

TAFONOMÍA DEL SITIO DE NIDIFICACIÓN DE NEOSAURÓPODOS DE SANAGASTA (LA RIOJA, ARGENTINA): EJEMPLO DE PRESERVACIÓN EXCEPCIONAL EN UN PALEOAMBIENTE HIDROTHERMAL DEL CRETÁCICO



LUCAS ERNESTO FIORELLI¹, GERALD GRELLT-TINNER^{1,2,3}, ELOISA ARGANARAZ⁴ Y LEONARDO SALGADO⁵

¹Centro Regional de Investigaciones La Rioja - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Entre Ríos y Mendoza s/n, 5301 Anillaco, Argentina.

lucasfiorelli@gmail.com

²Associate Researcher at the Field Museum, Chicago, USA - Associate Researcher at the Journey Museum, Rapid City, USA. luganolocarno@gmail.com

³Investigador Correspondiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Anillaco, La Rioja, Argentina.

⁴Centro de Investigaciones Paleobiológicas. Av. Vélez Sarsfield 299, X5000JJC Córdoba, Argentina. eloisarganaraz@gmail.com

⁵Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas - Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente, Museo de Geología y Paleontología, Universidad Nacional del Comahue, Buenos Aires 1400, Q8300IBX Neuquén, Argentina. salgadoleito@yahoo.com.ar

Resumen. El sitio de nidificación de Sanagasta (Cretácico), La Rioja, Argentina, resolvió aspectos sobre la reproducción de los neosaurópodos, evidenciando comportamientos coloniales, filopatría, y su reproducción oportunista dependiente de su paleoambiente termal. Aquí describimos la tafonomía del sitio determinando sus patrones bioestratigráficos y diagenéticos. El agrupamiento oológico 3D está bien preservado, sugiriendo asociaciones autóctonas representadas por oviposiciones *in situ*, sin estructura de nido. El nivel portador presenta una biofábrica matriz-soportada y una clasificación genética de acumulación biogénica “intrínseca”; esto implica comportamiento gregario y colonización preferencial del sitio. La biocenosis corresponde a la producción biogénica (huevos), con la cáscara diagenizada por hidrotermalismo y microorganismos extremófilos. La tanatocenosis y el tiempo promedio fueron nulos por el inmediato enterramiento de los huevos luego de la oviposición indicando que no existió una etapa bioestratigráfica. La tafocenosis representa el carácter tafonómico más significativo. Las cáscaras presentan alteraciones por soluciones hidrotermales, mientras la recalcificación y silicificación representan las mineralizaciones más frecuentes. La presencia de microchert, calcedonia, microesferas de ópalo-A, agregados de epidoto y minerales de arcilla reemplazando sectores de la cáscara y las membranas del huevo, confirman una alteración hidrotermal bajo condiciones excepcionales. La presencia de microorganismos fósiles (estromatolitos, cianobacterias y diatomeas), numerosas macro-estructuras, microfácies y microfábricas hidrotermales, y los atributos tafonómicos oológicos, sugiere que el sitio de nidificación de Sanagasta representa un particular ejemplo de tafocenosis y un *Lagerstätte*. El sitio de nidificación de neosaurópodos de Sanagasta es el primer caso fósil documentado sobre la reproducción de un grupo de dinosaurios dependiente de su ambiente.

Palabras clave. Caracterización tafonómica. Sitio de nidificación. Paleohidrotermalismo. Sanagasta. La Rioja. Argentina.

Abstract. TAPHONOMY OF THE NEOSAUROPOD NESTING SITE FROM SANAGASTA (LA RIOJA, ARGENTINA): EXCEPTIONAL PRESERVATION IN A CRETACEOUS HYDROTHERMAL PALEOENVIRONMENT. The Cretaceous Sanagasta nesting site, La Rioja Province, Argentina, has shed insights on the reproductive behavior of neosauropods, documenting colonial behavior, philopatry, and an opportunistic environment-dependent-reproduction relationship with their paleoenvironment. The taphonomy of this monotypic nesting site is described in order to assess its biostratigraphy and fossil diagenesis. The 3D spatial egg-clutch arrangement is well preserved and suggests the presence of autochthonous associations with *in-situ* ovipositions, without nesting trace. The egg-bearing level presents a matrix-supported packed biofabric and an “intrinsic” biogenic accumulation that implies a gregarious behavior through their preferential colonization of a specific paleohydrothermal nesting site. The biocenosis of biogenically deposited eggs, with eggshell mineralization is altered by hydrothermal activity, and extremophile microorganisms. The thanatocenosis and time-averaging were virtually null because the eggs buried in the substrate immediately after being laid. In contrast, the taphocenosis represents the most important taphonomic feature. The eggshells display several synchronous taphonomic alterations produced by acidic hot spring solutions, while re-calcification and silicification are the most common eggshell recrystallizations. The presence of microchert, chalcedony, ~10 µm-diameter opal-A microspheres, epidote aggregates, several macro-structures, and fibrous clay minerals replacing parts of the eggshell and egg membranes, indicates an extreme hydrothermal alteration under exceptional conditions. The presence of fossil stromatolites, cyanobacterians, and diatoms, coupled with sedimentary structures (microfacies and hydrothermal microfabrics), and with eggs taphonomy imply that the Sanagasta nesting site represents a particular instance of taphocenosis and a *Lagerstätte*. The Sanagasta dinosaur nesting site is the first documented case of environment-dependent reproduction amongst neosauropods.

