



UNIVERSIDAD NACIONAL DE RÍO NEGRO

Sede Alto Valle y Valle Medio

Licenciatura en Paleontología

**TAFONOMÍA DE MAMÍFEROS
PLEISTOCENOS COLECTADOS POR
DARWIN EN PUNTA ALTA
(BUENOS AIRES, ARGENTINA):
ANÁLISIS DE LA COLECCIÓN
DIGITALIZADA DEL MUSEO DE
HISTORIA NATURAL DE LONDRES**
TRABAJO FINAL DE GRADO

E. GABRIEL NAHUEL RUIZ

Director: Dr. Ignacio Díaz Martínez

Co-Director: Dr. Rodrigo L. Tomassini

Contenido

Agradecimientos	2
Resumen	3
Abstract	4
Capítulo 1: Introducción	5
1.1 Fundamentación del análisis tafonómico	5
1.2 Uso de herramientas digitales en paleontología	5
1.3 Objetivos e hipótesis de trabajo	8
Capítulo 2: Marco geográfico, geológico y paleontológico	10
Capítulo 3: Materiales y métodos	14
3.1 Métodos para el análisis tafonómico	17
3.2 Abreviaturas	18
Capítulo 4 – Resultados y discusión	19
4.1 Número mínimo de elementos (NME).....	19
4.2 Número mínimo de individuos (NMI)	21
4.3 Grado de articulación	22
4.4 Grado de meteorización	24
4.5 Grado de abrasión.....	26
4.6 Rotura.....	28
4.7 Grado de bioerosión	30
4.8 Grado de encostramiento e impregnación	33
Capítulo 5 – Conclusiones	37
5.1 Historia tafonómica de la asociación de Punta Alta.....	37
5.2 Uso de colecciones digitalizadas en estudios tafonómicos	38
5.3 Darwin y la tafonomía.....	39
Referencias bibliográficas	40

Agradecimientos

En primer lugar quisiera agradecer a mis directores, Ignacio Díaz Martínez y Rodrigo Tomassini, quienes me brindaron toda su ayuda, tiempo y ánimos durante el proceso de este trabajo final de grado.

Al Museo de Londres, en especial al Dr. Adrián Lister y la Dra. Pip Brewer quienes junto a su equipo digitalizaron los restos y brindaron información extra.

Al jurado, que con sus valiosos aportes ayudaron a mejorar este trabajo.

A la Universidad Nacional de Río Negro y a todos los profesores y profesoras, en especial a Leonardo Salgado, Rodolfo Coria, Marianella Talevi, Ignacio Cerda, Juan Canale, quienes han compartido sus experiencias, me han brindado consejos o me ayudaron en diversos momentos durante la carrera. También a Magalí Cárdenas, quién además de compartir sus conocimientos, me brindó su apoyo para siempre ir por más.

A mis compañeros de las licenciaturas en paleontología y en geología con quienes compartí estos últimos años, muchos de los cuales hoy puedo considerar amigos. A mis amigos de la vida quienes constantemente me brindan su apoyo.

Por último, a mi familia quienes han sido el pilar más importante para que pueda estudiar y aportaron todo lo necesario desde su lugar.

Resumen

Charles Darwin visitó el sudoeste de la provincia de Buenos Aires durante su viaje a bordo del H.M.S. Beagle en 1832 y 1833, recorriendo la zona de Bahía Blanca y sus alrededores. En dicha zona realizó observaciones geológicas y paleontológicas, destacándose el hallazgo de mamíferos fósiles en Punta Alta. En este trabajo final de grado se analizaron los restos de dicha asociación fósil, compuesta por *Equus (Amerhippus) neogeus*, *Megatherium americanum*, *Myiodon darwini*, *Scelidotherium leptcephalum*, *Toxodon platensis* y *Toxodon* sp., y algunos fragmentos de Mammalia ident., almacenados y digitalizados por el personal del *Natural History Museum* de Londres y disponibles en repositorios virtuales de acceso libre. El objetivo fue identificar diversos atributos tafonómicos, utilizando imágenes 2D y 3D, para comprobar si los restos fueron depositados en el contexto de un sistema fluvial. La asociación de mamíferos recuperada presenta un NMI = 9 y corresponde a la típica megafauna pleistocena de la región Pampeana. En particular, la presencia del litopterno *Macrauchenia patachonica* y del équido *Equus (Amerhippus) neogeus*, indicaría una edad Pleistoceno tardío para la asociación. Los elementos más representados son los craneanos y las costillas y constituyen los más afectados por procesos de meteorización. Los elementos óseos menos representados incluyen vértebras y astrágalos y son los que presentan mayor grado de abrasión. La mayoría de los restos se encontraron desarticulados e incompletos, con la excepción del holotipo de *S. leptcephalum*. Además, se identificaron elementos esqueléticos bioerosionados por crecimiento de raíces, actividad de bacterias y trazas de Polychaeta. Algunos de los restos estaban impregnados, lo que llamó la atención de Darwin. Los atributos tafonómicos identificados reflejan que los restos óseos fueron afectados por diferentes procesos, tanto antes como después del enterramiento. Los resultados obtenidos son concordantes con la interpretación de un ambiente fluvial para los niveles portadores. Se considera que algunos materiales fueron acumulados y enterrados rápidamente, mientras que otros permanecieron más tiempo expuestos en superficie y resultaron resedimentados. Las trazas generadas por organismos marinos sugieren el desarrollo de procesos de reelaboración. En este marco, se considera que la asociación está compuesta por especímenes tanto autóctonos (representados únicamente por un esqueleto casi completo de *S. leptcephalum*) como parautóctonos. La mayoría de los atributos considerados en este análisis fueron observados por Darwin por lo que se destaca su faceta de tafónomo, aún cuando la tafonomía no había sido definida como ciencia.

Abstract

Charles Darwin visited the southwest of the Buenos Aires province during his trip aboard the H.M.S. Beagle in 1832 and 1833, especially the area of Bahía Blanca and its surroundings, making geological and paleontological observations. One of the highlights was the discovery of fossil mammals in Punta Alta. In this degree thesis, the remains of a fossil assemblage from Punta Alta, composed of *Equus (Amerhippus) neogeus*, *Megatherium americanum*, *Myiodon darwini*, *Scelidotherium leptcephalum*, *Toxodon platensis* and *Toxodon sp.*, and some fragments of Mammalia ident., were analyzed. The remains, stored and digitized by the staff of the Natural History Museum of London, are available in free access virtual repositories. The purpose of this thesis was to identify various taphonomic attributes using 2D and 3D images in order to verify if the remains were deposited in the context of a fluvial system. The recovered assemblage of mammals presents an NMI = 9 and corresponds to the typical Pleistocene megafauna of the Pampean region of Argentina. In particular, the presence of the lithoptern *Macrauchenia patachonica* and the equid *Equus (Amerhippus) neogeus*, indicate a late Pleistocene age for the assemblage. The most represented elements are the skull and the ribs and they are the most affected by weathering processes. The least represented bone elements include vertebrae and astragalus and exhibit the highest degree of abrasion. Most of the remains were disarticulated and incomplete, with the exception of the holotype of *S. leptcephalum*. In addition, skeletal elements bioeroded by root growth, bacterial activity, and traces of Polychaeta were identified. Some of the remains were impregnated, an attribute that caught Darwin's attention. The identified taphonomic attributes reflect that the bone remains were affected by different processes, both before and after burial. The results obtained are consistent with the interpretation of a fluvial environment. It is considered that some materials were quickly accumulated and buried, while others remained exposed on the surface for a longer period of time and were resedimented. Marine trace fossils suggest that some of the remains were affected by reelaboration. In this context, the association is considered to be composed of both autochthonous (represented only by a nearly complete skeleton of *S. leptcephalum*) and para-autochthonous specimens. Most of the attributes included in this analysis were observed by Darwin, even though taphonomy had not been defined as a science, which is why his facet as a taphonomist is considered.

Capítulo 1: Introducción

1.1 Fundamentación del análisis tafonómico

Ivan Efremov (1908 - 1972) acuñó el término tafonomía, del griego “*taphos*” (entierro) y “*nomos*” (leyes), para hacer referencia a la disciplina paleontológica encargada de describir los procesos que afectan a los restos de los organismos al pasar de la biosfera a la litosfera (Efremov, 1940). Sin embargo, diversos conceptos que actualmente se incluyen dentro del campo de la tafonomía fueron adoptados por otros investigadores desde mucho tiempo antes de la definición formal de esta disciplina (ver Pomi y Tonni, 2008; Farinati *et al.*, 2010). Leonardo da Vinci (1452 - 1519) hizo observaciones sobre la vida y la muerte de bivalvos actuales para interpretar el origen de los fósiles hallados cerca de las montañas Monferrato (Italia) y así desmitificar el Diluvio Universal como el proceso responsable del transporte y depositación de dicha asociación (Mancuso, 2004). Florentino Ameghino (1853 - 1911) argumentó que los fósiles de la “formación pampeana” no estarían relacionados con esta catástrofe diluviana, a partir de la observación de que los especímenes no se distribuyen en un solo nivel o que presentan distintos estados de preservación, contrariamente a lo que esperaría encontrarse en asociaciones formadas a partir de un evento catastrófico (Pomi y Tonni, 2008). Charles Darwin (1809 - 1882) realizó observaciones e interpretaciones durante su viaje alrededor del mundo, a bordo del H.M.S. Beagle, sobre las características preservacionales de los restos fósiles hallados y los mecanismos que favorecieron su fosilización, aspectos actualmente incluidos en el campo de la tafonomía.

Desde su definición, el concepto de tafonomía y sus implicancias han ido variando con el paso de los años. Behrensmeyer y Kidwell (1985) definen a esta disciplina como “*el estudio de los procesos de preservación y cómo ellos afectan la información en el registro fósil*”. Behrensmeyer *et al.* (2000) indicaron que la tafonomía se centra en el entendimiento geobiológico de la Tierra, haciendo énfasis en los procesos *post-mortem* que pueden afectar nuestro entendimiento de los ambientes y biotas del pasado. Por otro lado, Fernández-López (1999, 2000) la define como la disciplina encargada de estudiar y explicar los procesos de fosilización, la producción y modificación de los restos conservados y la formación de yacimientos fósiles.

1.2 Uso de herramientas digitales en paleontología

El uso de imágenes para realizar diversos estudios no invasivos sobre los restos fósiles no es nuevo. Originalmente, antes del desarrollo de las técnicas digitales, parte de las

descripciones realizadas en estudios paleontológicos se basaban en dibujos hechos a mano. Un ejemplo reconocido históricamente incluye la descripción de *Megatherium americanum* por parte de Cuvier (1796) a partir de los dibujos que le fueron entregados de un ejemplar casi completo, recuperado en Argentina y enviado a España para ser preparado y montado. Si bien Cuvier nunca vio los restos personalmente, pudo realizar una descripción detallada que, incluso, permitió a Darwin identificar este taxón entre los restos fósiles hallados en Sudamérica (Fernicola *et al.*, 2009; Lister, 2018).

La paleontología virtual es cada vez más utilizada en estudios científicos, comunicación de la ciencia y conservación de restos (Rahman *et al.*, 2012). Las técnicas utilizadas se pueden dividir en aquellas que obtienen productos en dos (2D) y en tres (3D) dimensiones. Algunas técnicas aportan información sobre estructuras internas del objeto analizado, como las tomografías (2D y 3D), mientras que otras permiten observar volumetría y atributos de la superficie de los restos, como la fotogrametría, escáner láser (3D) o imágenes de alta resolución (2D) (Sutton *et al.*, 2017). También se han desarrollado metodologías virtuales en la documentación y estudio de trazas fósiles y actuales (Falkingham *et al.*, 2018). Por otro lado, se han utilizado técnicas digitales para la conservación y difusión del patrimonio paleontológico que se encuentra en yacimientos expuestos a la destrucción (Díaz-Martínez *et al.*, 2018a; 2018b; Cruzado-Caballero *et al.*, 2019). Algunas de las aplicaciones de la paleontología virtual han permitido analizar y diseñar medidas de conservación de restos fósiles delicados, que generalmente se encuentran en sitios protegidos, como aquellos correspondientes a la fauna de Ediacara (Antcliffe y Brasier, 2011).

Desde hace algunos años, instituciones científicas de todo el mundo comenzaron a utilizar repositorios virtuales como parte de sus iniciativas en aspectos curatoriales (e.g., *Florida Museum of Natural History*, <https://sketchfab.com/FloridaMuseum>; *Smithsonian*, <https://www.3d.si.edu>; *Natural History Museum* de Londres, <https://data.nhm.ac.uk/>). El principal objetivo de la digitalización de las colecciones, principalmente aquellas que tienen valor histórico-patrimonial o corren riesgo de perderse, es crear un respaldo en formato digital que pueda ser usado para su estudio científico y como salvaguarda y puesta en valor a través plataformas digitales de acceso libre. Se destaca que este proceso de digitalización se considera como una herramienta viable, por ser económica, sencilla y con grandes beneficios (Ziegler *et al.*, 2020). Las herramientas digitales también se han aplicado en tafonomía. Así, Djuricic *et al.* (2016) propusieron el uso de imágenes para

calcular el número de conchillas de ostras fósiles presentes en una acumulación y estimar el tamaño de las mismas. Cartajena *et al.* (2020) resaltan la utilidad de la fotogrametría de alta resolución para registrar la distribución espacial de restos de mamíferos en un sitio sumergido bajo el agua y su contexto depositacional, así como para diferenciar modificaciones tafonómicas, como abrasión y meteorización. Por otro lado, Lautenschlager (2016) ha destacado los beneficios de la restauración digital de los fósiles que han sido alterados por diversos agentes y mecanismos tafonómicos, en estudios taxonómicos, inferencias en la apariencia del organismo, ecología, y análisis morfofuncionales, así como para exposiciones y educación.

