetic relationships of the Jurassic sauropod dinosaurs, based on 27 vertebrae anatomy. En Padian, K. (ed) *The Beginning of the Age of Dinosaur*. Cambridge University Press, Cambridge: 247-258.

Bonaparte, J.F. (1991). Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 4: 17-123.

Bonaparte, J.F., Salfity, J.A., Bossi, G. y Powell, J.E. (1977). Hallazgo de dinosaurios y aves cretácicas en la Formación Lecho de El Brete (Salta), próximo al límite con Tucumán. *Acta Geológica Lilloana*: 5-17.

Britt, B.B., Eberth, D.A., Scheetz, R. y Greenhalgh, B., (2004). Taphonomy of the Dalton Wells dinosaur quarry (Cedar Mountain Formation, Lower Cretaceous, Utah). *Journal of Vertebrate Paleontology*, Abstract 24: 41.

Brouwers, E.M., Clemens, W.A., Spicer, R.A., Ager, T.A., Carter, L.D. y Sliter, W.V. (1987). Dinosaurs on the North Slope, Alaska: high latitude, latest Cretaceous environments. *Science*, 237: 1608-1610.

Buffetaut, E. y Suteethorn, V. (1989): A sauropod skeleton associated with theropod teeth in the Upper Jurassic of Thailand. Remarks on the taphonomic and palaeocological significance of such associations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 73: 77-83.

Caldwell, M.W. y Calvo, J.O. (2008). Details of a new skull and articulated cervical column of *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 349-362.

Calvo, J.O. y Ortíz, R.A. (2011). Nuevos registros de dinosauria en la Formación Allen (Cretácico Superior) en el área Natural Protegida Paso Córdoba, General Roca, Río Negro. *Ameghiniana*, 48: Suppl. R150.

Calvo, J.O. y Ortíz, R.A. (2013). Hadrosaur ichnites from Río Negro province (Upper Cretaceous). *Ameghiniana*, 50: Suppl. R38.

Canudo, J.I., Filippi, L.S., Salgado, L., Garrido, A., Cerda, I., García, R. y Otero, A. (2007). Nuevos datos sobre los titanosaurios (Dinosauria, Sauropoda) de la Formación Plottier (Conaciense-Santoniense) en Rincón de los Sauces (Neuquén, Patagonia, Argentina). *Cuadernos del Museo Geominero*, 8: 81-84.

Canudo, J.I., Filippi, L., Salgado, L., Garrido, A., Cerda, I., García, R. y Otero, A. (2009). Dientes de terópodos asociados con una carcasa de saurópodo en el Cretácico Superior (Formación Plottier) de Rincón de los Sauces (Patagonia, Argentina). En *Colectivo Arqueológico-Paleontológico Salense (CAS)* (ed). Burgos, Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno, Sala de los infantes: 321-330.

Canudo, J.I., Oms, O., Vila, B., Galobart, À., Fondevilla, V., Puértolas-Pascual, E., Sellés, A., Cruzado-Caballero, P., Turell, J.D., Vicens, E., Castanera, D., Company, J., Burrell, L., Estrada, R., Marmi, J. y Blanco, A. (2016). The upper Maastrichtian dinosaur fossil record from the southern Pyrenees and its contribution to the topic of the Cretaceous–Palaeogene mass extinction event. *Cretaceous Research*, 57: 540-551.

Carignano, A.P. y Varela, J.A. (2011). Ostrácodos (Crustacea) de la Formación Allen (Cretácico Tardío), Cuenca Neuquina, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14: 169-178.

Casal, G.A., Martínez, R.D., Ibiricu, L.M., Riga, B.G. y Foix, N. (2013). Tafonomía del dinosaurio terópodo *Aniksosaurus darwini*, Formación Bajo Barreal, Cretácico Tardío de Patagonia (Argentina). *Ameghiniana*, 50: 571-592.

Casal, G.A., Ibiricu, L.M., Allard, J.O., Martínez, R.D., Luna, M. y González Riga, B.J. (2014). Tafonomía del titanosaurio *Aeolosaurus colhuehuapensis*, Cretácico Superior, Patagonia central, Argentina: un ejemplo de preservación en facies fluviales de desbordamiento. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 31: 163-173.

Chiappe, L.M. y Coria, R.A. (2004). Auca Mahuevo, un extraordinario sitio de nidificación de dinosaurios saurópodos del Cretácico Tardío, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 41: 591-596.