Keywords. Taphonomic characterization. Nesting site. Paleohydrothermalism. Sanagasta. La Rioja. Argentina.

BODENBENDER (1911) asignó una edad cretácica a sedimentos dispersas al sur de La Rioja. El autor las denominó “Estratos de Los Llanos”, unidades que luego corresponderían a la Formación Los Llanos (*sensu* Zuzek, 1978). Posteriormente, fue considerada terciaria por otros autores, una idea que persistió hasta nuestros días (Fiorelli *et al.*, 2012). No obstante, recientemente se publicó el hallazgo de fragmentos de huevos de dinosaurios en niveles de la Formación Los Llanos (Tauber, 2007), reconsiderando la idea original de Bodenbender (1911) y reatribuyéndole una edad cretácica tardía (Tauber, 2007).

En el año 2007 comenzaron intensos trabajos paleontológicos en el Parque Geológico Sanagasta (Archivos Suplementarios Online, Fig. supl. 1) y resultaron en el descubrimiento del primer sitio de nidificación de neosaurópodos asociado a un paleoambiente geotermal en niveles del Cretácico (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010). Los estudios aclararon aspectos sobre la reproducción de éstos dinosaurios, comportamientos coloniales, fidelidad al sitio –filopatría– y una relación reproductiva oportunista dependiente del paleoambiente (Grellet-Tinner *et al.*, 2012). Este descubrimiento y el hallazgo de una fauna fósil cretácica en afloramientos de la Formación Los Llanos (Fiorelli *et al.*, 2011, 2012), esclarecieron parcialmente la edad de estos sedimentos asociados a las Sierras Pampeanas.

Aunque las nidificaciones de dinosaurios más renombrados del mundo se encuentran en las provincias argentinas de Neuquén y Río Negro (Chiappe *et al.*, 1998, 2005; Salgado *et al.*, 2007), en estos sitios no se han realizado profundos estudios tafonómicos, a pesar de algunos aspectos puntuales (*e.g.*, Chiappe *et al.*, 2005; Grellet-Tinner *et al.*, 2004, 2006, 2010; Sander *et al.*, 2008). A nivel mundial, los estudios tafonómicos en sitios de nidificación de dinosaurios también son escasos (*e.g.*, Bravo *et al.*, 2003; Vila *et al.*, 2009, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012). Sin embargo, los estudios actualísticos sobre tafonomía de huevos y sitios de nidificación son más comunes, siendo los trabajos de Hayward y colaboradores pilares básicos en esta temática (Clayburn *et al.*, 2004; Smith y Hayward 2010; Hayward *et al.*, 2011).

Es interesante destacar que los estudios tafonómicos en paleoambientes hidrotermales son igualmente raros, salvo por algunas menciones puntuales (Trewin, 2001; Channing *et al.*, 2004, 2007; Campbell, 2006; Channing y Edwards, 2009). Sólo han sido estudiados tafonómicamente en profundidad

ambientes hidrotermales actuales (Cady y Farmer, 1996; Jones *et al.*, 2001; Guidry y Chafetz, 2003; Channing y Edwards, 2004; Jones y Renaut, 2007; Channing y Wujek, 2010; Rainey y Jones, 2010).

La tafonomía demostró la existencia de patrones y procesos documentados solamente por el registro fósil (Fernández-López, 2000), representando una fuente riquísima de información paleoambiental y paleobiológica (Behrensmeyer y Kidwell, 1985). Además, los rasgos tafonómicos cambian a lo largo de gradientes espaciales y temporales (Holz y Simões, 2005; Noto, 2010). En este contexto, el sitio de nidificación de Sanagasta es un ejemplo de variación a lo largo de estos gradientes, ya que representa una tafofacie con una preservación especial y un estilo específico de acumulación fosildiagenética (Fiorelli *et al.*, 2012). Sanagasta representa una interesante localidad para estudiar la paleontología y la particular sedimentología de un ambiente paleohidrotermal, pero también para establecer sus características tafonómicas. Dado que la paleontología y sedimentología ya fue presentada (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Grellet-Tinner *et al.* 2012; Fiorelli *et al.*, 2012), aquí describimos en detalle la tafonomía del sitio de nidificación sanagasteño para determinar sus atributos bioestratinómicos y fósil-diagenéticos.

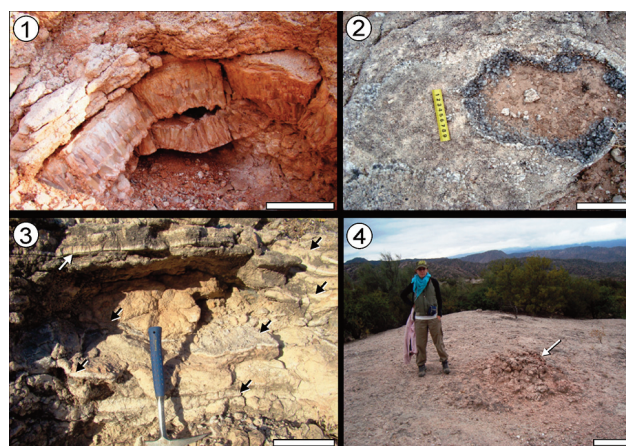


Figura 1. 1–4, Estructuras hidrotermales en el sitio de nidificación de Sanagasta. 1, conducto hidrotermal calcítico con grandes cristales escalonohédricos; 2, pileta termal fósil con grandes cristales de calcita; 3, niveles aterrazados de largas venas calcíticas relictos de terrazas termales; 4, geiser monticular constituido por arenisca gruesa silicificada (ver Fiorelli *et al.*, 2012). Escala gráfica: 1, 3= 20 cm; 2= 10 cm; 4= 50 cm.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales y métodos se describen en el Archivo Suplementario Online que acompaña al presente trabajo.