Los repositorios virtuales incluyen principalmente fotografías de alta resolución, modelos 3D realizados con fotogrametría, escáner laser, imágenes y/o modelos de *CT scan*. Entre estos repositorios virtuales se encuentran: *MorphoSource*, *myFossil*, *Digimorph*, *DataPortal*, *Sketchfab*; estos dos últimos consultados en este Trabajo Final de Grado (TFG). En el marco de la actual pandemia de COVID19, la consulta de este tipo de repositorios resulta de gran utilidad, ya que, en muchos casos debido a las medidas de confinamiento preventivo y limitaciones en los viajes, los investigadores se encuentran imposibilitados para observar presencialmente los materiales (Torres-Tamayo y San Román, 2021).

El *Natural History Museum* de Londres (Inglaterra) cuenta con una amplia variedad de colecciones paleontológicas. Entre ellas, se destaca la colección de mamíferos fósiles recuperados por Darwin en Sudamérica, la cual cuenta con aproximadamente 100 restos pertenecientes a 13 especies (Natural History Museum [NHMUK], 2018). Originalmente depositada en el *Royal College of Surgeons*, esta colección sufrió la destrucción de numerosos materiales durante el bombardeo de Londres en la II Guerra Mundial; los restos que pudieron ser rescatados fueron posteriormente trasladados al *Natural History Museum* de Londres (Brewer *et al.*, 2018a; Lister, 2018). En los últimos años, esta institución comenzó a digitalizar estos restos a través de imágenes 2D de alta resolución y escaneos 3D acompañados con documentación original. Esta información compilada se puso a disposición en el sitio de acceso libre del propio museo (data.nhm.ac.uk).

Hasta el momento, para el sitio Punta Alta, objeto de estudio de esta TFG, se encuentran disponibles las imágenes y los datos correspondientes a restos de *Equus (Amerhippus) neogeus*, *Megatherium americanum*, *Mylodon darwini*, *Scelidotherium leptcephalum*,

Toxodon platensis y *Toxodon* sp.. Estos restos fueron analizados previamente desde perspectivas taxonómicas, paleobiológicas e históricas, entre otras (Fernícola *et al.*, 2009; Vizcaíno *et al.*, 2009; Farinati *et al.*, 2010, Pasquali *et al.*, 2011; Miño-Boilini *et al.*, 2014; Allmon, 2015; Lister, 2018), aunque no se han realizados estudios tafonómicos como el que se plantea en esta TFG. Este sitio tiene gran relevancia desde el punto de vista científico e histórico, ya que los fósiles allí obtenidos fueron fundamentales en el pensamiento evolucionista de Darwin y en el desarrollo de sus ideas sobre la transmutación de las especies (ver Eldredge, 2009; Brickman, 2010).

1.3 Objetivos e hipótesis de trabajo

Para el presente trabajo final de grado se plantea evaluar tafonómicamente los restos fósiles de mamíferos pleistocenos colectados por Charles Darwin en el sitio Punta Alta (provincia de Buenos Aires, Argentina), durante su viaje alrededor del mundo en el H.M.S. Beagle y actualmente depositados en la colección de *Natural History Museum* de Londres. Mediante el estudio de los atributos tafonómicos de estos restos, basado en un análisis detallado de imágenes 2D y modelos 3D, se pretende identificar los agentes y procesos actuantes, a fin de interpretar y reconstruir el origen del yacimiento y las posibles historias tafonómicas de cada resto y de la asociación en su conjunto.

Para ello se plantean los siguientes objetivos específicos:

1. Identificar las alteraciones bioestratinómicas y fosildiagenéticas presentes en los especímenes recuperados por Darwin, a partir de imágenes digitalizadas de alto detalle del repositorio del *Natural History Museum* de Londres (data.nhm.ac.uk) y modelos 3D obtenidos de la plataforma *SketchFab* (sketchfab.com/NHM_Imaging).
2. Analizar las observaciones tafonómicas hechas por Darwin sobre los restos colectados en Punta Alta, mencionadas en sus publicaciones y anotaciones, y así resaltar la figura de Darwin como tafónomo desde una visión de la Tafonomía moderna.
3. Comparar los resultados obtenidos en este estudio con la información tafonómica publicada en trabajos previos sobre otros sitios del área (e.g., Playa del Barco) correlacionables desde el punto de vista geológico y paleontológico.
4. Evaluar la factibilidad y precisión de un estudio tafonómico de una colección a través de imágenes 2D de alta resolución y modelos 3D.

Las hipótesis de trabajo son:

H1. Los atributos tafonómicos presentes en los fósiles de Punta Alta se relacionan con las características de los niveles portadores, así como de los agentes y procesos que los afectaron en cada caso.

H2. El contexto de acumulación y preservación de los fósiles corresponde a un ambiente fluvial.

H3. Las asociaciones de los sitios de Punta Alta y Playa del Barco presentan similitudes en sus características preservacionales y, por lo tanto, son correlacionables desde el punto de vista tafonómico.

H4. El uso de imágenes de alta resolución permite reconocer atributos tafonómicos con claridad en los restos y, por lo tanto, desarrollar estudios de asociaciones fósiles.

Capítulo 2: Marco geográfico, geológico y paleontológico

El área de Bahía Blanca (sudeste de la provincia de Buenos Aires) y alrededores fue descrita por Darwin como perteneciente a la “*great Pampean formation, which consists in part of a reddish clay, and in part of highly calcareous marly rocks*” [gran formación Pampeana, la cual consiste en parte de una arcilla rojiza, y en parte de margas calcáreas] (Darwin 1845: 81) El intervalo Pleistoceno-Holoceno en esta región está registrado en la costa (e.g., Playa del Barco), en los valles de los ríos principales (e.g., Sauce Grande, Napostá Grande) y en las canteras y cortes de camino (e.g., Bajo San José). Folguera *et al.* (2017) mencionaron que el registro sedimentario para este período está integrado por secuencias tanto fluviales como eólicas que comprenden el paquete estratigráfico definido como post-pampeano por Ameghino (1898). Deschamps y Tomassini (2016) mencionaron que los depósitos fluviales del Pleistoceno tardío-Holoceno están representados por la Formación Agua Blanca (De Francesco, 1992) o parte de las secuencias San José y Agua Blanca (Zavala y Quattrocchio, 2001), así como en la Formación Chacra La Blanqueada (Rabassa, 1989), mientras que los depósitos eólicos están incluidos en la Formación Saavedra (De Francesco, 1992) y la Formación Matadero Saldungaray (Rabassa, 1989).

La localidad de Punta Alta (38° 53' 30"S y 62° 6' 13"O), ubicada a unos 30 km al sudeste de la ciudad de Bahía Blanca, es la cabecera del partido Coronel Rosales (Fig. 1 A-C). La “punta Alta” era un accidente geográfico, elevado unos 22 metros y visible desde el mar, que sirvió como referencia a los navegantes durante el siglo XIX (Chalier, 2010). En esta zona, Darwin describió una barranca, en la cual diferenció distintos niveles y recolectó restos fósiles de mamíferos y moluscos (Fig. 1D). Cabe destacar que este sitio fosilífero desapareció en 1898 con los trabajos de construcción de la actual base naval Puerto Belgrano, cuyas obras fueron proyectadas y dirigidas por el Ingeniero Luigi Luiggi (Farinati *et al.*, 2010).

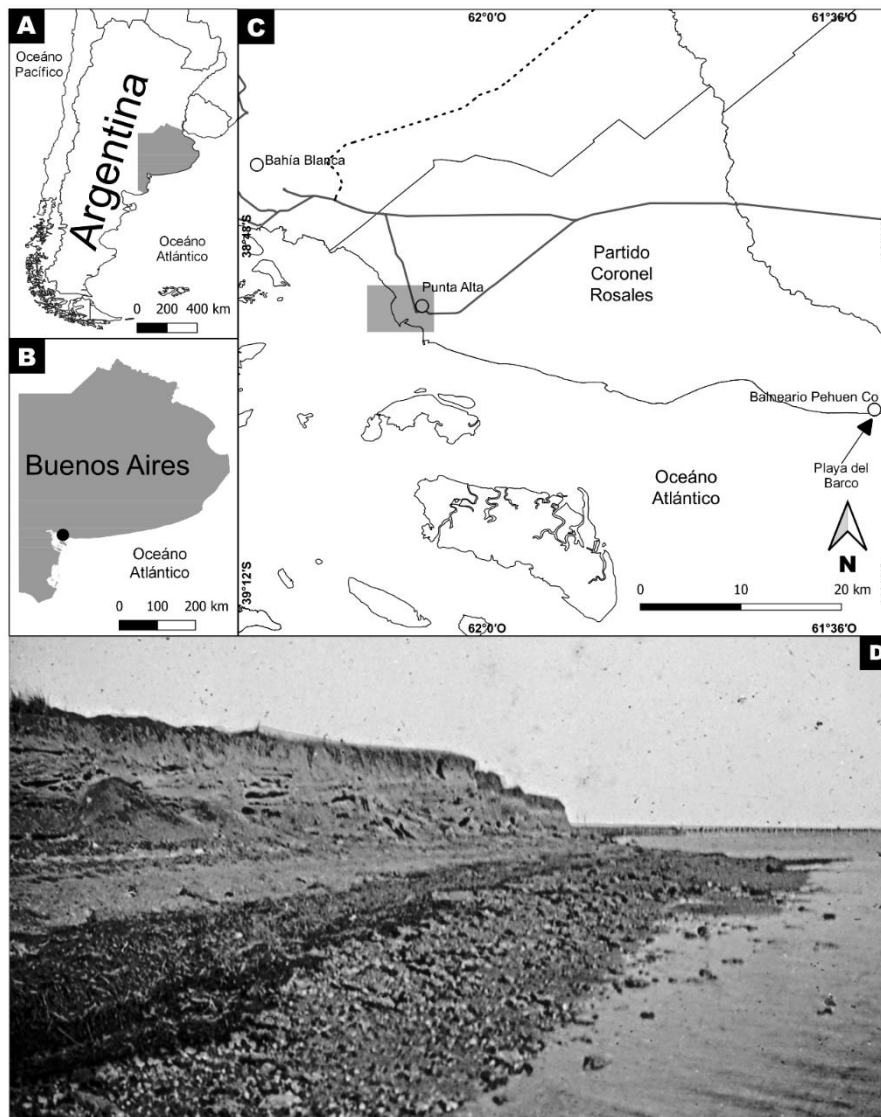


Figura 1. A-C. Mapa de ubicación de Punta Alta y Playa del Barco. D. Fotografía de la barranca de Punta Alta, 1897 (tomado del Archivo Histórico Municipal de Punta Alta).

Darwin mencionó que “*Punta Alta is situated about thirty miles higher up on the northern side of this same bay: it consists of a small plain, between twenty and thirty feet in height, cut off by a line of low cliffs about a mile in length*” [Punta Alta está situada aproximadamente 48 km al norte de la misma bahía: consiste de una pequeña planicie de 6 a 9 m de alto, cortada por una línea de bajos acantilados que se extendían por 1,6 km] (Darwin 1846: 82-83). En este punto, Darwin realizó un esquema del perfil de las barrancas y describió los niveles presentes, diferenciando litológicamente cuatro capas: A, B, C y D (Fig. 2). La capa A consistía de gravas estratificadas o conglomerados cementados por un material calcáreo arenoso, con abundantes huesos de mamíferos gigantes y conchillas. La capa B, la de mayor potencia, estaba formada por limo arcilloso rojizo, que incluía unos pocos rodados y escasísimos fragmentos de pequeñas conchillas,

además de placas y huesos de gliptodontes. La capa C estaba compuesta por gravas estratificadas relleno de surcos en la capa infrayacente, con mayor número de conchillas que en la capa A y escasos huesos, entre ellos un cráneo de *Megatherium americanum* hallado en un sector donde las capas B y C pasaban gradualmente una a la otra. Finalmente, la capa D se encontraba cubriendo discordantemente la capa C y consistía de un manto de arena eólica que incluía muchos cantos rodados y conchillas marinas y terrestres. Los restos óseos de mamíferos fósiles colectados por Darwin en esta barranca, corresponden a los siguientes taxones: *Megatherium americanum*, *Myiodon darwini*, *Scelidotherium leptcephalum*, *Toxodon platensis*, *Equus (Amerhippus) neogeus*, *Macrauchenia patachonica* y *Lomaphorus elegans* (Owen, 1840, Fernicola *et al.*, 2009; Farinati *et al.*, 2010, Allmon, 2015; Lister, 2018); los dos últimos no incluidos en el análisis tafonómico de esta TFG.