Cingolani, C.A., Zanettini, J.C. y Leanza, H.A., (2011). El basamento ígneo y metamórfico. En Leanza, H.A., Arregui, C., Carbone, O., Danieli, J.C., y Vallés J.M., (Eds.) Relatorio del XVIII Congreso Geológico Argentino, Geología y Recursos Naturales de la Provincia del Neuquén: 37-47.

Cobbold, P. y Rossello, E. (2003). Aptian to recent compresional deformation, foothills of the Neuquén Basin, Argentina. *Marine and Petroleum Geology*, 20: 429-443.

Coe, M. (1978). The decomposition of elephant carcasses in the Tsavo (East) National Park, Kenya. *Journal of Arid Environments*, 1: 71-86.

Collinson, J.D. (1986). Alluvial sediments. En Reading, H.G. (eds.) *Sedimentary environments and facies*, Blackwell Scientific, Oxford: 20-62.

Corro, G. (1966). Un nuevo dinosaurio carnívoro del Chubut (Argentina). *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*. *Paleontología*, 1: 1-4.

Corro, G. (1974). Un nuevo saurópodo del Cretácico Superior *Chubutisaurus insignis* gen.et sp. nov. Del Cretácico Superior (Chubutiano), Chubut, Argentina. *Actas I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2: 229-240.

Csiki, Z., Grigorescu, D., Codrea, V.A. y Therrien, F. (2010). Taphonomic modes in the Maastrichtian continental deposits of the Hațeg Basin, Romania – palaeoecological and palaeobiological inferences. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293: 375-390.

de Valais, S., Díaz-Martínez, I., Citton, P. y Cónsole Gonella, C. (2020). Vertebrate tracks of the Río Negro province, Patagonia, Argentina: stratigraphy, palaeobiology and environmental contexts. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 77: 402-426.

Díaz-Martínez, I., de Valais, S., Yunes, Y., Garat, L.M. y Salgado, L. (2015). Tafonomía y paleoecología de un nuevo yacimiento del Cretácico Superior (Formación Allen) con restos de dinosaurios en Paso Cordoba, Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 53: Suppl. 16.

Díaz-Martínez, I., Cónsole-Gonella, C., de Valais, S. y Salgado, L. (2018). Vertebrate tracks from the Paso Córdoba fossiliferous site (Anacleto and Allen formations, Upper

Cretaceous), Northern Patagonia, Argentina: Preservational, environmental and palaeobiological implications. *Cretaceous Research*, 83: 207-220.

Digregorio, J.H. y Uliana, M.A. (1980). Cuenca Neuquina. En Turner, J.C. (ed.) Segundo Simposio de Geología Regional Argentina, Córdoba. Academia Nacional de Ciencias, 2: 985-1032.

Eberth, D.A., Britt, B.B., Scheetz, R., Stadtman, K.L. y Brinkman, D.B. (2006). Dalton Wells: Geology and significance of debris-flow-hosted dinosaur bonebeds in the Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous) of eastern Utah, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 236: 217-245.

Eberth, D.A. y Currie, P.J. (2010). Stratigraphy, sedimentology, and taphonomy of the *Albertosaurus* bonebed (upper Horseshoe Canyon Formation; Maastrichtian), southern Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 47: 1119-1143.

Efremov, I.A. (1940). Taphonomy: a new branch of Paleontology. *Pan-American Geology*, 74: 81-93.

Ezcurra, M.D. y Méndez, A.H. (2009). First report of a derived abelisaurid theropod from the Bajo de la Carpa Formation (Late Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Bulletin of Geosciences*, 84: 547-554.

Fastovsky, D.E., Badamgarav, D., Ishimoto, H., Watabe, M. y Weishampel, D.B. (1997). The paleoenvironments of tugrikin-shireh (gobi desert, mongolia) and aspects of the taphonomy and paleoecology of *Protoceratops* (Dinosauria: Ornithischia). *Palaios*, 12: 59-70.

Fernández López, S.R. (2000). Temas de tafonomía. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid: 167 p.

Filippi, L.S., Canudo, J.I., Salgado, L., Garrido, A., García, R., Cerda, I. y Otero, A. (2007). Un nuevo ejemplar de Titanosauria (Saurischia, Sauropoda) de la Formación Plottier, (Cretácico Superior), Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina. XXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados: 18.