Abreviaturas. **CRILAR-Pv**, Colección de paleovertebrados, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica (CRILAR), Anillaco, La Rioja. **EDAX**, espectros de energía dispersiva de rayos X. **MEB**, microscopía electrónica de barrido.

DESCRIPCIONES

Área de estudio y geología del sitio de nidificación

Los niveles oológicos de Sanagasta correspondientes a la Formación Los Llanos poseen una potencia de ~4 m (Tauber, 2007; Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012). Estos se apoyan en discordancia de bajo ángulo sobre sedimentos de la Formación Sauces (Pérmico, Grupo Paganzo) (Archivo Suplementario Online, Fig. supl. 2). En el tope, la Formación Sauces presenta diversas estructuras y microfacies hidrotermales tales como (1) estructuras carbonáticas verticales brechadas tipo “pipes”, (2) venas diagonales de travertino y (3) depósitos de sílice botroidal, ópalo y geiserita. La Formación Sauces se apoya sobre el granito Sanagasta, de edad Carbonífero Inferior (Fiorelli *et al.*, 2012).

En Sanagasta, la Formación Los Llanos está integrada por una arenisca arcósica masiva de grano grueso y coloración grisblancuzca, con estratificaciones planares a entrecruzadas interpretadas como sistemas de cauces entrelazados (Tauber, 2007). Aunque presenta niveles continuos, estos varían en potencia (~1 a ~4 m) como resultado de depositación hidrotermal irregular (Fiorelli *et al.*, 2012). Presenta grandes geodas y conductos horizontales formados por enormes cristales calcíticos escalenohédricos con crecimiento bipolar (Fig. 1.1); estos constituyen canales y cavidades de descarga (Immenhauser, 2009; Pirajno, 2009; Fiorelli *et al.*, 2012). En el nivel superior existen diferentes tipos de mega-estructuras paleohidrotermales asociadas a las agrupaciones de huevos (Fig. 1): conductos o tuberías (Fig. 1.1), piletas termales (Fig. 1.2), montículos aterrazados (Fig. 1.3), y estructuras domales –geiser/ venteos– (Fig. 1.4). Además, se observan cristales y estructuras de minidiques y travertinos (Figs. 2.1–2), similares a depósitos hidrotermales actuales (Guidry y Chafetz, 2003; Pentecost, 2005; Pirajno, 2009). El nivel portador exhibe minerales típicos de sinteres, calcedonia, crisoprasa (Fig. 2.3) y geodas (Fig. 2.4) (Fiorelli *et al.*, 2012). Son comunes varias microfacies silíceas semejantes a las de los modernos ambientes hidrotermales (Schinteie *et al.*, 2007): pequeñas “copas” y “hojuelas” (~0.5–5 cm de diámetro) planas o con bordes espiculares (Fig. 2.5;

Fiorelli *et al.*, 2012). Estas microfacies representan microbialitas y microestromatolitos que crecen en flujos termales entre la interfase aire/agua/sedimento (Campbell *et al.*, 2002; Schinteie *et al.*, 2007) e implican flujos epitermales localizados relativamente ácidos (pH ~2,5) de baja temperatura (<90; >30°C) (Fiorelli *et al.*, 2012).

Todas las estructuras silíceas y microbialitas –biomineralización o biolitificación– presentes en el sitio (Fig. 3.1–2), evidencian una gran actividad microbiana formadas habitualmente en ambientes hidrotermales actuales (Burne y Moore, 1987; Cady y Farmer, 1996; Jones *et al.*, 2001, 2003; Konhauser *et al.*, 2004, 2008; Benning *et al.*, 2005; Phoenix y Konhauser, 2008; Dupraz *et al.*, 2009). En cortes delgados, estas microbialitas exhiben estructuras similares a estromatolitos, con cianobacterias y diatomeas fósiles (Fig. 3.3–6; ver Fiorelli *et al.*, 2012), confirmando la asociación de microorganismos extremófilos –principalmente termófilos y acidófilos– en un paleoambiente hidrotermal (Jones *et al.*, 2003; Konhauser, 2007; Fiorelli *et al.*, 2012). Para una profunda descripción geológica y sedimentaria del sitio de nidificación junto con las diversas estructuras y facies sedimentarias hidrotermales del yacimiento, se sugiere consultar el trabajo de Fiorelli *et al.* (2012).