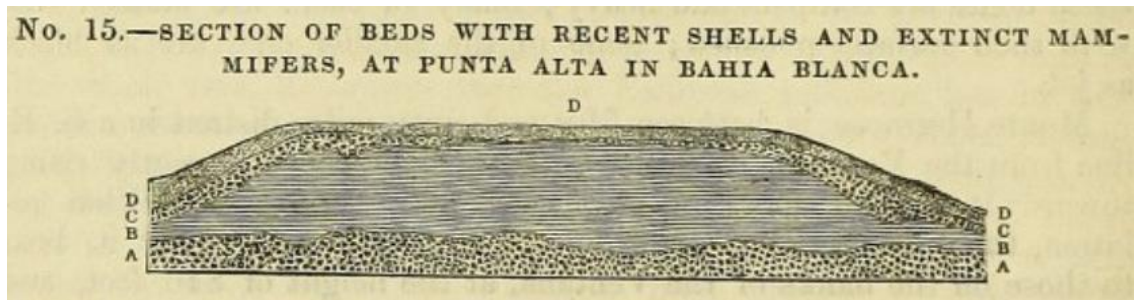


Figura 2. Esquema realizado por Darwin del perfil de la barranca de Punta Alta diferenciando los 4 niveles (Tomado de Darwin 1846: 82).

En las cercanías del balneario Pehuén Co (provincia de Buenos Aires; Fig. 1C), a unos 45 km de Punta Alta, se encuentra el yacimiento de Playa del Barco, de reconocida trascendencia debido a la cantidad y calidad de los restos de mamíferos pleistocenos recuperados (Tomassini *et al.*, 2010; 2020; y referencias allí citadas). Desde el punto de vista sedimentológico, Vega *et al.* (1989) definieron diez facies, incluyendo depósitos conglomerádicos en la porción inferior de la secuencia y arenosos y limo arenosos en la porción superior correspondientes a ambientes fluviales -secuencia A- y también depósitos de ambiente marinos somero -secuencias B, C y D- por encima. Zavala y Quattrocchio (2001) indicaron que los sedimentos conglomerádicos de la secuencia A corresponden a facies de tipo clasto-sostén interpretadas como depósitos residuales y otros niveles matriz-sostén que evidencian el desarrollo de *debris-flow* cohesivos, flujos hiperconcentrados y corrientes de turbidez de alta densidad. Estos niveles fueron interpretados como paleocursos del arroyo Las Mostazas o del río Sauce Grande (Frenguelli, 1928; Quattrocchio *et al.*, 2009). Tanto en las facies gruesas como finas se

recuperaron numerosos y diversos restos de vertebrados pleistocenos, principalmente mamíferos (Tomassini *et al.*, 2010; 2020). Zavala y Quattrocchio (2001) asignaron los depósitos de la secuencia A al Pleistoceno medio por correlación estratigráfica con los niveles aflorantes en el sitio Bajo San José. Una datación realizada en una vértebra del perezoso *Lestodon armatus*, procedente de los niveles finos superiores, arrojó una edad de 19.849, correspondiente al Pleistoceno tardío (Tomassini *et al.*, 2020). Tomassini *et al.* (2010) brindaron una actualización del listado faunístico de los depósitos fluviales de Playa del Barco, el cual incluye 20 taxones de mamíferos. Las características sedimentológicas de los depósitos y el contenido faunístico sugieren una correlación entre Playa del Barco y Punta Alta (Tomassini, comunicación personal 2021).

Capítulo 3: Materiales y métodos

El material estudiado en esta TFG incluye 288 imágenes 2D de alta resolución (formato .TIF), publicadas en el repositorio virtual de libre acceso *Data Portal* (data.nhm.ac.uk) y 33 modelos 3D disponibles en *SketchFab* (sketchfab.com/NHM_Imaging), correspondientes a parte de los restos óseos colectados por Darwin en Punta Alta. El listado taxonómico incluye 5 taxones de megamamíferos (ver abajo). Las imágenes y modelos fueron obtenidos por el equipo del *Natural History Museum* de Londres. Las imágenes 2D se tomaron con cámaras Canon EOS 5D Mark II y NIKON D810, con diversos ángulos y grados de detalle, y cuentan con una resolución de 300 ppp. Los modelos 3D se realizaron con *Faro Edge Laser Scanner*® manual, para capturar la morfología y las características de la superficie de los restos. Los datos fueron procesados con el software *Geomagic Wrap*®. Cada resto cuenta con información original de su procedencia, asignación y características generales, además de otros datos adicionales aportados por el Dr. Adrian Lister y la Dra. Pip Brewer (Director y Curadora, respectivamente, del *Natural History Museum* de Londres). La mayoría de los materiales se encuentran alojados en la colección de paleovertebrados del *Natural History Museum* de Londres, a excepción de un fragmento de cráneo de *Megatherium americanum* que se encuentra parte en el *Hunterian Museum* del *Royal College of Surgeons* y parte en la casa de Darwin en *Down House* (Simpson, 2019).

Los restos fósiles considerados para el presente trabajo final de grado fueron identificados anatómica y taxonómicamente. Para ello se consideraron tanto las imágenes 2D como los modelos 3D. Las determinaciones fueron, a su vez, comparadas con aquellas realizadas previamente por otros autores (Owen, 1840; Fernícola, 2009, Farinati *et al.*, 2010, Allmon, 2015; Lister, 2018). Este análisis no comprende la totalidad de los fósiles colectados por Darwin en Punta Alta, ya que el proyecto de digitalización continúa en curso y, además, como se indicó previamente, parte de los materiales se perdieron durante los bombardeos de la II Guerra Mundial (Figura 3A-B). El listado de materiales analizado incluye:

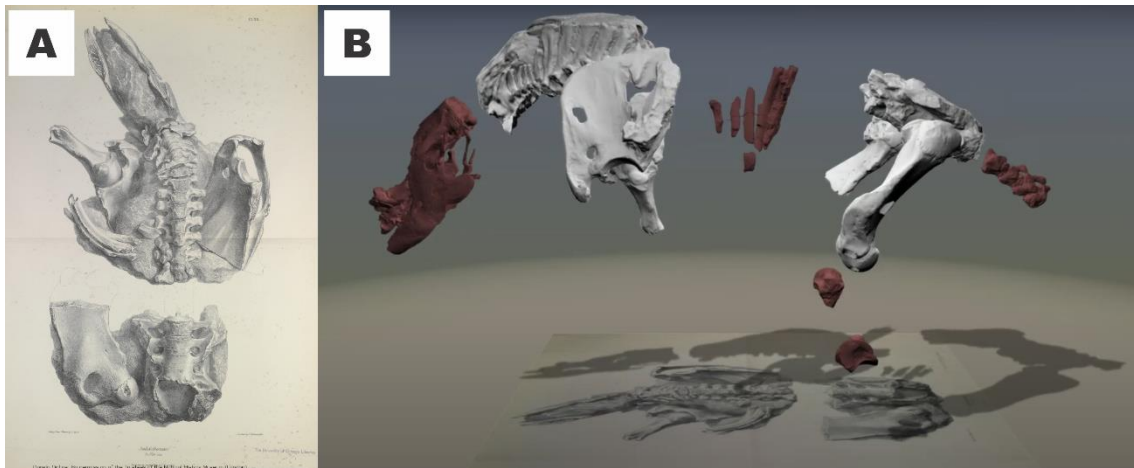


Figura 3. A. Esqueleto parcialmente completo correspondiente al espécimen NHMUK PV M 82206, holotipo de *Scelidotherium leptocephalum*, colectado por Darwin en Punta Alta, de acuerdo a la ilustración de Owen (1840). B. Modelo 3D del esqueleto de *Scelidotherium leptocephalum* disponible en DataPortal. En color rojo se observan los elementos esqueléticos actualmente conservados en la colección, mientras que el resto de las partes se perdieron, conservándose únicamente los moldes de estos.

Familia Equidae Gray, 1821

Género *Equus* Linnaeus, 1758

Subgénero *Amerhippus* Hoffstetter, 1950

Equus (Amerhippus) neogeus Lund, 1840

Material: NHMUK PV M 16558: m1 o m2? superior izquierdo

Familia Toxontidae Owen, 1845

Subfamilia Toxodontinae Owen, 1845

Género *Toxodon* Owen, 1837

Toxodon platensis Owen, 1837

Materiales: NHMUK PV M 16564: Fragmento de hemimandíbula izquierda con fragmentos de p2-3 y m1-3; NHMUK PV M 16567: Incisivo superior izquierdo; NHMUK PV M 102046a: Fragmento de hemimandíbula derecha con fragmento labial del esmalte de m3; NHMUK PV M 102046b: Fragmento de esmalte lingual de m3 inferior derecho.

Familia Toxontidae Owen, 1845

Subfamilia Toxodontinae Owen, 1845

Género *Toxodon* Owen, 1837

Toxodon sp.

Materiales: NHMUK PV M 16566: Fragmento de hemimandíbula derecha con sínfisis y fragmentos de i1-3 y p1-3 derechos, e i1-2 y m1-2 izquierdos; NHMUK PV M 102041: Fragmento de mandíbula; NHMUK PV M 102042: Fragmento de mandíbula.

Comentarios: Cabe mencionar que, estos fragmentos pueden pertenecer a *Toxodon platensis* y que aún no han podido ser identificados taxonómicamente con mayor precisión. De hecho, Burmeister (1866) describió el taxon *Toxodon darwini* usando la mandíbula (NHMUK PV M 16566), de la que Owen (1838) dedujo correctamente que pertenecían al mismo género que los restos utilizados para definir la especie (Pasquali *et al.*, 2011). Bond (1999) advirtió que podría haber una sinonimia de *Toxodon darwini* con *Toxodon platensis*, sin embargo reconoció que una revisión del género era necesaria. Según comentarios de la curadora, los especímenes NHMUK PV M 102041 y NHMUK PV M 102042 han estado asociados en la colección con el espécimen NHMUK PV M 16566 y la preservación es muy similar, por lo que es posible que sean parte del mismo individuo, aunque no existe una unión obvia entre los fragmentos (Brewer *et al.*, 2018b;c).

Familia Megatheriidae Gray, 1821

Subfamilia Megatheriinae Gray, 1821

Género *Megatherium* Cuvier, 1796

Megatherium americanum Cuvier, 1796

Materiales: NHMUK PV M 16585: Fragmento posterior de cráneo, incluyendo foramen magnum, ambos cóndilos occipitales y la parte posterior del basioccipital; NHMUK PV M 16588a: Sección de fragmento de maxilar izquierdo con m2-3; NHMUK PV M 16588b: Sección de fragmento de maxilar izquierdo con m2; NHMUK PV M 16589: Fragmento de cráneo, incluyendo parte posterior del arco zigomático y temporal; RCSHM/CO 3443 y ENGH:88202309: Fragmento de cráneo seccionado con ambos maxilares y m1-5 en ambos lados.

Familia Scelidotheriidae Ameghino, 1889

Subfamilia Scelidotheriinae Ameghino, 1889

Género *Scelidotherium* Owen, 1839

Scelidotherium leptcephalum Owen, 1839

Materiales: NHMUK PV M 82206 A (a): Fragmento posterior de cráneo; NHMUK PV M 82206 A (b): Fragmento de cráneo con ambos maxilares y mf1-4 en ambos lados; NHMUK PV M 82206 A (c): Fragmento de cf1.; NHMUK PV M 82206 B:

Hemimandíbula izquierda con cf1 y mf1-3; NHMUK PV M 82206 C (a): Sección dorsal de hemimandíbula derecha con sección oclusal de cf1 y mf1-3; NHMUK PV M 82206 C (b): Sección ventral de hemimandíbula derecha con sección basal de cf1 y mf1-3; NHMUK PV M 82206 D (a): tres costillas; NHMUK PV M 82206 D (b): dos fragmentos de costilla; NHMUK PV M 82206 D (c): cuatro fragmentos costillas; NHMUK PV M 82206 E: Huesos hioides; NHMUK PV M 82206 F: Astrágalo izquierdo; NHMUK PV M 82206 G: Astrágalo derecho; NHMUK PV M 82206 H: cuatro vértebras caudales articuladas; NHMUK PV M 82206 I: 7 microfragmentos de molariformes y 19 fragmentos indet.

Familia Mylodontidae Gill, 1872

Subfamilia Mylodontinae Gill, 1872

Género *Myodon* Owen, 1839

Myodon darwini Owen, 1839

Materiales: NHMUK PV M 16563 a: Fragmento de mandíbula con mf1-4 representados en ambos lados; NHMUK PV M 16563 b: Sección oclusal del mf3 inferior derecho; NHMUK PV M 16563 c: Sección oclusal del mf4 inferior derecho; NHMUK PV M 16587 a: Fragmento hemimandíbula izquierda con mf1-4 seccionados transversalmente; NHMUK PV M 16587 b: Sección transversal de mf1-3.

Mammalia indet.

Materiales: NHMUK PV M 102043: Fragmento de piezas dentales; NHMUK PV M 102047: Fragmento indet.