Fiorillo, A.R. (1988). Taphonomy of Hazard Homestead Quarry (Ogallala Group), Hitchcock County, Nebraska. *Rocky Mountain Geology*, 26: 57-97.

- Fiorillo, A.R., Padian, K. y Musikasinthorn, C. (2000). Taphonomy and depositional setting of the Placerias quarry (Chinle Formation: Late Triassic, Arizona). *Palaios*, 15: 373-386.
- Franzese, J.R. y Spalletti, L.A. (2001). Late Triassic continental extension in southwestern Gondwana: tectonic segmentation and prebreakup rifting. *Journal of South American Earth Sciences*, 14: 257-270.
- Franzese, J.R., Veiga, G.D., Muravchik, M., Ancheta, M.D. y D'Elía, L. (2007). Estratigrafía de 'sin-rift' (Triásico Superior-Jurásico Inferior) de la Cuenca Neuquina en la sierra de Chacaico, Neuquén, Argentina. *Revista Geológica de Chile*, 34: 49-62.
- Fürsich, F.T. y Oschmann, W. (1993). Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic of Kachchh. western India. *Journal of the Geological Society*, 150: 169-185.
- Galante, O. A., (1960). Levantamiento geológico al sur de los ríos Limay y Negro (entre Senillosa y General Roca). Yacimientos Petrolíferos Fiscales. Gerencia de Exploración (inédito), Buenos Aires: Carpeta 0933.
- Garrido, A.C., Chiappe, L.M., Jackson, F., Schmitt, J. y Dingus, L. (2001). First sauropod nest structures. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21: Suppl.3., 53A.
- Garrido, A. (2010). Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 12: 121-177.
- Gates, T.A. (2005). The Late Jurassic Cleveland-Lloyd dinosaur quarry as a drought induced assemblage. *Palaios*, 20: 363-375.
- Gauthier, J. (1986). Saurischian monophyly and the origin of birds. En Padian, K. (Ed.) *The Origin of Birds and the Evolution of Flight*, Los Ángeles. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, 8: 1-55.
- Gradzinski, R. y Jerzykiewicz, T. (1974). Dinosaur-and mammal-bearing aeolian and associated deposits of the upper cretaceous in the Gobi desert (Mongolia). *Sedimentary Geology*, 12: 249-278.
- Grigorescu, D. (1983). A stratigraphic, taphonomic and paleoecologic approach to a " forgotten land": the dinosaur-bearing deposits from the Hateg Basin (Transylvania-Romania). *Acta Paleontológica Polonica*, 28: 103-121.

- González Riga, B.J.G. y Astini, R.A. (2007). Preservation of large titanosaur sauropods in overbank fluvial facies: a case study in the Cretaceous of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 23: 290-303.
- Gulisano, C.A. (1981). El Ciclo Cuyano en el norte de Neuquén y Sur de Mendoza. 8° Congreso Geológico Argentino, San Luis. Actas 3: 579-592.
- Gulisano, C.A., Gutiérrez Pleimling, A.R., y Digregorio, R.E. (1984). Esquema estratigráfico de la secuencia jurásica del oeste de la Provincia de Neuquén. 9° Congreso Geológico Argentino, Bariloche, 1: 236-259
- Haynes, G. (1980). Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and Recent mammalian bones. *Paleobiology*: 341-351.
- Holbrook, J. (2001). Origin, genetic interrelationships, and stratigraphy over the continuum of fluvial channel-form bounding surfaces: an illustration from middle Cretaceous strata, southeastern Colorado. *Sedimentary Geology*, 144: 179-222.
- Holz, M. y Schultz, C.L. (1998). Taphonomy of the south Brazilian triassic herpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. *Lethaia*, 31: 1-12.
- Horrell, M.A. (1991). Phytogeography and paleoclimatic interpretation of the Maastrichtian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 86: 87-138.
- Howell, J., Schwarz, E., Spalletti, L. y Veiga, G. (2005). The Neuquén Basin: an overview. En Veiga, G., Spalletti, L., Howell, J., Schwarz, E., (eds.) *The Neuquén Basin, Argentina: A case study in sequence stratigraphy and basin dynamics*: Geological Society, London, Special Publication, 252: 1-14.
- Huene, F. y Von, H. (1929). Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretácico Argentino. *Anales del Museo de La Plata*, 31: 1-196.
- Hugo, C.A. y Leanza, H.A. (2001). Hoja Geológica 3969-IV General Roca. Provincias de Río Negro y Neuquén. Instituto de Geología y Recursos Naturales, SEGEMAR, Boletín 308: 1-70.
- Hunter, R. (1977). Basic types of stratification in small eolian dunes. *Sedimentology*, 24: 361-387.