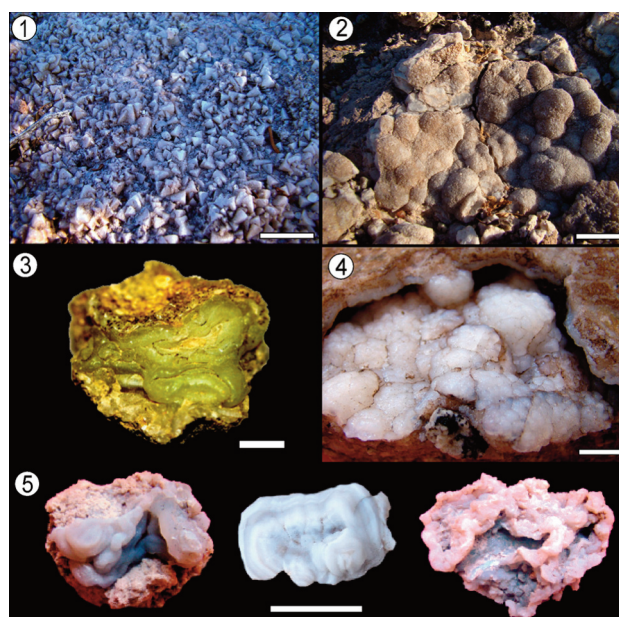


Figura 2. 1–5, Facies minerales hidrotermales en el sitio de nidificación. **1–2,** facies de calcita halladas en superficie y asociadas con agrupaciones oológicas (**1**, cristales piramidales; **2**, cristales botroidales); **3**, calcedonia verde –crisoprasa–; **4**, sílice botroidal relleno de una cavidad; **5**, microfacies de sílice –sinter– halladas en superficie y formadas en regímenes de escorrentías epitermales poco profundas (>35°C; ver Schinteie *et al.*, 2007). Escala gráfica: **1–2=** 10 cm; **3=** 1 cm; **4=** 5 cm; **5=** 2 cm.

Petrología sedimentaria

La arenisca arcósica está compuesta por granos subredondados a subangulares, de baja esfericidad, bien seleccionadas, pobremente empaquetados y con abundante matriz calcárea, sugiriendo una roca carbonática matriz-soportada –*wackestone*– (Wright, 1992) e inmadura (Pettijohn *et al.*, 1987). El nivel con huevos muestra granos de cuarzo microcristalino y policristalino, baja proporción de feldespatos (<15% –mayormente plagioclasas–), fragmentos líticos e intraclastos –plutónicos y sedimentarios– y micas. Los granos no muestran distorsión, presión de disolución y/ o recristalización, pero sí micritización, corrosión y desgaste, típico de alteración hidrotermal (Fiorelli *et al.*, 2012). La matriz es fina, granular, con alto relieve/ color de interferencia; corresponde a una arenisca con matriz limo-carbonática depositada junto con los granos (Adams y MacKenzie, 1998; Scholle y Ulmer-Scholle, 2003). El cemento –intraesparítico– deriva de una micrita original, sugiriendo una formación a partir de calcretes por recristalización durante la eodiagénesis (Boggs, 1992). Sin embargo, la roca muestra una microfábrica diagenética hidrotermal con cemento silíceo rellenando espacios porales, relacionado con un cemento de pre-compactación y una eodiagénesis profunda. La porosidad es primaria e intergranular –interpartícula–, pero también se observan porosidades secundarias del tipo intra- e intergranular.

Agrupaciones oológicas y huevos de Sanagasta

La geometría tridimensional de las agrupaciones de Sanagasta está bien preservada mostrando una distribución regular de huevos y la ausencia de transporte post-enterramiento. Las agrupaciones no presentan estructuras con bordes sedimentarios que puedan interpretarse como verdaderos nidos. Los huevos conservan su forma y su superficie micro-fracturada (Fig. 4), sugiriendo que las fracturas se produjeron durante la eodiagénesis. Esto sugiere que, al igual que otros dinosaurios (ver Deeming, 2006), los neosaurópodos de Sanagasta enterraban sus huevos en huecos cavados en el substrato (Grellet-Tinner *et al.*, 2012). Consecuentemente, los huevos habrían sido afectados por fuerzas expansivas que fracturaron la cáscara cuando la matriz sedimentaria litificó.

Los huevos constituyen una acumulación biogénica y se presentan agrupaciones desorganizadas, asociaciones organizadas en masa o mostrando diversas disposiciones (Fig. 4.1–4). Las agrupaciones contienen pocos huevos (~5), aunque se han registrado algunas con un número mayor (~10 a 12 huevos) dispuestas en masa (Fig. 4.7), similar a lo observado por Chiappe *et al.* (2005), Salgado *et al.* (2007, 2009), Sander *et al.* (2008) y Vila *et al.* (2009). También presentan disposiciones alineadas o semicirculares (Fig. 4.6), como en los casos de Francia (Cousin y Breton, 2000). Pocas veces se presentan agrupaciones con un patrón típico de Faveoololithidae (Liang