3.1 Métodos para el análisis tafonómico

Según Behrensmeyer (1991), la identificación de los atributos tafonómicos en los elementos óseos permite interpretar procesos y agentes ocurridos a lo largo de la historia tafonómica. De esta forma, se ha hecho una selección de las principales variables tafonómicas, metodología y categorías propuestas por diversos autores en este tipo de estudio, siguiendo a Alcalá (1994), Behrensmeyer (1991), Fernández-López (2000), Tomassini *et al.* (2010) y Tomassini (2012). Los atributos analizados en cada uno de los restos incluyen: articulación, meteorización, abrasión, rotura (completo o incompleto), bioerosión, impregnación, relleno sedimentario y encostramiento. Para la cuantificación anatómica y taxonómica se utilizaron diferentes índices: NME (número mínimo de elementos) y NMI (número mínimo de individuos). Por otro lado, se determinó el grado

de autoctonía-alloctonía y el carácter acumulado, resedimentado o reelaborado (Fernández-López, 2000) de los elementos que constituyen la asociación.

Los atributos tafonómicos se evaluaron directamente a partir de la observación de las imágenes 2D. En los casos en los que se consideró necesario, los análisis se complementaron con los modelos 3D. Las descripciones y dibujos originales de Owen, así como las notas y textos de Darwin y notas de la colección fueron considerados en algunos casos para determinar la procedencia estratigráfica de los restos y la asociación entre especímenes, particularmente el grado de articulación, ya que muy pocos mantienen, luego de tantos años en la colección y de las tareas de preparación y/o restauración, la disposición original con la que fueron hallados.

3.2 Abreviaturas

- NHMUK PV M: Mamíferos de la colección de Paleovertebrados del *Museum of Natural History* de Londres.
- RCSHM/CO: Colección del *Hunterian Museum* perteneciente al *Royal College of Surgeons*.
- ENGH: *English Heritage* (organización a la cual pertenece la casa de Darwin en *Downe*).

Capítulo 4 – Resultados y discusión

La colección digitalizada de Punta Alta presenta un gran número de elementos identificados. Sin embargo, no corresponde a la totalidad de restos hallados por Darwin, ya que todavía hay restos que no fueron digitalizados y otros que se perdieron (Brewer *et al.*, 2018a).

4.1 Número mínimo de elementos (NME)

Este índice corresponde al número mínimo de veces que se repite un elemento esquelético (Badgley, 1986). Aquellos restos que fueron seccionados durante la preparación y/o estudios y cuentan con información que permiten vincularlos a un mismo espécimen fueron considerados como un único elemento. El NME total fue 34; en la Tabla 1 se detalla el NME de cada elemento esquelético. Además, se identificaron 20 fragmentos indeterminados anatómicamente, de los cuales 19 pertenecen al holotipo de *Scelidotherium leptcephalum*.

Elementos	NME
Molares / molariformes aislados	2
Incisivos aislados	1
Hemimandíbulas	6
Mandíbulas	1
Maxilares	1
Fragmentos craneanos	4
Hioides	6
Costillas	7
Vertebras	4
Astrágalos	2
Total	34

Tabla 1. Número mínimo de elementos esqueléticos identificados en la asociación.

Los elementos más representados son los craneanos (incluyendo fragmentos de cráneos, maxilares y mandíbulas) y las costillas. Se destaca también la presencia de varios huesos hioides. Si bien en la colección hay otros elementos esqueléticos, estos aún no han sido digitalizados. Además, como se mencionó previamente, muchos especímenes se perdieron durante los bombardeos de la II Guerra Mundial. Este último punto es particularmente notorio en el espécimen NHMUK PV M 82206, correspondiente al holotipo de *Scelidotherium leptcephalum*, que si bien originalmente se encontraba casi completo (Figura 3A), hoy en día solo quedan unos pocos elementos esqueléticos conservados en la colección (Figura 3B).

El cálculo del NME para cada uno de los taxones identificados muestra un marcado predominio del orden Pilosa, mientras que los órdenes Notoungulata y Perissodactyla se encuentran representados por muy pocos restos (Tabla 2). Se destaca el predominio de restos asignados al perezoso *Scelidotherium leptcephalum*, que incluyen el 64,71% de la totalidad de la colección digitalizada.

	NME	%
Orden Perissodactyla		
<i>Equus (Amerhippus) neogeus</i>	1	2,94
Orden Notoungulata		
<i>Toxodon platensis</i>	3	8,82
<i>Toxodon sp.</i>	1	2,94
Orden Pilosa		
<i>Megatherium americanum</i>	4	11,76
<i>Mylodon darwini</i>	2	5,88
<i>Scelidotherium leptcephalum</i>	22	64,71
Mammalia indet.	1	2,94
Total	34	100,00

Tabla 1. Número mínimo de elementos y porcentaje de acuerdo a los diferentes taxones en la asociación.

Según Darwin (1846: 84), “*The proponderance of the Edental quadrupeds is remarkable*” [el predominio de cuadrúpedos edentados es notable]. Particularmente para la capa A, Darwin (1846: 82-83) indicó que “*include an extraordinary number of bones of gigantic mammals and many shells*” [incluye un extraordinario número de huesos de mamíferos gigantes y muchas conchillas]. En general, Punta Alta, según Darwin (1845: 80) “*this point being a perfect catacomb for monsters of extinct races*” [ese lugar es una verdadera catacumba de monstruos de razas extintas]. En la colección del *Natural History Museum* de Londres también hay restos, aun no digitalizados, de *Macrauchenia patachonica* y *Lomaphorus elegans*. En Playa del Barco también predominan claramente los megamíferos, en particular los perezosos terrestres (Tomassini *et al.*, 2010). En este sitio, por el momento, no se han registrado restos asignables a *Mylodon darwini* y *Lomaphorus elegans*.

El tamaño limitado de la muestra original (condicionada por el muestreo realizado por Darwin), sumado al hecho que algunos materiales aún no fueron digitalizados y otros se perdieron, impide realizar interpretaciones precisas sobre la representación anatómica de la asociación de Playa del Barco. Respecto a la cantidad de restos observados en las barrancas, Darwin mencionó que “*At Punta Alta we have a section of one of these later-*

formed little plains, which is highly interesting from the number and extraordinary character of the remains of gigantic land-animals embedded in it” [En Punta Alta, hay una sección de una de estas pequeñas planicies formadas posteriormente, que es muy interesante debido al número y el carácter extraordinario de los restos de animales terrestres gigantes enterrados en ella] (Darwin 1845: 81). Además, destacó que “*The remains of these nine great quadrupeds, and many detached bones were found embedded on the beach, within the space of about 200 yards square*” [Los restos de estos nueve grandes cuadrúpedos, y muchos huesos sueltos fueron encontrados enterrados en la playa, en un espacio de alrededor de 170 m²] (Darwin 1845: 82).

4.2 Número mínimo de individuos (NMI)

Este índice se obtiene considerando el elemento esquelético determinable más frecuente de un taxón determinado (Badgley, 1986). En este caso, el elemento considerado para realizar el cálculo varió de acuerdo a los materiales representados para cada taxón identificado. El NMI total de la asociación es 9 (Tabla 3). A excepción de *Megatherium americanum*, que incluye un NMI de 3 y *Mylodon darwini* con un NMI de 2, para el resto de los taxones el valor obtenido fue 1 (Tabla 3). El análisis de las imágenes realizado durante esta TFG sugiere que el comentario realizado por la curadora para *Toxodon* sp. (ver arriba) podría ser correcto y por eso se considera un NMI de 1. Al hablar de *Megatherium*, Owen (1840: 100-101) y Darwin (1846: 81) consideraron que los fragmentos craneanos pertenecieron a “3 megaterios adultos”, lo que es coincidente con el NMI obtenido para este taxón. Si bien en este caso, por el tamaño de la muestra, no se observa una diversidad taxonómica tan importante como la de Playa del Barco (Tomassini *et al.*, 2020), es evidente el marcado predominio, al igual que en dicho sitio, de individuos correspondientes a megamamíferos, con respecto a mamíferos de menor tamaño.

Taxon	NMI
<i>Equus (Amerhippus) neogeus</i>	1
<i>Toxodon platensis</i>	1
<i>Toxodon</i> sp.	1
<i>Megatherium americanum</i>	3
<i>Mylodon darwini</i>	2
<i>Scelidotherium leptcephalum</i>	1
Total	9

Tabla 3. Número mínimo de individuos para cada uno de los taxones identificados en la asociación.

4.3 Grado de articulación

Esta variable considera si los elementos óseos mantienen o no sus posiciones anatómicas relativas. Este atributo fue determinado sobre la base de las imágenes 2D y las notas y dibujos originales, dado que la disposición original de varios especímenes se modificó luego de la preparación de los materiales y también debido a otros eventos como los bombardeos de la II Guerra Mundial. Behrensmeyer (1991) define las siguientes categorías: 1- elementos articulados; 2- elementos desarticulados pero asociados; y 3- elementos desarticulados y dispersos.

El único espécimen articulado corresponde a NHMUK PV M 82206, que originalmente incluía un esqueleto casi completo de *Scelidotherium leptcephalum*, con diversos elementos craneanos y postcraneanos (Figura 4A). Sin embargo, este espécimen fue modificado por los eventos arriba mencionados y actualmente solo algunas costillas y vértebras mantienen su conexión anatómica original (Figura 4B-C). El resto de los especímenes se encuentran desarticulados y dispersos.

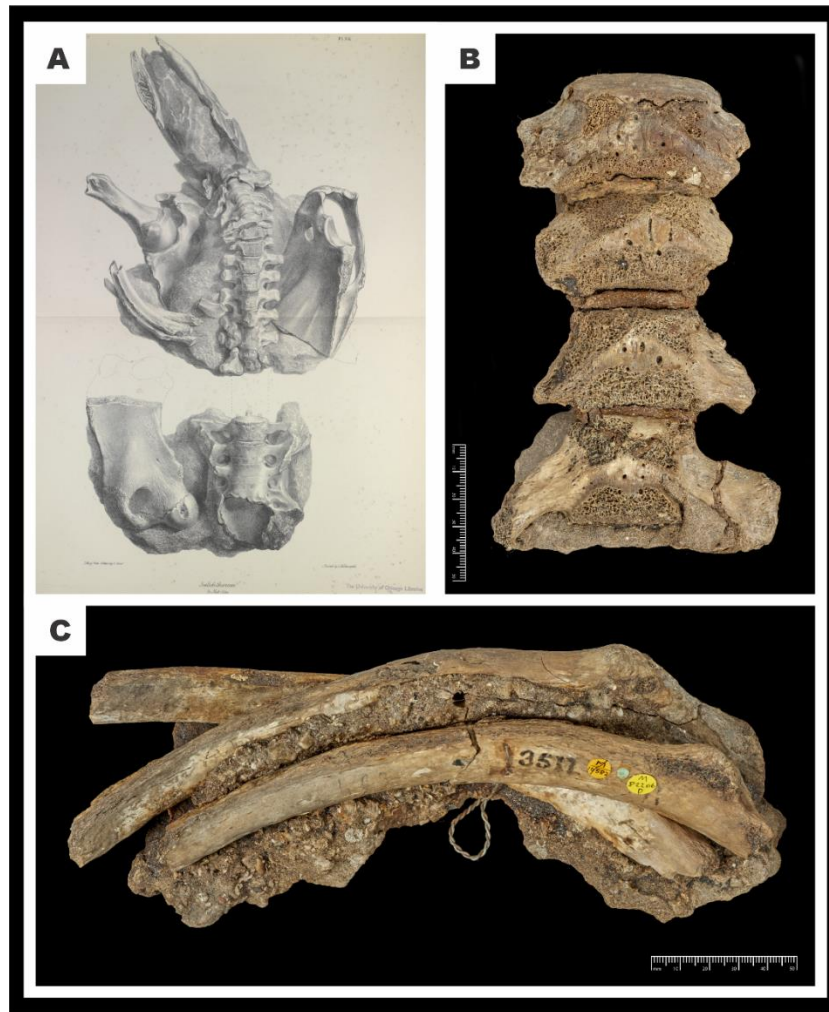


Figura 4. Especimen NHMUK PV M 82206 correspondiente al holotipo de *Scelidotherium leptocephalum* A) Dibujo original del esqueleto casi completo y articulado, figurado en Owen (1840). B) Vértebras caudales articuladas (NHMUK PV M 82206 H). C) Costillas articuladas (NHMUK PV M 82206 D).

En los trabajos y notas de Darwin, las únicas referencias a materiales articulados y/o asociados corresponden también al ejemplar de *Scelidotherium leptocephalum* (NHMUK PV M 82206), arriba descrito. En relación a este espécimen, una notable interpretación de Darwin destaca que “...others, even some of those included in the coarsest parts of the now hard conglomerate, still retain all their minutest prominences perfectly preserved; so that I conclude that they probably were protected by skin, flesh, or ligaments, whilst being covered up” [...otros, incluso algunos de los incluidos en las partes más gruesas del ahora duro conglomerado, todavía retienen perfectamente preservadas todas sus más diminutas prominencias; por lo que concluyo que probablemente estaban protegidos por piel, carne, o ligamentos, durante el enterramiento] e “In the case of the *Scelidotherium*, it is quite certain that the whole skeleton was held together by its ligaments, when deposited in the gravel in which I found it” [En el caso de *Scelidotherium*, es muy probable que el esqueleto completo haya estado unido por sus ligamentos, cuando fue

depositado en las gravas en las que lo encontré] (Darwin 1846: 84-85). También mencionó “*From the bones of the Scelidotherium, including even the knee-cap, being entombed in their proper relative positions, and from the osseous armour of the great armadillo-like animal being so well preserved, together with the bones of one of its legs, we may feel assured that these remains were fresh and united by their ligaments, when deposited in the gravel together with the shells*” [A partir de los huesos de *Scelidotherium*, incluyendo aún la rótula, y siendo enterrado en su posición relativa, y de la armadura ósea de un gran animal similar a un armadillo, tan bien preservada, junto con los huesos de una de sus extremidades, nos permite asegurar que estos restos estaban frescos y unidos por ligamentos cuando fueron depositados en las gravas junto con las conchillas] (Darwin 1845: 83). Para el sitio Playa del Barco también se indicó un marcado predominio de especímenes desarticulados y aislados (Tomassini *et al.*, 2010); se destaca que de los niveles limo arenosos superiores provienen 13 individuos de otro perezoso, *Lestodon armatus*, que representaban un grupo social, cuyos restos se encuentran desarticulados pero asociados (Tomassini *et al.*, 2020). Estos resultados son congruentes con un ambiente fluvial, donde los esqueletos suelen quedar expuestos a la intemperie durante algún tiempo y son afectados por diferentes procesos (e.g., transporte por corrientes de agua, pisoteo) que desarticulan y dispersan los elementos esqueléticos.