Hyne, N.J., Laidig, L.W. y Cooper, W.A. (1979). Prodelta sedimentation on a lacustrine delta by clay mineral flocculation. *Journal of Sedimentary Research*, 49: 1209-1215.

Jerzykiewicz, T., Currie, P., Eberth, D., Johnston, P., Koster, E., y Zheng, J.J. (1993). Djadokhta formation correlative strata in Chinese Inner Mongolia: an overview of the stratigraphy, sedimentary geology, and paleontology and comparisons with the type locality in the pre-Altai Gobi. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30: 2180-2195.

Keqin, G. y Norell, M.A. (2000). Taxonomic composition and systematics of late cretaceous lizard assemblages from Ukhaa Tolgod and adjacent localities, Mongolian Gobi desert. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 249: 1-118.

Kocurek, G. (1981). Significance of interdune deposits and bounding surfaces in aeolian dune sands. *Sedimentology*, 28: 753-780.

Kocurek, G. y Dott, R.H. (1981). Distinctions and uses of stratification types in the interpretation of eolian sand. *Journal of Sedimentary Research*, 51: 579-595.

Kocurek, G. (1996). Desert aeolian systems. En Reading, H. (ed.) *Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 125-153.

Krapovickas, V., Mangano, M.G., Buatois, L.A. y Marsicano, C.A. (2016). Integrated ichnofacies models for deserts: recurrent patterns and megatrends. *Earth-Science Reviews*, 157: 61-85.

Langford, R.P. (1989). Fluvial-aeolian interactions: Part I, modern systems. *Sedimentology*, 36: 1023-1035.

Lawrence, D.R. (1968). Taphonomy and information losses in fossil communities. *Geological Society of America, Bulletin*, 79: 1315-1330.

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

Leeder, M.R. (1999). *Sedimentology and Sedimentary Basins: from Turbulence to Tectonics*. Wiley-Blackwell, Oxford: 608 p.

- Legarreta, L., Kokogian, D.A. y Boggetti, D.A. (1989). Depositional sequences of the Malargüe Group (Upper Cretaceous e lower Tertiary), Neuquen Basin, Argentina. *Cretaceous Research*, 10: 337-356.
- Legarreta, L. y Uliana, M. (1999). El Jurásico y Cretácico de la Cordillera Principal y la Cuenca Neuquina. Facies sedimentarias: Instituto de Geología y Recursos Minerales, Geología Argentina, 29: 399-432.
- Lyman, C. (1994). Vertebrate taphonomy. Cambridge University Press, Cambridge: 1-517 p.
- Lockley, M.G. (1990). How volcanism affects the biostratigraphic record. Volcanism and fossil biotas. Geological Society of America Special Paper, 244: 1-12.
- Loope, D.B. (1988). Rhizoliths in ancient eolianites. *Sedimentary Geology*, 56: 301-314.
- Loope, D.B. y Simpson, E.L. (1992). Significance of thin sets of eolian cross-strata. *Journal of Sedimentary Research*, 62: 849-859.
- Martinelli, A.G. (2003). New cranial remains of the bizarre notosuchid *Comahuesuchus brachybuccalis* (Archosauria, Crocodyliformes) from the Late Cretaceous of Río Negro Province (Argentina). *Ameghiniana*, 40: 559-572.
- Martinelli, A.G. y Vera, E.I. (2007). *Achillesaurus manazzonei*, a new alvarezsaurid theropod (Dinosauria) from the Late Cretaceous Bajo de la Carpa Formation, Río Negro Province, Argentina. *Zootaxa*, 1582: 1-17.
- Mathews, J.C., Brusatte, S.L., Williams, S.A. y Henderson, M.D. (2009). The first *Triceratops* bonebed and its implications for gregarious behavior. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 286-290.
- Maxwell, W.D. y Ostrom, J.H. (1995). Taphonomy and paleobiological implications of *Tenontosaurus - Deinonychus* associations. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15: 707-712.
- McKee, E.D., Crosby, E.J. y Berryhill, H.L. (1967). Flood deposits, Bijou Creek, Colorado. *Journal of Sedimentological Petrology*, 37: 829-851.
- McIntosh, J.S. (1990). Sauropoda. En Weishampel, D., Dodson, P., y Osmolska, H. (eds.) *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley: 345-401.