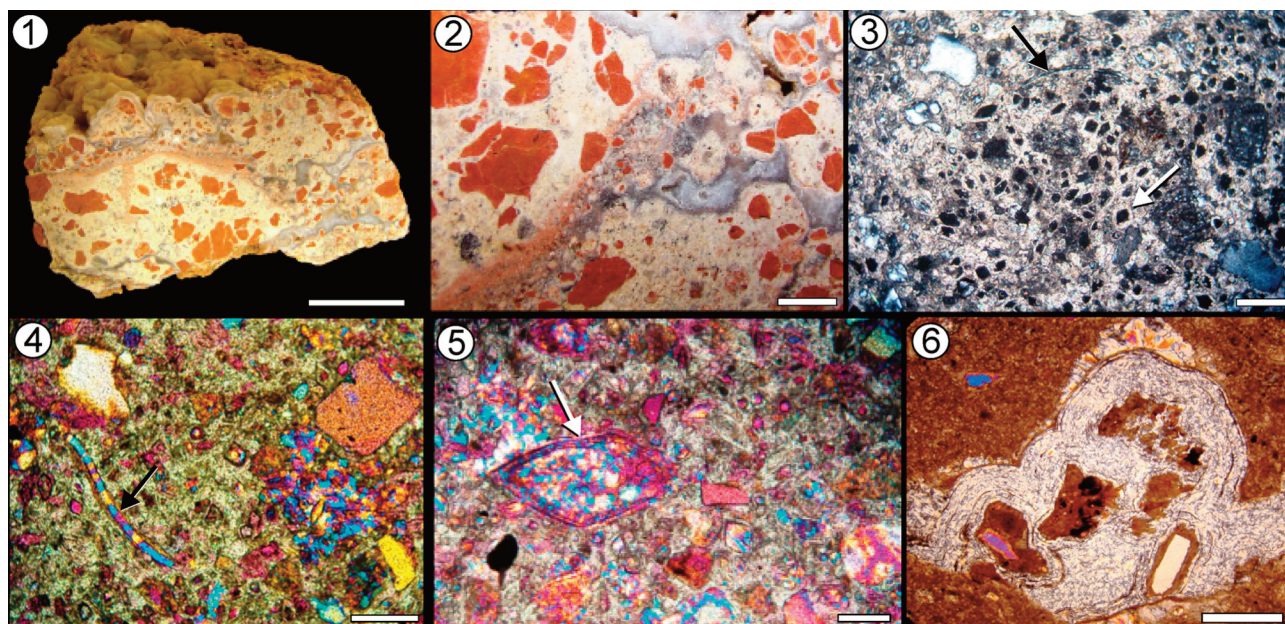


Figura 3. 1, Microbialita de la Formación Los Llanos en el sitio de nidificación; 2, aumento de la roca mostrando las características sedimentarias y facies hidrotermales; 3, matriz microbialítica con restos de diatomeas (flecha blanca) y cianobacteria filamentosas (flecha negra); 4, fotomicrografía exhibiendo una cianobacteria filamentosas silicificada en la microfábrica calcárea, muy común en sistemas hidrotermales; 5, matriz microbialítica de diatomeas densamente empaquetada; 6, estromatolito silicificado con crecimiento botroidal. Escala gráfica 1 = 2 cm; 2 = 0,5 cm; 3–5 = 100 µm; 6 = 1 mm.

et al., 2009) y compuestas por decenas de huevos (~30). Estas se disponen en grandes masas comprimidas (Fig. 4.3, 4.5), con una disposición 3D en dos niveles y una superficie de 1,8 m². Los huevos de 21 cm de diámetro promedio (mín= 19 cm; máx= 23 cm) poseen un volumen de 4850 cm³, una masa estimada en 5230 g, una densidad de 1,08 g/cm³ y una forma esférica o subsférica. La cementación carbonática de la matriz

interna y externa al huevo, como también el relleno de las fisuras, es congruente con la presencia de fluidos termales en el sitio de nidificación (Grellet-Tinner *et al.*, 2012).