4.4 Grado de meteorización

Es el proceso por el cual los componentes originales de los huesos se separan entre sí y son destruidos al quedar expuestos, antes del enterramiento, a la acción de agentes atmosféricos, como radiación solar, lluvia, viento, cambios de temperatura (Behrensmeyer, 1978; Andrews, 1990). Si bien Behrensmeyer (1978) propuso una clasificación que incluye 6 categorías, Alcalá (1994) definió, sobre esa base, 3 categorías para el análisis de asociaciones fósiles de mamíferos: 1- resto intacto; 2- resto con pérdida de materia ósea superficial; y 3- resto con pérdida de materia ósea profunda..

La diferencia entre la categoría 1 y 2, se establece por la presencia o ausencia de agrietamiento, escamación y/o pérdida de materia ósea superficial. En cuanto al límite de las categorías 2 y 3 está definido por la presencia o ausencia de hueso esponjoso expuesto. Para este análisis no se consideraron los especímenes RCSHM/CO 3443 y ENGH:88202309, ya que no cuentan con imágenes de alta resolución.

Solo el 3% de la asociación corresponde a la categoría 1 (Figura 5), representado por un incisivo de *Toxodon platensis* que no muestra ningún tipo de modificación (Figura 6A). Entre los materiales afectados, el 34% a la categoría 2 (Figuras 5, 6B, C) y el 63% corresponde a la categoría 3 (Figuras 5 y 6D). Los elementos anatómicos más afectados fueron los craneanos (incluyendo fragmentos de cráneos, maxilares y mandíbulas). En cuanto al estado general de los restos, que en parte podría vincularse con el proceso de meteorización, Darwin indicó que “*Most of the bones are now in a soft and friable condition, and, like the shells, do not emit when burnt an animal odour. The decayed state of the bones may be partly owing to their late exposure to the air and tidal-waves*” [La mayoría de los huesos se encuentran en condiciones frágiles, y como las conchillas, no emiten olor cuando son quemados. El estado deteriorado de los huesos probablemente se deba, en parte, a la exposición tardía a las olas y el viento] (Darwin 1846: 84).

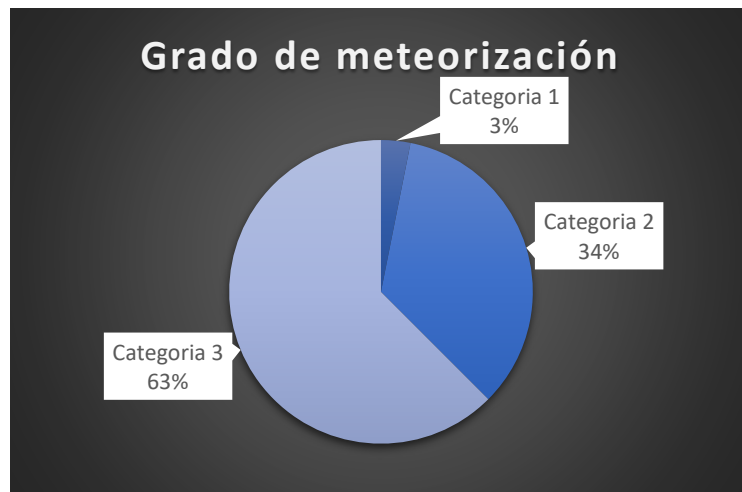


Figura 5. Representación de las diferentes categorías de meteorización identificadas en los especímenes de Punta Alta.



Figura 6. Meteorización en especímenes de Punta Alta. A) Incisivo de *Toxodon platensis* (NHMUK PV M 16567) intacto. B) Molar de *Equus (Ameripphus) neogaus* (NHMUK PV M 16558) con escamación. C) Hemimandíbula de *Scelidotherium leptocephalum* (NHMUK PV M 82206 B) con agrietamiento y escamación. D) Fragmento de cráneo de *Scelidotherium leptocephalum* (NHMUK PV M 82206 A a) con tejido óseo esponjoso expuesto.

En Playa del Barco se obtuvo un porcentaje mayor de restos intactos, aunque también se reconocieron numerosos restos afectados que fueron incluidos en las categorías 2 y 3 (Tomassini *et al.*, 2010). La identificación de diferentes categorías de meteorización sugiere que el tiempo de exposición a la intemperie fue variable entre los distintos especímenes; si bien algunos pocos restos tuvieron un tiempo nulo o relativamente corto, en la mayoría de los casos parece haber sido extenso.

4.5 Grado de abrasión

La abrasión es un proceso que hace referencia al desgaste mecánico de los restos como consecuencia del impacto de las partículas transportadas por el agua y el viento o por el rozamiento entre los mismos, aunque no necesariamente implica transporte (Behrensmeyer, 1991; Fernández-López, 2000). De acuerdo a la clasificación de Alcalá (1994) dicha variable se puede clasificar en las siguientes categorías: 1- resto intacto; 2- resto redondeado; y 3- resto pulido.

En la primera categoría se incluyen a los restos en los que no presentan ningún tipo de modificación. La característica que define la segunda categoría es el aspecto romo de

aristas y vértices, generado por el redondeamiento. En la tercera categoría la intensidad es mayor, además del aspecto pulido de la superficie se puede observar exposición del tejido esponjoso y pérdida de la morfología original. Para realizar el cálculo de los porcentajes se consideró todos los restos y fragmentos, exceptuando los microfragmentos incluidos en NHMUK PV M 82206 I.

El 22% de los restos no presenta ningún tipo de modificación y fue incluido en la categoría 1 (Figuras 7 y 8A). Entre los afectados, el 62% corresponde a la categoría 2 (Figuras 7 y 8B) y el 16% a la categoría 3 (Figuras 7 y 8C). Los restos que resultaron más afectados incluyen astrágalos y vértebras. En relación a este proceso, Darwin mencionó que el fragmento de cráneo de *Megatherium* (RCSHM/CO 3443 y ENGH: 88202309), estaba “*shattered and rolled*” [destrozado y abrasionado] (Darwin, 1832). Además, en otra oportunidad, hace referencia a “...*one single fragment of bone very much rolled...*” [...un fragmento de hueso muy abrasionado...] (Darwin 1846: 84). En Playa del Barco, particularmente en los niveles conglomeráticos, también se identificaron numerosos restos con signos de abrasión, la mayoría de ellos asignados a la categoría 2 (Tomassini *et al.*, 2010). Los resultados obtenidos sugieren que, en la mayoría de los casos, el tiempo de interacción entre los huesos o entre los huesos y las partículas sedimentarias en movimiento fue extenso o la intensidad de este proceso fue importante, lo cual está en concordancia con el ambiente fluvial inferido para los niveles portadores.

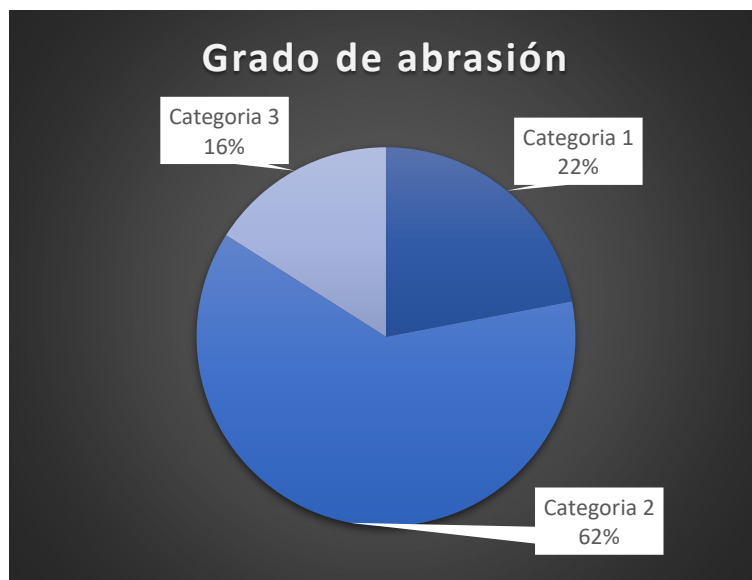


Figura 7. Representación de las diferentes categorías de abrasión identificadas en los especímenes de Punta Alta.



Figura 8. Abrasión en especímenes de Punta Alta. A) Incisivo de *Toxodon platensis* (NHMUK PV M 16567) con abrasión grado 1. B) Fragmento craneal incluyendo parte posterior del arco zigomático y temporal de *Megatherium americanum* (NHMUK PV M 16589) con abrasión grado 2. C) Vertebrae caudales de *Scelidotherium leptocephalum* (NHMUK PV M 82206 H) con abrasión grado 3.

4.6 Rotura

La distorsión tafonómica comprende cualquier tipo de modificación en la forma, tamaño y/o textura de un elemento conservado, debido al desarrollo de esfuerzos mecánicos. En este sentido, las roturas son el resultado de los efectos discontinuos de la distorsión y las mismas pueden originarse por diversos procesos y en diferentes etapas de la historia

tafonomía de los restos. De acuerdo a Alcalá (1994), se consideraron las categorías: 1- restos completos; y 2- restos incompletos.

Solo el 12% de los especímenes analizados está completo, entre los que se encuentran un incisivo de *Toxodon platensis* y una hemimandíbula, costillas y huesos hioides de *Scelidotherium leptocephalum* (Figuras 9 y 10A). La mayoría de los especímenes se encuentra incompleto, 88% (Figuras 9 y 10B), incluyendo numerosos fragmentos indeterminados tanto anatómica como taxonómicamente (Figura 10C).

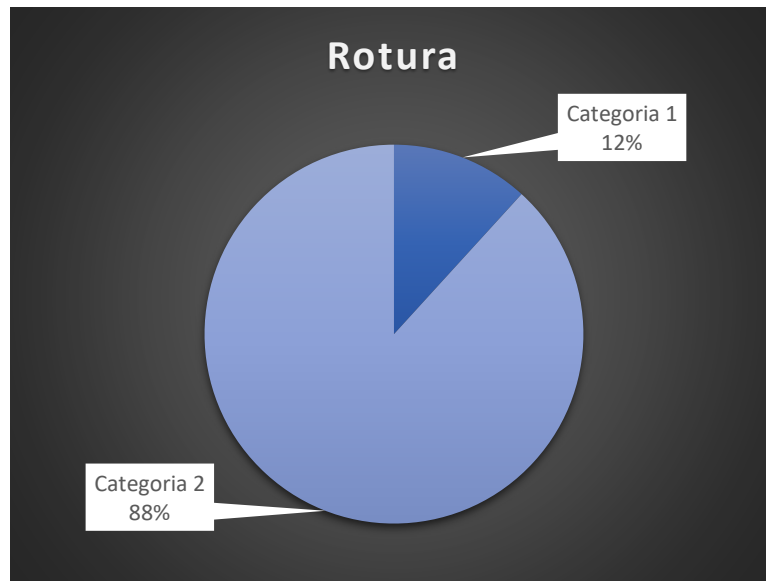


Figura 9. Representación de las diferentes categorías de rotura identificadas en los especímenes de Punta Alta.

La rotura afectó por igual a los restos craneanos y postcraneanos. Si bien no se registraron huesos largos, que son los que generalmente se utilizan para evaluar el tipo de rotura (ver Marshall, 1989), las evidencias obtenidas en los materiales analizados sugieren la presencia de fracturas ocurridas tanto en la etapa bioestratinómica como en la fosildiagenética. En varias oportunidades Darwin hizo referencia a la integridad de los restos hallados, destacando, por ejemplo, que “*Very many of the bones had been broken, abraded, and rolled, before being embedded*” [Muchos de los huesos han sufrido rotura, abrasión, y rodados, antes de ser enterrados] (Darwin 1846: 84). También menciona que “*In one part, however, where this gravel and the red mud passed into each other, I found several bones and a tolerably perfect head of the Megatherium*” [En una parte, donde las gravas y el limo rojizo pasan uno al otro, encontré varios huesos y una cabeza de *Megatherium* casi perfecta] (Darwin, 1846: 83). En Playa del Barco también se obtuvo un porcentaje muy alto de restos incompletos, representados por diferentes tipos de fracturas (Tomassini *et al.*, 2010). Esto sugiere que gran parte de la asociación fue

intensamente afectada en diferentes momentos de la historia tafonómica por diversos procesos destructivos (e.g., meteorización, pisoteo, transporte, compresión), en concordancia con el ambiente fluvial inferido para los niveles portadores.