Mescolotti, P.C., Varejão, F.G., Warren, L.V., Ladeira, F.S.B., Giannini, P.C.F. y Assine, M.L. (2019). The sedimentary record of wet and dry eolian systems in the Cretaceous of Southeast Brazil: stratigraphic and paleogeographic significance. *Brazilian Journal of Geology*, 49: 1-20.

Meso, J.G., Salgado, L. y Canale, J. (2015). Dientes de Theropoda asociados a un esqueleto de un saurópodo titanisaurio hallado en la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) en la provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 53: Suppl., R33.

Meso, J.G. (2017). Dientes de Theropoda asociados a un esqueleto de un saurópodo titanisaurio hallado en la formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) de la Provincia de Río Negro, Argentina (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional de Río Negro, General Roca.

Miall, A. (1999). Perspectives; In defense of facies classifications and models. *Journal of Sedimentology*, 69: 2-5.

Mountney, N.P. (2006). Eolian Facies Models. En Posamentier, H., y Walker, R.G. (eds.) *Facies Models Revisited*, Memoir, SEPM Special Publication 84; Society of Economic Paleontologists and Mineralogists: 19-83.

Müller, A.H. (1963). Lehrbuch der Paläozoologie. En Fischer J. (ed) *Allgemeine Grundlagen. Die Fossilisationslehre*: 17-134.

Ocampo-Díaz, Y.Z.E., Jenchen, U. y Guerrero-Suastegui, M. (2008). Facies y sistemas de depósito del miembro arenoso Galeana (Formación Taraises, Cretácico inferior, NE de Mexico). *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 25: 438-464.

Ortíz, R.A., Calvo, J.O. y Garrido, A.C. (2013). Primer registro de huellas de aves para la Formación Allen, Cretácico Superior, Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 50: Suppl., R64.

Ortíz, R.A. y Calvo, J.O. (2016). Icnofacies del Miembro Inferior de la Formación Allen, Grupo Malargüe (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior), Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. Abstracts 11º Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina: 73-74.

Otharán, G., Zavala, C., Arcuri, M., Marchal, D., Köhler, G., Di Meglio, M. y Zorzano, A. (2018). The role of fluid mud flows in the accumulation of organic-rich shales. *The*

Upper Jurassic-Lower Cretaceous Vaca Muerta Formation, Neuquén Basin, Argentina. En Simposio de Recursos No Convencionales: Hacia una Nueva Convención: 61-90.

Paz, M., Baez, A.D., Pino, D.A., Yunes, Y.S., Garat, L.M., Ponce, J.J. y Tunik, M.A. (2014). Análisis sedimentológico de depósitos lacustres y eólicos del Cretácico tardío en la localidad Paso Córdoba, cuenca Neuquina. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 71: 459-471.

Pino, D.A., Coria, R.A., Díaz-Martínez, I. y Tunik, M.A. (2020). An accumulation of dinosaur remains in fluvial deposits of Mulichinco Formation (lower Valanginian, Neuquén Basin), Patagonia, Argentina: Taphonomic and paleoenvironmental inferences. Journal of South American Earth Sciences, 105: 1-21.

Polonio, I. y López-Martínez, N. (2000). Análisis tafonómico de los yacimientos de Somosaguas (Mioceno medio, Madrid). Coloquios de Paleontología, 51: 235 - 265.

Pol, D. (2005). Postcranial remains of *Notosuchus terrestris* Woodward (Arcosauria: Crocodyliformes) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. Ameghiniana, 42: 21-38.

Powell, J.E. (1986). Revisión de los titanosáuridos de América del Sur. Tesis doctoral no publicada. Universidad nacional de Tucumán, Tucumán.

Powell, J.E. (1992). Hallazgo de huevos asignables a dinosaurios titanosáuridos (Saurischia, Sauropoda) de la Provincia de Río Negro, Argentina: Acta Zoologica Lilloana, 41: 381-389.

Previtera, E. (2011). Tafonomía de Dinosaurios Cretácicos de la Cuenca Neuquina surmendocina, Patagonia Argentina. Tesis doctoral (inédita). Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.