Relaciones entre las agrupaciones de huevos y las estructuras sedimentarias

Las agrupaciones de huevos están siempre asociadas a

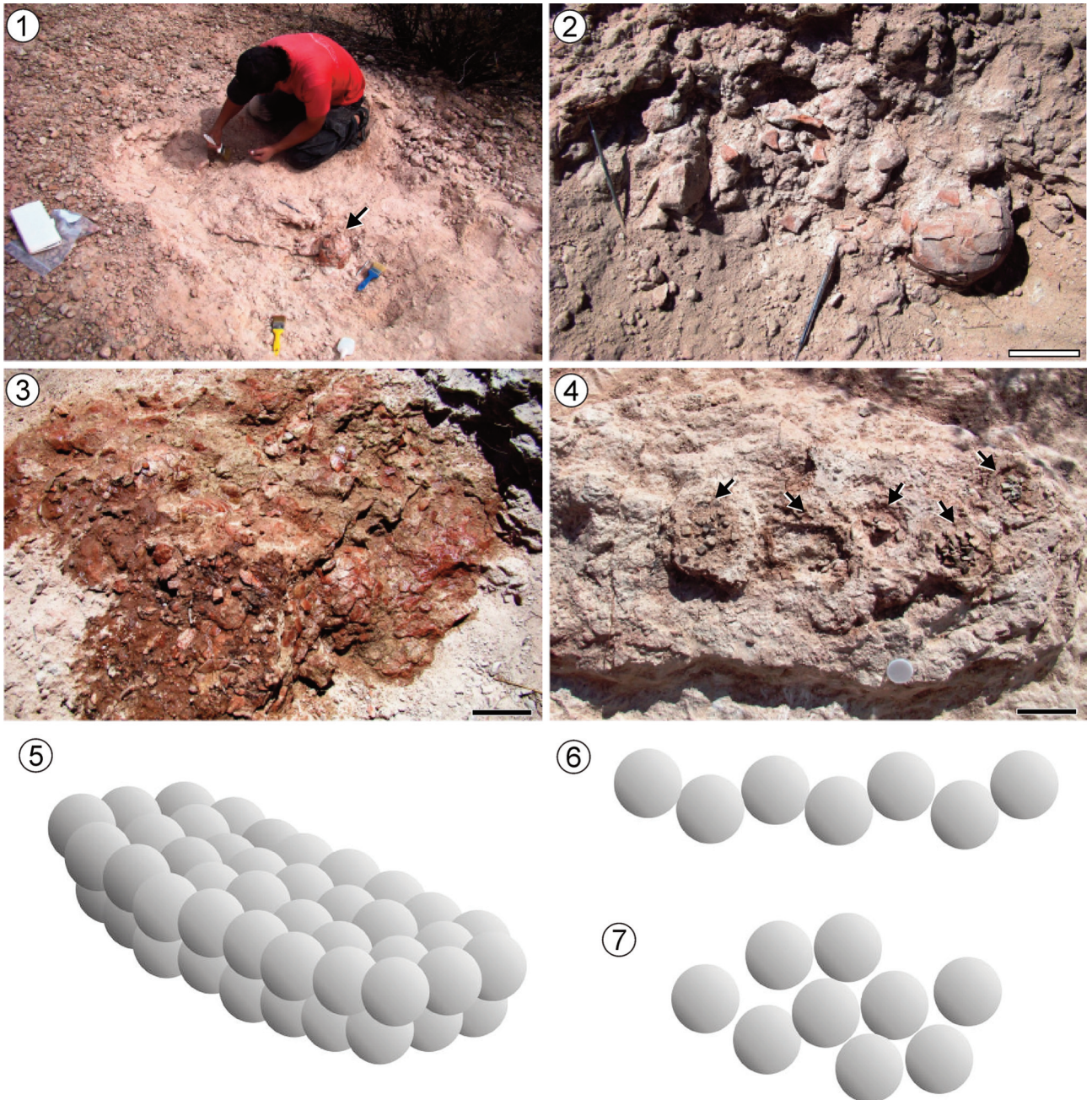


Figura 4. 1, Excavación de la agrupación oológica #6 (sub-sitio A) CRILAR-Pv 400-6; 2, ampliación del mismo huevo de la agrupación #6 (sub-sitio A) CRILAR-Pv 400-6; 3, agrupación #2 (sub-sitio F) CRILAR-Pv 405-2 conteniendo más de 20 huevos; 4, agrupación #11 (sub-sitio E) CRILAR-Pv 404-11; 5, disposición espacial de huevos en la agrupación #2 (sub-sitio F); 6, disposición espacial de huevos de la agrupación #11 (sub-sitio E); 7, disposición espacial de huevos de la agrupación #11 (sub-sitio H). Escala gráfica: 2–4= 10 cm.

estructuras hidrotermales, y distribuidas (espacial y temporalmente) de forma regular en todo el afloramiento. En montículos y géiseres formados por microfabricas silíceas (Fig. 1.4), las agrupaciones de huevos se ubican entre 10 a 15 m entre si. En estructuras hidrotermales que presentan microfacies silíceas —análogas a las Microfacies 2 y 4 de Schinteie *et al.* (2007)—, los huevos se localizan a distancias menores (~5 m); en estos casos, las microfacies se forman a temperaturas de 38 a 80°C (Schinteie *et al.*, 2007) y se distribuyen uniformemente entre los grupos de huevos (a ~ 3 m). En donde sólo ocurren estructuras carbonáticas, terrazas (Fig. 5), travertinos y micro-diques —y ausencia de sílice—, las agrupaciones de huevos están a ~2 m, o incluso inmersas dentro de las estructuras (Fig. 5.3–4). En estos casos, los huevos aparecen asociados a geodas y drusas de calcita, cavidades, finos conductos (*pipes*), todas estructuras formadas bajo influencia de epitermalismo poco profundo entre 30–50°C (Immenhauser, 2009; Fiorelli *et al.*, 2012). Las agrupaciones de huevos se localizan topológicamente por debajo, al mismo nivel y/ o por encima de las estructuras hidrotermales carbonáticas (Figs. 5.1, 5.4), indicando que las actividades de oviposición ocurrieron concomitantemente con el proceso hidrotermal (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010). Estas agrupaciones están mejor preservadas y poseen una mayor cantidad de huevos. La diversidad morfológica de los agrupamientos (Figs. 4 y 5) y su asociación específica con las estructuras paleohidrotermales, revela un comportamiento tendenciado de nidificación dependiente del hidrotermalismo.

Cáscaras de huevos

Aunque las cáscaras presentan gran variación morfológica, estas se deben a alteraciones diagenéticas (*e.g.*, diferencias de espesor; Fig. 6). El espesor de las cáscaras en el sitio de nidificación varía de 1,29 mm a 7,9 mm ($\bar{x}$ = 3,847 mm; median = 4,195 mm; σ^2 = 1,173; n = 3077; Fig. supl. 3). Este desvío no es significativo entre las agrupaciones de huevos o entre los huevos del mismo grupo, pero si en un mismo huevo (Fig. 6), representando un sitio de nidificación monoespecífico (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010). De acuerdo con Grellet-Tinner *et al.* (2012), esta variación no taxonómica sería el producto de alteración hidrotermal, y el adelgazamiento de la cáscara producido por la acción de fluidos alcalinos y/ o ácidos. Este proceso también influenciaba la biología reproductiva de la especie y su éxito de eclosión, ligando procesos biológicos y fisioló-

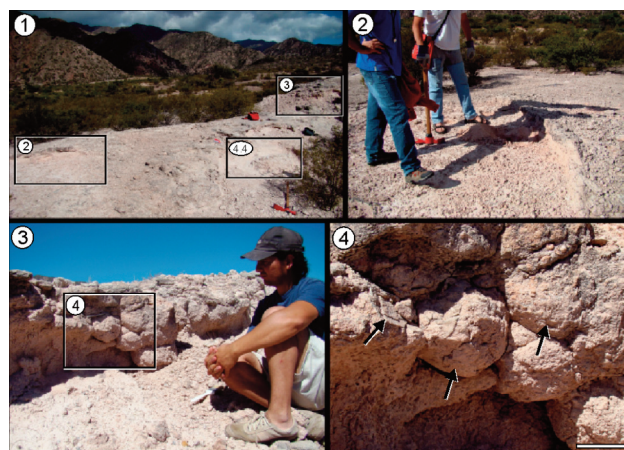


Figura 5. 1, Vista del afloramiento del sub-sitio E mostrando las sub-Figs. 2, 3 y 4; 2, geiser fósil o pileta thermal con bordes de travertinos; 3, restos de huevos CRILAR-Pv 405-10 (agrupación #10) inmersos en travertinos; 4, ampliación de la figura anterior donde se observan tres huevos (flechas negras). Escala gráfica: 4 = 10 cm.

gicos del embrión, principalmente la difusión de gases y el desarrollo (Grellet-Tinner *et al.*, 2012).