Figura 10. Rotura en especímenes de Punta Alta. A) Hueso hioides completo (NHMUK PV M 82206 E) de *Scelidotherium leptcephalum*. B) Fragmentos de costillas (NHMUK PV M 82206 D c) de *Scelidotherium leptcephalum*. C) Fragmento indeterminado anatómicamente (NHMUK PV M 82206 I).

4.7 Grado de bioerosión

Es un mecanismo de alteración que implica la erosión de sustratos duros, tanto orgánicos (e.g., huesos, madera, valvas) como inorgánicos (e.g., clastos, afloramientos rocosos), debido a la acción mecánica (e.g., roído, pisoteo, masticación) o química (e.g., ácidos orgánicos, anhídrido carbónico, enzimas) de los organismos (Fernández-López, 2000). En la muestra analizada, el 32% de los restos (Figura 11) presentaba signos de bioerosión. Se identificaron diferentes tipos de evidencias, incluyendo: 1- trazas asignables al crecimiento de raíces, representadas por surcos superficiales, simples sinuosos o con patrones dendríticos, con fondos redondeados con forma de “U” aplanada (Figura 12A); 2- trazas posiblemente vinculadas a la actividad de hongos y/o bacterias, representadas

por una degradación de la superficie externa, en algunos casos con cambio de color (Figura 12B); y 3- trazas asociadas a la actividad de poliquetos, representadas por surcos sinuosos, raramente ramificados, de ancho uniforme y semicircular en sección transversal (Figura 12C).

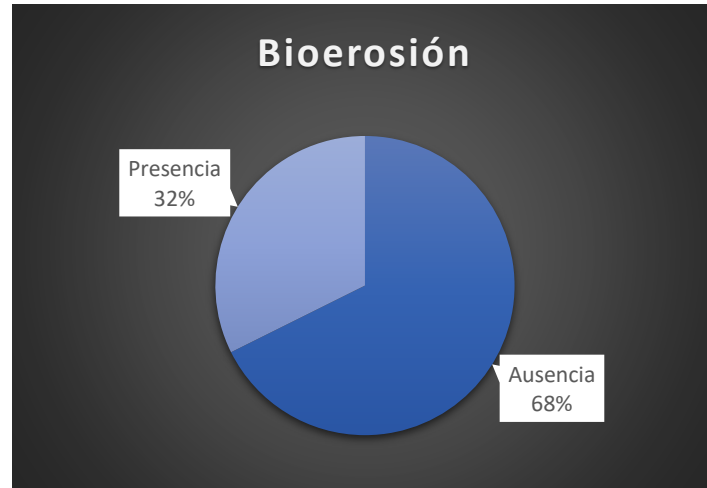


Figura 11. Porcentajes de elementos con presencia o ausencia del alguno de los tipos de bioerosión mencionado.

Las trazas de raíces reflejan que el sustrato donde fueron enterrados los restos presentaba cobertura vegetal. Estas trazas provocaron una disolución de la superficie del fósil, permitiendo clasificarla en la categoría etológica *Corrosichnia* (Mikulás, 1999), interpretadas como resultado del crecimiento reciente de raíces (Montalvo, 2002). Según Mikulás (1999), el efecto corrosivo irregular de las trazas puede ser producto de bacterias anaeróbicas alrededor de las raíces, que crean un microambiente causante de la disolución en los fósiles. Las trazas de poliquetos resultan particularmente interesantes porque reflejan la actividad de organismos marinos sobre restos óseos acumulados y preservados en ambientes que se consideran fluviales (ver conclusiones). Desde un enfoque etológico, las trazas de poliquetos registradas corresponden a la categoría conocida como *Domichnia* (Seilacher, 1953), son trazas de vivienda o de habitación y fueron asignadas a los icnotaxones *Maeandropolydora* isp. y *Caulostrepsis* isp. Estos icnotaxones son parte de la icnofacies de *Trypanites* en Pehuén Co, caracterizando un ambiente litoral somero (Spagnuolo *et al.*, 2013). Se destaca la presencia de otros organismos marinos en la superficie externa de los restos, como briozoos y cirripedios, aunque en estos casos no se identificaron trazas asociadas a su actividad.

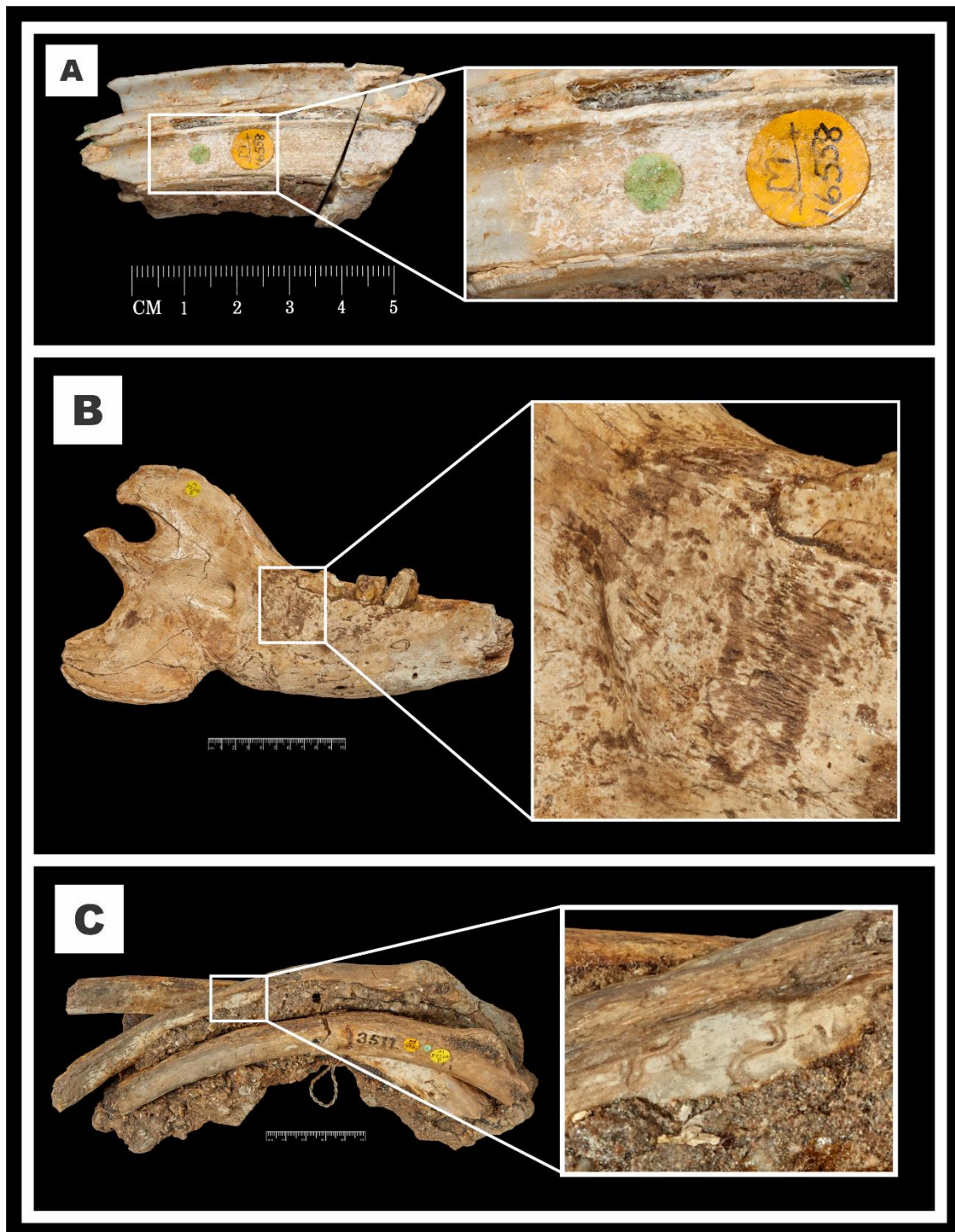


Figura 12. Bioerosión en especímenes de Punta Alta. A) Molar de *Equus (Amerhippus) neogeus* (NHMUK PV M 16558) con trazas bioerosivas por crecimiento de raíces. B) Hemimandíbula de *Scelidotherium leptocephalum* (NHMUK PV M 82206 B) con trazas bioerosivas por hongos y/o bacterias. C) Costillas de *Scelidotherium leptocephalum* (NHMUK PV M 82206 D a) con trazas bioerosivas por poliquetos.

Si bien Darwin no hizo referencia directa a la presencia de trazas bioerosivas, destaca notablemente la relación entre los fósiles de vertebrados hallados y algunos invertebrados marinos que aparecen adheridos en la superficie de los mismos, indicando, por ejemplo, que “*Barnacles, serpulæ and corallines are attached to many of the bones, but I*

neglected to observe whether these might not have grown on them since being exposed to the present tidal action; but I believe that some of the barnacles must have grown on the Scelidotherium, soon after being deposited, and before being wholly covered up by the gravel” [Cirripedios, serpúlidos y algas coralinas se encuentran adheridos a muchos de los huesos, sin embargo, me olvidé de observar si estos podrían haber crecido después que estuvieron expuestos a la acción de las mareas actuales; pero creo que algunos de los cirripedios se adhirieron a los restos de *Scelidotherium*, muy poco después de ser depositado y antes de ser completamente cubierto por las gravas] (Darwin, 1846: 84). Esto indicaría la exposición prolongada de los fósiles a la interfase agua-sedimento, lo que permitió la colonización *post-mortem* de los restos por los organismos incrustantes.

4.8 Grado de encostramiento e impregnación

El encostramiento refiere al revestimiento de los elementos conservados en la asociación formando costras superficiales (Fernández López, 2000). Entre los materiales analizados se evaluó la ausencia (categoría 0) o presencia (categoría 1) de encostramiento. Se exceptuó del análisis a los especímenes RCSHM/CO 3443, ENGH: 88202309 por no contar con imágenes 2D de alta resolución y a NHMUK PV M 82206 I, por incluir microfragmentos que, con el tiempo, se desprendieron de los restantes elementos del holotipo. El 59% de los restos presentaba evidencias de encostramiento (Figura 13), representadas, en su mayoría, por la presencia de sedimentos tamaño grava, redondeados, embebidos en una matriz de arena fina. Algunos restos poseen sedimentos adheridos tamaños arena, color grisáceo, bien seleccionado (Figura 14A-B). El material sedimentario parece estar cementado por carbonato de calcio. Las características litológicas del encostramiento son coincidentes con las descripciones sedimentológicas que se hacen para los niveles portadores.

Al considerar si los restos de *Scelidotherium* fueron transportados, Darwin (1846: 86) planteó “*The skeleton of the Scelidotherium indisputably was deposited entire: shall we say that when held together by its matrix it was washed out of an old gravel-bed (totally unlike in character to the Pampean formation), and re-embedded in another gravel-bed, composed (I speak after careful comparison) of exactly the same kind of pebbles, in the same kind of cement?*” [El esqueleto de *Scelidotherium* sin lugar a dudas fue depositado entero: ¿Deberíamos decir que, estando unido por la matriz fue transportando desde una capa de gravas antigua (totalmente improbable debido a las características de la formación Pampeana) y enterrados nuevamente en otra capa de gravas compuesta (considero

después una cuidadosa comparación) del mismo tipo sedimentos y el mismo tipo de cemento?]. Por otro lado, de acuerdo a las anotaciones de Owen (1840: 108-109), el molar de *Equus* NHMUK PV M 16558 “*was embedded in the quartz shingle, formed of pebbles strongly cemented together with calcareous matter, which adhered as closely to the tooth in question, as the corresponding matrix did to the associated fossil remains*” [estaba embebido en una roca, formada por gravas de cuarzo, cementados con material calcáreo, el cual se adhería tanto al diente en cuestión como la matriz correspondiente a los restos fósiles asociados] y “*in the attempt to detach the adherent matrix, it became partially resolved into its component curved lamellae*” [en un intento de liberarlo de la matriz, se separó parcialmente en sus capas].

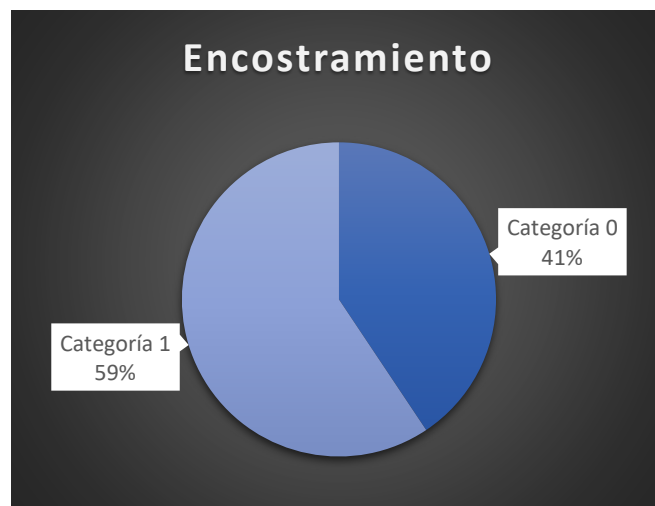


Figura 13. Representación de las diferentes categorías de encostramiento identificadas en los especímenes de Punta Alta.