Previtera, E. (2013). Tafonomía de vertebrados del Cretácico Superior de la Formación Loncoche en Calmu-Co (Mendoza, Argentina): implicancias paleoambientales y paleogeográficas. Ameghiniana, 50: 483-492.

Previtera, M.E. (2017). Bone microstructure and diagenesis of saurischian dinosaurs from the Upper Cretaceous (Neuquén Group), Argentina. Servicio Nacional de Geología y Minería. Andean Geology, 44: 39-58.

- Previtera, E. (2019). Taphonomic analysis of saurischian dinosaurs from the Plottier Formation (Upper Cretaceous), Mendoza, Argentina. *Andean Geology*, 46: 345-367.
- Quadros, A.B., Chafrat, P. y Zaher, H. (2018). A new teiid lizard of the genus *Callopiestes* Gravenhorst, 1838 (Squamata, Teiidae), from the Lower Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38: 1-18.
- Rich, P.V., Rich, T.H., Wagstaff, B.E., Mason, J.M., Douthitt, C.B., Gregory, R.T. y Felton, E.A. (1988). Evidence for low temperatures and biologic diversity in Cretaceous high latitudes of Australia. *Science*, 242: 1403-1406.
- Richter, R. (1928). Aktuopalaontologie and Palaobiologie: eine Abgrenzung. *Senckenbergiana*, 10: 285-92.
- Salgado, L. y Bonaparte, J.F. (2007). Sauropodomorpha. En Gasparini, Z., Salgado, L., y Coria, R.A. (eds.) *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Bloomington, Estados Unidos: 188-228.
- Salgado, L., Coria, R.A., Magalhaes Ribeiro, C.M., Garrido, A., Rogers, R., Simon, M.E., Arcucci, A.P., Curry Rogers, K., Carabajal, A.P., Apesteguía, S., Fernández, M., García, R.A. y Talevi, M. (2007). Upper Cretaceous dinosaur nesting sites of Río Negro (Salitral Ojo de Agua and Salinas de Trapalcó - Salitral de Santa Rosa), northern Patagonia, Argentina: *Cretaceous Research*, 28: 392-404.
- Salgado, L., Fernández, M. y Talevi, M. (2007). Observaciones histológicas en reptiles marinos (Elasmosauridae y Mosasauridae) del Cretácico tardío de Patagonia y Antártida. *Ameghiniana*, 44: 513-523.
- Salgado, L. y Díaz-Martínez, I. (2018). Patrimonio paleontológico en áreas naturales protegidas: el caso del ANP municipal Paso Córdoba (provincia de Río Negro, Patagonia, Argentina). *Revista PH*, 94: 304-306.
- Salisbury, S.E. (1952). Downs and dunes: their plant life and its environment: 1-328.
- Scasso, R.A. y Limarino, C.O. (1997). Petrología y diagénesis de rocas clásticas. *Asociación Argentina de Sedimentología, Publicación Especial 1*: 259.
- Seilacher, A. (1982). General remarks about event deposits. En Einsele, G., y Seilacher, A. (eds.) *Cyclic and Event Stratification*. Springer-Verlag, New York: 161-174.

Shipman, P. (1981): *Life History of a Fossil. An Introduction to Taphonomy and Paleoecology*. Harvard University, Cambridge: 222.

p.

Shipman, P., Bosler, W., Davis, K.L., Behrensmeyer, A.K., Dunbar, R.I.M., Groves, C.P., Thackeray, F., Van Couverin, J.A. y Stucky, R.K. (1981). Butchering of giant geladas at an acheulian site [and comments and reply]. *Current Anthropology*, 22: 257-268.

Silvestro, J. y Zubiri, M. (2008). Convergencia oblicua: modelo estructural alternativo para la Dorsal Neuquina (39°S), Neuquén. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 63: 49-64.

Simpson, E.L. y Loope, D.B. (1985). Amalgamated interdune deposits, White Sands, New Mexico. *Journal of Sedimentary Research*, 55: 361-365.

Smith, T.M., Tafforeau, P., Le Cabec, A., Bonnin, A., Houssaye, A., Pouech, J., Moggi-Cecchi, J., Manthi, F., Ward, C. y Makaremi, M. (2015). Dental Ontogeny in Pliocene and Early Pleistocene Hominins. *PLoS One*, 10: e 0118118.