Debido al hidrotermalismo, la cáscara presenta pseudo-variaciones morfológicas que pueden producir sesgos taxonómicos. Los huevos se ajustan al grupo Faveoololithidae Zhao y Ding, 1976, con cáscaras gruesas de 6–7 mm de grosor (Fig. 6.4). Sin embargo, las alteraciones diagenéticas disimulan dicha condición mostrando características de Megalolithidae Zhao, 1979 (Fig. 6.1–2). Las cáscaras más finas (~ 1–2 mm) corresponden a la sección más basal de las cáscaras gruesas y muestran una morfología comparable con megaloolitidos (Grellet-Tinner *et al.*, 2012). Aunque se sugirió la inclusión de los huevos de Sanagasta dentro de Titanosauria (Tauber, 2007) debido a la presencia de caracteres diagnósticos de Saurischia (*e.g.*, unidades formadas por cristales aciculares romboédricos de calcita; Fig. 7.1–6), sería prudente incluirlos en Neosauropoda, una categoría taxonómica más inclusiva (Grellet-Tinner *et al.*, 2012).

Las unidades de cáscara en general están mal preservadas pero hay esferulitas bien preservadas en la base de algunas unidades de cáscaras (Fig. 7.7–8). Debido a la diagénesis, aparecen esferulitas y centros de nucleación atípicos —o pseudo-esferulitas— en sectores inusuales de la cáscara, similar a lo descrito por Grellet-Tinner *et al.* (2010). Unidades bien preservadas presentan pequeñas perforaciones circulares o micro-espacios de 0,2 a 0,4 μ m de diámetro (Fig. 8.1), similares a las “vesículas” descritas en otras cáscaras fósiles (Argañaraz *et al.*, 2013). Interpretamos estas pequeñas fosas o vesículas como

verdaderos espacios proteicos correspondientes a las huellas o moldes de las fibras proteicas que constituían la cáscara (Nys *et al.*, 2004; Arias *et al.*, 2007; Hincke *et al.*, 2008). Además, en las cáscaras de Sanagasta se han observado algunas estructuras fibrilares (~300 nm de diámetro; Fig. 8.2) muy similares a las proteínas constituyentes de la capa mamilar en cáscaras de huevos de aves (Arias *et al.*, 2007; Hincke *et al.*, 2008; Rose y Hincke, 2009).

Las cáscaras presentan microesferas botroidales y amalgamadas de ópalo-A y nanoesferas agrupadas (transformación transicional hacia ópalo-CT; Lynne *et al.*, 2005), reemplazando sectores de la cáscara (Figs. 8.3–4 y 11). El ópalo-A y las nanoesferas de ópalo-CT/A son variedades amorfas e inestables de sílice hidratado que precipitan fácilmente bajo influencia hidrotermal a temperaturas menores a 160°C (Jones y Renaut, 2007; Guidry y Chafetz, 2003; Pirajno, 2009; Behl, 2011). El ópalo-A se convierte rápidamente en ópalo-CT y posteriormente en microchert o calcedonia (Scholle y Ulmer-Scholle, 2003; Behl, 2011). Estas micro-esferas de ópalo-A poseen un diámetro de 10,4 μm (mín= 5 μm ; máx= 20,2 μm ; n= 45) y muestran un crecimiento botroidal arquetípico. Análisis

EDAX sobre estas micro-esférulas (Fig. 8.6) arrojan altos niveles de sílice y oxígeno (~75% en peso de SiO_2), confirmando su naturaleza opalina y sugiriendo su origen hidrotermal.

¿Membrana testácea presente en los huevos de Sanagasta?

Algunos fragmentos de cáscaras evidencian fracciones de una membrana testácea (MT) fosilizada (Fig. 9.1). Esta estructura es comparativamente similar a la observada en cáscaras de huevos fósiles de saurópodos, como por ejemplo el faveoololítico de Puerto Yerúa, Entre Ríos (Grellet-Tinner *et al.*, 2012) y en *Megalolithus patagonicus* Calvo *et al.* 1997 de Auca Mahuevo, Neuquén (Grellet-Tinner, 2005). La MT en cáscaras de Sanagasta presenta características compartidas con cáscaras de huevos fósiles y actuales (Grellet-Tinner, 2005), exhibiendo finas líneas estratificadas correspondientes a fibras yuxtapuestas. La MT promedia 54,75 μm de grosor (mín= 25 μm ; máx= 90 μm ; n= 20) mostrando una reminiscencia fibrosa al material proteínico original (Hincke *et al.*, 2008). Observaciones con MEB confirman su disposición desorganizada y caótica, y su naturaleza fibrosa (Fig. 9.2–3). Los finos filamentos (~1 a 5 μm de diámetro) son diversos y ramificados,