Figura 14. Encostramiento en especímenes de Punta Alta. A. Fragmento dental de *Toxodon platensis* (NHMUK PV M 102046b) con encostramiento. B. Costillas de *Scelidotherium leptocephalum* (NHMUK PV M) con encostramiento.

La impregnación, en el caso de los materiales de Punta Alta, hace referencia al cambio de color de su superficie externa por la precipitación de óxidos, adquiriendo una coloración oscura, variando de 7.5Y 2/1 los elementos más negros a 5Y 2/2 los marrones oscuros según la clasificación de Munsell Color® (1994). Entre los materiales analizados se evaluó la ausencia (categoría 0) o presencia (categoría 1) de impregnación. El 17% (Figura 15) presentaba evidencias de impregnación, ya sea parcial (Figura 16B) o total de la superficie ósea (Figura 16A). De acuerdo a las características observadas, se considera que las impregnaciones corresponden a óxidos de manganeso.

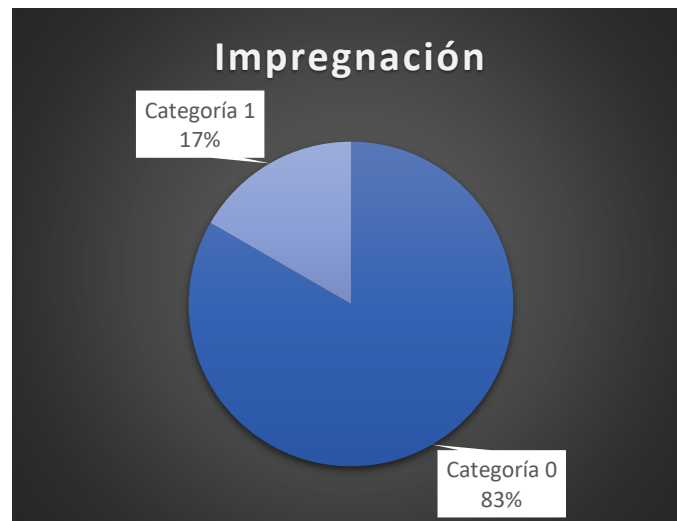


Figura 15. Porcentajes de elementos con presencia o ausencia de impregnación.

Al describir los restos de *Scelidotherium leptcephalum*, Darwin mencionó “one single fragment of bone very much rolled, and as black as jet, so as perfectly resemble some of the remains from Monte Hermoso” [un fragmento de hueso muy rodado tan negro como el azabache, muy similar a algunos de los restos de Monte Hermoso] (Darwin 1846: 84) y “From the rolled fragment of black bone, and from the plain of Punta Alta being lower than that of Monte Hermoso, I conclude that the coarse sub-littoral deposits of Punta Alta are of subsequent origin to the Pampean mud of Monte Hermoso” [A partir del fragmento rodado de hueso de color negro, y de las planicies de Punta Alta estando en una posición más baja que las de Monte Hermoso, concluyo que los depósitos más gruesos sublitorales de Punta Alta son posteriores al origen del barro Pampeano de Monte Hermoso] (Darwin 1846: 87). En el caso de Playa del Barco, Tomassini *et al.* (2010) mencionaron que la coloración oscura presente en los restos óseos, vinculada a óxidos de manganeso, es una de las características macroscópicas más destacadas de este sitio.

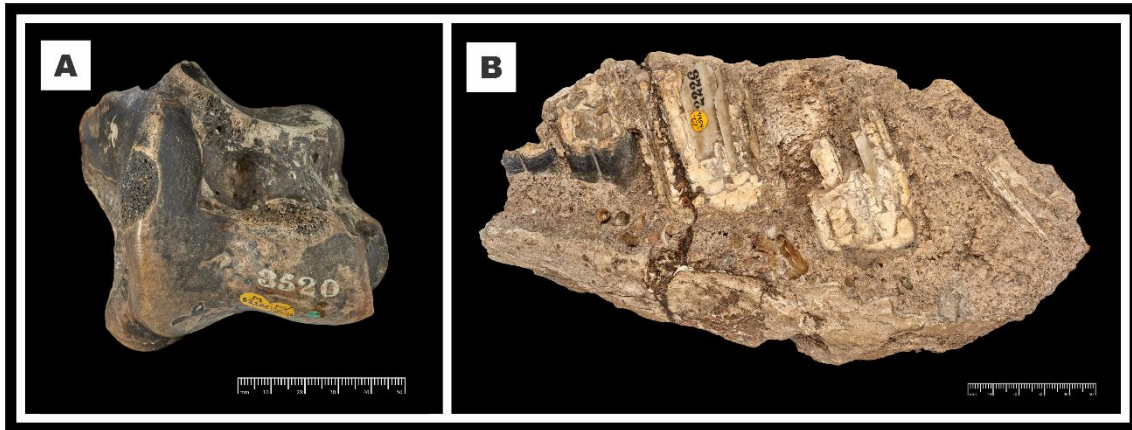


Figura 16. Impregnación en especímenes de Punta Alta. A) Astrágalo izquierdo de *Scelidotherium leptcephalum* (NHMUK PV M 82206 F) con impregnación. B) Fragmento mandibular de *Toxodon platensis* (NHMUK PV M 16564) con dos piezas dentales impregnadas.

Estos dos atributos (encostramiento e impregnación) corresponden a la etapa fosildiagenética. En ambos casos están vinculados a las características particulares del sustrato donde fueron enterrados y a los procesos que allí se desarrollaron.

Capítulo 5 – Conclusiones

5.1 Historia tafonómica de la asociación de Punta Alta

Durante su paso por el sudoeste de la provincia de Buenos Aires, Darwin recolectó numerosos restos fósiles de mamíferos en las barrancas costeras de Punta Alta. Estos materiales actualmente forman parte de la colección del *Natural History Museum* de Londres, institución que cuenta con un proyecto orientado a la digitalización de estos materiales. En el marco de esta TFG se analizaron, desde el punto de vista tafonómico, las imágenes de alta resolución 2D y los modelos 3D de los materiales.

El contexto sedimentario descrito por Darwin para las barrancas de Punta Alta sugiere, tal como se interpretó para el sitio Playa del Barco, donde se describieron depósitos de similares características, que los restos óseos se habrían acumulado, enterrado y preservado en diferentes contextos dentro de un ambiente fluvial. Darwin diferenció 4 niveles litológicos, sin embargo es necesario un análisis más detallado por nivel para diferenciar con más precisión las historias tafonómicas de los restos y los contextos de preservación. La asociación de mamíferos recuperada corresponde a la típica fauna pleistocena de la región Pampeana de Argentina, con predominio de megamamíferos. En particular, la presencia del y del équido *Equus (Amerhippus) neogeus*, ambos taxones compartidos con el sitio Playa del Barco, indicaría una edad Pleistoceno tardío para la asociación.

Los atributos tafonómicos identificados reflejan que los restos óseos fueron afectados por diferentes procesos, tanto antes (e.g., desarticulación, meteorización, abrasión por transporte, rotura) como después del enterramiento (e.g., bioerosión, encostramiento, impregnación). Los resultados obtenidos son concordantes con la interpretación de un ambiente fluvial para los niveles portadores. Teniendo en cuenta el contexto ambiental y las características de los restos, se considera que algunos materiales fueron acumulados y enterrados rápidamente, mientras que otros permanecieron más tiempo expuestos en superficie y resultaron resedimentados, es decir movilizados y dispersados antes de enterrarse. La presencia de trazas generadas por organismos marinos como los poliquetos (así como también la presencia de fósiles de diferentes invertebrados marinos adheridos a la superficie externa de algunos restos) sugiere el desarrollo de procesos de reelaboración. En este marco, se considera que la asociación está compuesta por especímenes tanto autóctonos (en este caso representados únicamente por NHMUK PV M 82206, un esqueleto casi completo de *Scelidotherium leptcephalum*) como

para autóctonos. El tamaño original de la muestra, sumado al hecho que algunos fósiles aún no han sido digitalizados y que otros se perdieron por distintos eventos a lo largo del tiempo, impide plantear interpretaciones más detalladas acerca de la historia tafonómica de la asociación. Las evidencias surgidas de este estudio indican que también existe correlación tafonómica con el sitio Playa del Barco, aun considerando las particularidades de cada asociación.

5.2 Uso de colecciones digitalizadas en estudios tafonómicos

Las herramientas digitales han demostrado ser de gran utilidad en Paleontología de Vertebrados, incluyendo estudios tafonómicos. En esta TFG se utilizaron imágenes 2D de alta resolución y modelos 3D para evaluar las características tafonómicas de una asociación de mamíferos del Pleistoceno de Argentina. La digitalización de la colección obtenida por Darwin, por parte del equipo del *Natural History Museum* de Londres, que actualmente se encuentra en plataformas de libre acceso, resulta de gran relevancia considerando también la importancia histórica que tienen estos restos, en especial en el contexto de pandemia de COVID-19.

La experiencia de esta TFG y los resultados obtenidos reflejan que esta técnica es útil para hacer análisis tafonómicos preliminares de las colecciones, particularmente, como en este caso, cuando no se tiene fácil acceso a los materiales. Las imágenes y modelos son de alta calidad y permitieron, por un lado, evaluar aspectos taxonómicos y anatómicos y, por otro lado, describir diferentes atributos tafonómicos en cada uno de los restos analizados. Sin embargo, sigue siendo esencial el análisis presencial de los materiales para determinar cuestiones de detalle vinculadas a características particulares de cada alteración, como dimensiones, textura, profundidad, entre otros. Los modelos 3D son de muy buena calidad, permitiendo observar la morfología general de cada resto. Sin embargo, para ser subidos en *SketchFab*, se encuentran optimizados, lo que resulta en un menor grado de precisión y detalle al momento de considerar las características de la superficie de los restos. Además, al ser un proyecto de digitalización que se vio demorado por la pandemia, hay diferencia en la calidad entre los primeros modelos y los más recientes, contando estos últimos con una mayor cantidad de datos que los precursores. Las imágenes 2D permitieron una mayor precisión en la identificación de atributos tafonómicos, permitiendo observar en detalle las características de la superficie de los restos. Sin embargo, pese a que el repositorio cuenta con múltiples imágenes de cada uno de los restos, con diversos ángulos, se considera apropiado un número mínimo de

imágenes, tomadas de distintos ángulos, considerando casos particulares que precisen una mayor cantidad de datos.

Además, se destaca el uso de este tipo de imágenes como herramienta para la educación y la divulgación científica. Por otro lado, las imágenes en diversos formatos, permite contar con un respaldo digital de los restos que corran un riesgo de perderse. Los restos fósiles, la documentación histórica y/o curatorial, junto con el respaldo digital constituye, en su conjunto, parte del acervo patrimonial.

La realización de análisis mineralógicos y de datación queda abierta a futuros estudios, que permitan obtener más detalles sobre esta asociación tan relevante que contribuyó al pensamiento evolucionista de Darwin y al desarrollo de sus ideas sobre la transmutación de las especies.

5.3 Darwin y la tafonomía

Darwin quedó fascinado con los fósiles de mamíferos recuperados en Punta Alta, sitio al cual definió como “...*a perfect catacomb for monsters of extinct races*” [... una perfecta catacumba para monstruos de razas extintas] (Darwin, 1846). En las barrancas de este sitio, Darwin realizó detalladas descripciones e interpretaciones de los depósitos aflorantes y de las características (y los mecanismos que favorecieron su preservación) de los restos óseos presentes en ellos, lo cual refleja su conocimiento sobre la estrecha relación que existe entre el contexto ambiental y el tipo de preservación. Varios de estos aspectos analizados por Darwin pudieron ser corroborados en el marco de la presente TFG. Este trabajo resalta una faceta poco conocida (pero muy relevante) de Darwin, la de tafónomo, particularmente teniendo en cuenta que sus estudios se llevaron a cabo un siglo antes de que la Tafonomía sea definida como ciencia, lo cual refleja su interés por conocer la historia completa de cada uno de los fósiles hallados.