Talbot, M.R. y Allen, P.A. (1996). Lakes. En Reading, H. (ed.) *Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 83-124.

Taylor, A. y Goldring, R. (1993). Description and analysis of bioturbation and ichnofabric. *Journal of the Geological Society*, 150: 141-148.

Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Manera, T. y Oliva, C. (2010). Estudio tafonómico de los mamíferos pleistocenos de Playa Del Barco (Pehuen Co), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 47: 137-152.

Tunik, M., Folguera, A., Naipauer, M., Pimentel, M. y Ramos, V.A. (2010). Early uplift and orogenic deformation in the Neuquén Basin: constraints on the Andean uplift from U–Pb and Hf isotopic data of detrital zircons. *Tectonophysics*, 489: 258-273.

Uliana, M.A. (1979). Geología de la región comprendida entre los ríos Colorado y Negro, provincias del Neuquén y Río Negro. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata (inédito), La Plata.

Uliana, M. y Biddle, K. (1988). Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of Southern South America: *Revista Brasileira de Geociencias*, 18: 172-190.

Uliana, M.A. y Dellapé, D.A. (1981). Estratigrafía y evolución paleoambiental de la sucesión maestrichtiano-eoterciaria del Engolfamiento Neuquino (Patagonia septentrional). 8° Congreso Geológico Argentino, San Luis. Actas 3: 673-711.

Voorhies, M.R. (1969). Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Rocky Mountain Geology*, 8: 1-69.

Veralli, C. y Calvo, J.O. (2004). Dientes de terópodos carcharodontosáuridos del Turoniano superior-Coniaciano inferior del Neuquén, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 41: 587-590.

Vergani, G., Tankard, A., Belotti, H. y Welsink, H. (1995). Tectonic evolution and paleogeography of the Neuquén basin, Argentina. En Tankard, A.J., Suarez Soruco, R., Welsink, H.J. (eds.) *Petroleum basins of South America*. AAPG Memoir, 62: 383-402.

Varricchio, D.J., Sereno, P.C., Xijin, Z., Lin, T., Wilson, J.A. y Lyon, G.H. (2008). Mud-trapped herd captures evidence of distinctive dinosaur sociality. *Acta Palaeontologica Polonica*, 53: 567-578.

Weber, E.I. (1964). Estudio geológico de General Roca (provincia de Río Negro). Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires (inérita), Buenos Aires.

Weber, E.I. (1968). Las Capas de la Balsa al sur del Paso Córdoba. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 23: 246-250.

Wichmann, R. (1916). Las Capas con Dinosaurios en la costa sur del río Negro frente a General Roca. *Physis*, 2: 258-262.

Wing, S.L. y Sues, H.D. (1992). Mesozoic and early Cenozoic terrestrial ecosystems. *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*: 1-407.

Wing, S.L. y Sues, H.D. (1992). Mesozoic and Early Cenozoic terrestrial ecosystems. En Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., DiMichele, W.A., Potts, R., Sues, H. y Wing, S.L. (Eds.) *Terrestrial Ecosystems through time. Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. University of Chicago Press, Chicago: 568.

Wings, L. y Sues, H.D. (1992). Mesozoic and Early Cenozoic Terrestrial Ecosystems. En Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., Dimichele, W.A., Potts, R., Sues, H.D., y Wing, S.L., (eds.) *Terrestrial Ecosystems through Time*. University from Chicago Press, Chicago: 327-416.

Wings, O. (2004). Authigenic minerals in fossil bones from the Mesozoic of England: poor correlation with depositional environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 204: 15-32.

Woodward, A.S. (1896). On Two Mesozoic Crocodilians, *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (genus novum), from the Red Sandstones of the Territory of Neuquén (Argentine Republic). *Anales del Museo de la Plata, Paleontología*, 4: 1-20.

Woodward, A.S. (1901). On some extinct reptiles from Patagonia, of the genera *Miolania*, *Dinilysia*, and *Genyodectes*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1901: 169-184.

Yrigoyen, M.R. (1991). Hydrocarbon resources of Argentina. En *World Petroleum Congress 13*, Buenos Aires. *Petrotecnia, Special Issue*: 38-54.

Zavala, C. y González, R. (2001). Estratigrafía del Grupo Cuyo (Jurásico inferior-medio) en la Sierra de la Vaca Muerta, Cuenca Neuquina. *Boletín de Informaciones Petroleras* 65: 52-64.