Referencias bibliográficas

- Alcalá, L. (1994). *Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Teruel: Instituto de estudios Turolenses y Museo Nacional de Ciencias Naturales.
- Allmon, W.D. (2016). Darwin and palaeontology: A re-evaluation of his interpretation of the fossil record. *Historical Biology*, 28(5), 680-706.
- Ameghino, F. (1898). Sinopsis geológico-paleontológica. *Segundo Censo de la República Argentina I*, 111–255.
- Andrews, P. (1990). Small mammal taphonomy. En Lindsay, E.H., Fahlbusch, V., Mein, P. (eds.). *European Neogene Mammal Chronology* (Vol. 180). Springer, p. 487-494.
- Antcliffe, J.B. y Brasier, M.D. (2011). Fossils with Little relief: using lasers to conserve, image, and analyze the Ediacara Biota. En Laflamme, M., Schiffbauer, D. y Dornbos, S.Q. (eds.). *Quantifying the evolution of early life* (Vol. 36). Springer Science & Business Media, p. 223-240.
- Badgley, C. (1986). Counting individuals in mammalian fossil assemblages from fluvial environments. *Palaos*, 1(3), 328-338.
- Behrensmeyer, A.K. (1978). Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4(2), 150-162.
- Behrensmeyer, A.K. y Kidwell, S.M. (1985). Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, 11(1), 105-119.
- Behrensmeyer, A.K. (1991). Terrestrial vertebrate accumulations. En Allison, P.A. y Briggs, E.G. (Eds.). *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossils Record*, Plenum Press, New York, 291-335, New York.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M. y Gastaldo, R.A. (2000). Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology*, 26(4), 103-147.
- Brewer, P.; Burton, K.; Lister, A.; Scott-Murray, A. et al. (2018a). Dataset: Darwin's Fossil Mammals. Resource Scelidotherium leptcephalum – partial skeleton. Natural History Museum Data Portal. <https://doi.org/10.5519/0086786>. Recuperado el 16 Febrero 2022 de <https://data.nhm.ac.uk/dataset/darwins-fossil-mammals/resource/20194861-ecda-43fe-8272-50e9694489c6>

- Brewer, P.; Burton, K.; Lister, A.; Scott-Murray, A. et al. (2018b). Dataset: Darwin's Fossil Mammals. Resource: Likely Toxodon - lower jaw fragment. Natural History Museum Data Portal. <https://doi.org/10.5519/0086786>. Recuperado el 16 Febrero 2022 de <https://data.nhm.ac.uk/dataset/darwins-fossil-mammals/resource/ab4da60c-aac1-4def-8e46-cd203b00d818>
- Brewer, P.; Burton, K.; Lister, A.; Scott-Murray, A. et al. (2018c). Dataset: Darwin's Fossil Mammals. Resource: Likely Toxodon - lower jaw fragment. Natural History Museum Data Portal. <https://doi.org/10.5519/0086786>. Recuperado el 16 Febrero 2022 de <https://data.nhm.ac.uk/dataset/darwins-fossil-mammals/resource/80c5c66b-bf6d-40cb-b591-cb7044957213>
- Brickman, P.D. (2010). Charles Darwin's Beagle voyage, fossil vertebrate succession, and "the gradual birth & death of species". *Journal of the History of Biology*, 43(2), 363-399.
- Cartajena, I., Patricio, L., Diego, C., Pavez, J., Letelier, D., Simonetti, R., & Morales, C. (2020). High-resolution Digital Recording Techniques and Taphonomic Trajectories: Multi-image Photogrammetry Applied to a Drowned Late Pleistocene Site in Central Chile (32°S). En *IKUWA6. Shared Heritage: Proceedings of the Sixth International Congress for Underwater Archaeology: 28 November–2 December 2016, Western Australian Maritime Museum Fremantle, Western Australia*, p. 350-358, Archaeopress Publishing Ltd.
- Chalier, G. (2010). *La Punta de la historia, Punta Alta y su historia*. Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca, 80 p.
- Cruzado-Caballero, P., Jiménez-Gomis, C. y Castillo Ruiz, C. (2019). Implementación de la fotogrametría para la salvaguarda del patrimonio paleontológico canario. *Geogaceta*, 66, 59-62.
- Cuvier, G. (1796). *Notice sur le squelette d'une très-grande espèce de quadrupède inconnue jusqu'à présent, trouvé au Paraguay, et déposé au cabinet d'histoire naturelle de Madrid*. Magasin Encyclopédique: ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts 1, 303-310.
- Darwin, C.R. (c. 26 de Octubre – 24 Noviembre de 1832). [Carta a J.S. Henslow]. Darwin Correspondence Project, "Letter no. 192," recuperado el 9 Febrero

2022, <https://www.darwinproject.ac.uk/letter/?docId=letters/DCP-LETT-192.xml>

- Darwin, C.R. (1845). *Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of HMS Beagle round the world, under the command of Capt. Fitz Roy, R.N.* Second Edition. John Murray, Londres, 519 p.
- Darwin, C.R. (1846). *Geological observations on South America. Being the third part of the geology of the voyage of the Beagle.* Smith Elder and Co, Londres, 280 p.
- De Francesco, F. (1992). Estratigrafía del Cenozoico en el flanco occidental de las Sierras de Curamalal. Sierras Australes Bonaerenses. *3º Jornadas Geológicas Bonaerenses (La Plata), Actas*, 3–12.
- Deschamps, C.M. y Tomassini, R.L. (2016). Late Cenozoic vertebrates from the southern Pampean Region: systematic and bio-chronostratigraphic update. En Martínez, M. y Olivera, D. (Eds.), *Palinología de Meso-Cenozoico de Argentina - Volumen en homenaje a Mirta Elena Quattrocchio. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 16(2)*, 202-225.
- Díaz-Martínez, I., Citton, P., de Valais, S. y García-Ortiz, E. (2018a). La fotogrametría se convierte en una poderosa herramienta para la conservación y difusión del patrimonio paleontológico. *Revista PH*, 94, 20-22.
- Díaz Martínez, I., Citton, P., de Valais, S., Cónsole Gonella, C. A., Heredia, A., Riguetti, F., & Villafañe, P. (2018b). The application of photogrammetric orthomosaics for documentation of palaeontological sites. In *Ist Palaeontological Virtual Congress*.
- Djuricic, A., Puttonen, E., Harzhauser, M., Mnadic, O., Székely, B. y Pfeifer, N. (2016). 3D central line extraction of fossil oyster shells. *ISPRS Annals of the photogrammetry, remote sensing and Spatial Information Sciences*, 3(5), 121-128.
- Efremov, I.A. (1940). Taphonomy: a new branch of geology. *Pan-Am. Geologist*, 74, 81-93.
- Eldredge, N. (2009). Experimenting with transmutation: Darwin, the Beagle, and evolution. *Evo Edu Outreach*, 2(1), 35-54.

- Falkingham, P.L., Bates, K.T., Avanzini, M., Bennett, M., Bordy, E.M., Breithaupt, B.H., Castanera, D., Citton, P., Díaz-Martínez, I., Farlow, J.O., Fiorillo, A.R., Gatesy, S.M., Getty, P., Hatala, K.G., Hornung, J.J., Hyatt, J.A., Klein, H., Lallensack, J.N., Martin, A.J., Marty, D., Matthews, N.A., Meyer, C.A., Milàn, J., Minter, N.J., Razzolini, N.L., Romilio, A., Salisbury, S.W., Sciscio, L., Tanaka, I., Wiseman, A.L.A., Xing, L.D. y Belvedere, M. (2018). A standard protocol for documenting modern and fossil ichnological data. *Palaeontology*, 61(4), 469-480.
- Farinati, E.A., Manera, T., y Tomassini, R.L. (2010). La bahía que iluminó a Darwin. *Revista Española de Paleontología*, 25(1), 35-41.
- Fernández-López, S.R. (1999). Tafonomía y fosilización. En Meléndez, B (Ed.). *Tratado de paleontología*. Consejo superior de investigaciones científicas, p. 51-107, Madrid.
- Fernández-López, S.R. (2000). *Temas de tafonomía*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, 167 pp.
- Fernícola, J.C., Vizcaíno, S.F. y De Iuliis, G. (2009). The fossil mammals collected by Charles Darwin in South America during his travels on board the HMS Beagle. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 64(1), 147-159.
- Folguera, A., Etcheverría, M.P., Zarate, M. y Escosteguy, L. (2017). *Hoja Geológica 3963-II Bahía Blanca. Provincia de Buenos Aires*. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino. Boletín 425, Buenos Aires, 96p.
- Frenguelli, J. (1928). *Observaciones geológicas en la región costanera sur de la Provincia de Buenos Aires*. Universidad Nacional del Litoral, Facultad de Ciencias de la Educación. Anales II, 145 p., Santa Fe.
- Lautenschlager, S. (2016). Reconstructing the past: methods and techniques for the digital restoration of fossils. *Royal Society Open Science*, 3, 1-18.
- Lister, A. (2018). *Darwin's fossils. The collection that shaped the theory of evolution*. Londres: Natural History Museum.
- Mancuso, A.C. (2004). *Tafonomía en ambiente lacustres: estudio paleobiológico, sedimentológico y tafonómico de las secuencias lacustres triásicas de la*

cuena de Ischigualasto-Villa Unión (formaciones Chañares, Ischichuca y Los Rastros). [Tesis de doctorado, Universidad de Buenos Aires]. Biblioteca digital Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires.

- Marshall, L.G. (1989). Bone modification and “the laws of burial”. En Bonnichsen, R. y Sorg, M. (eds.). *Bone modification*. Center for the study of the first Americans, Orono, p. 7-24.
- Mikulás, R. (1999). Fossil corrosive root traces on rock surfaces and bioclasts (Bohemian Crataceous Basin, Czech Republic). *Bulletin of the Czech Geological Survey*, 74(3), 289-292.
- Miño Boilini, Á.R., Carlini, A.A., y Scillato, G.J. (2014). Revisión sistemática y taxonómica del género *scelidotherium owen*, 1839 (Xenarthra, Phyllophaga, Mylodontidae). *Revista brasileira de paleontología*, 17(1), 43-58.
- Montalvo, C. (2002). Root traces in fossil bones from the Huayquerian (Late Miocene) faunal assemblage of Telén, La Pampa, Argentina. *Acta Geológica Hispanica*, 37(1), 37-42.
- Munsell Color®. (1994). *Munsell® Soil color Charts*. Macbeth Division of Kollmorgen Instruments Corporation, New York, 29 p.
- Natural History Museum. (2018). *The giant fossil mammals that inspired Charles Darwin's theory of evolution*. <https://www.nhm.ac.uk/discover/news/2018/april/giant-fossil-mammals-inspired-charles-darwin-theory-evolution.html>
- Owen, R. (1840). Fossil Mammalia. En Darwin, C. (Ed). *The zoology of the voyage of H.M.S. Beagle, under the command of captain FitzRoy, R.N., during the years 1832 to 1836*. Smith, Elder and Co., 111 p., London.
- Pasquali, R.C., Bond, M., y Tonni, E.P. (2011). La cambiante clasificacin de *Toxodon Owen 1837*. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 68(3), 431-435.
- Pomi, L.H. y Tonni, E.P. (2008). La utilización temprana de herramientas tafonómicas: Leonardo da Vinvi y Florentino Ameghino. *Serie correlación geológica*, 24, 55-62.

- Quattrocchio, M., Deschamps, C.M., Zavala, C.A., Grill, S.C., y Borromei, A.M. (2009). Geology of the area of Bahía Blanca, Darwin's view and the present knowledge: a story of 10 million years. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 64(1), 137-46.
- Rabassa, J. (1989). Geología de los depósitos del Pleistoceno Superior y Holoceno en las cabeceras del río Sauce Grande, provincia de Buenos Aires. *1º Jornadas Geológicas Bonaerenses (Tandil), Actas*, 765–790.
- Rahman, I.A., Adcock, K. y Garwood, R.J. (2012). Virtual fossils: a new resource for science communication in paleontology. *Evo edu outreach* 5, 635-641.
- Seilacher, A. (1953). Studien zur palichnologie. I. über die methoden der palichnologie. *Neues Jahrb. Geologie Paläontologie Abhandlungen* 96, 421-452
- Simpson, B. (2019). Treasures from the Collections: Skull of a Megatherium. *The Bulletin of the Royal College of Surgeons of England*, 101(1), 49.
- Spagnuolo, J.O., Farinati, E.A. y Aliotta, S. (2013). Rodados bioerosionados en depósitos marinos holocenos del estuario de Bahía Blanca, Argentina: consideraciones paleoambientales y procedencia. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 41(3): 412-422.
- Sutton, M., Rahman, I. y Garwood, R. (2017). Virtual paleontology: An overview. *The Paleontological Society Papers*, 22, 1-20.
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Manera, T. y Oliva, C. (2010). Estudio tafonómico de los mamíferos pleistocenos del yacimiento de Playa del Barco (Pehuen Co), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 47(2), 137-152.
- Tomassini, R.L. (2012). *Estudio tafonómico y bioestratigráfico de los vertebrados de la Formación Monte Hermoso (Plioceno) en su localidad tipo, provincia de Buenos Aires*. [Tesis de doctorado, Universidad Nacional del Sur].
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Garrone, M.C., Domingo, L., Ferigolo, J., Cruz, L.E., Sanz-Pérez, D., Fernández-Jalvo, Y., & Cerda, I.A. (2020). Gregariousness in the giant sloth *Lestodon* (*Xenarthra*): multi-proxy approach of a bonebed from the Last Maximum Glacial of Argentine Pampas. *Scientific reports*, 10(1), 1-16.

- Torres-Tamayo, N. y Román, C. (2021). Virtual anthropology available for everyone: the importance of open resources during and beyond COVID 19 pandemic. 10.13140/RG.2.2.11503.97442.
- Vega, V., Rodríguez, S y Valente, M. (1989). Shallow marine and fluvial environments of Quaternary deposits in Pehuén Co Beach, Buenos Aires, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7, 51-80.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A., y Fernicola, J.C. (2009). Young Darwin and the ecology and extinction of Pleistocene South American fossil mammals. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 64(1), 160-169.
- Zavala, C.A. y Quattrocchio, M.E. (2001). Estratigrafía y evolución geológica del río Sauce Grande (Cuaternario), provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 56(1), 25-37.
- Ziegler, M.J., Perez, V.J., Pirlo, J., Narducci, R.E., Moran, S.M., Selba, M.C., Hastings, A.K., Vargas-Vergara, C., Antonenko, P.D. y MacFadden, B.J. (2020). Applications of 3D paleontological data at the Florida Museum of Natural History. *Frontiers in Earth Science*, 8, 1-20.