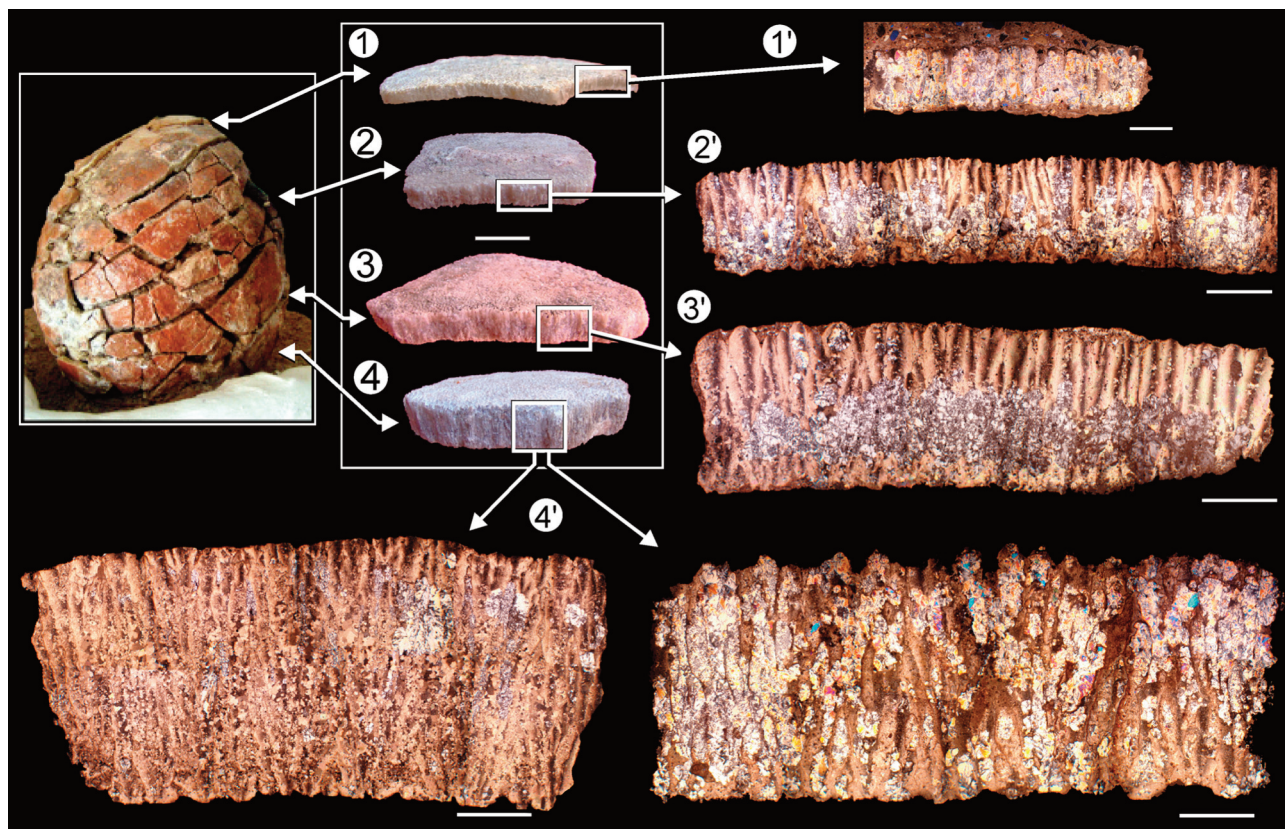


Figura 6. 1–4, CRILAR-Pv 400-6, Espesores y variaciones morfológicas de las cáscaras. 1–4, fragmentos de cáscaras mostrando diferentes espesores, finas a gruesas. 1–4, Cortes delgados de las cáscaras con diferentes espesores. Escala gráfica: 1–4= 1 cm; 1'= 1 mm; 2–4= 2 mm.

conformando un complejo sistema 3D proyectado desde la superficie interna de las unidades (Fig. 9.2). Poseen diámetros coincidentes con el colágeno tipo X y proteoglicanos presentes en la MT de huevos de aves (Arias y Fernández, 2003; Nys *et al.*, 2004; Arias *et al.*, 2007; Hincke *et al.*, 2008; Rose y Hincke, 2009). Un análisis EDAX (Fig. 9.4) de las fibras muestra concentraciones de Ca, Si, O, Al, Na, Mg y Fe, correspondientes a arcillas –esmectitas– (montmorillonita o pirofilita; Deer *et al.*, 1996) que habrían reemplazado a las fibras originales.

Patologías ausentes

Las cáscaras con anomalías son raras, pero se han descrito algunos casos de “cáscaras fósiles patológicas” (Grellet-Tinner

et al., 2010). La fosilización favorece la preservación de la calcita pero la diagénesis puede producir patrones irregulares de sobreimpresión y conducir a consideraciones paleobiológicas sesgadas y conclusiones filogenéticas erróneas (Grellet-Tinner *et al.*, 2010). Sin embargo, en el sitio de nidificación de Sanagasta no se ha hallado ninguna cáscara “anormal” o patológica, a pesar que los huevos de Sanagasta y sus cáscaras han sido afectados severamente por la alteración hidrotermal exhibiendo una gran sobreimpresión diagénética.

Petrología oológica

La recrystalización de la calcita original de la cáscara en cemento calcítico microcristalino equigranular (Figs. 6.4, 9.2 y 10.1–3) y la silicificación aleatoria en cuarzo calcedónico

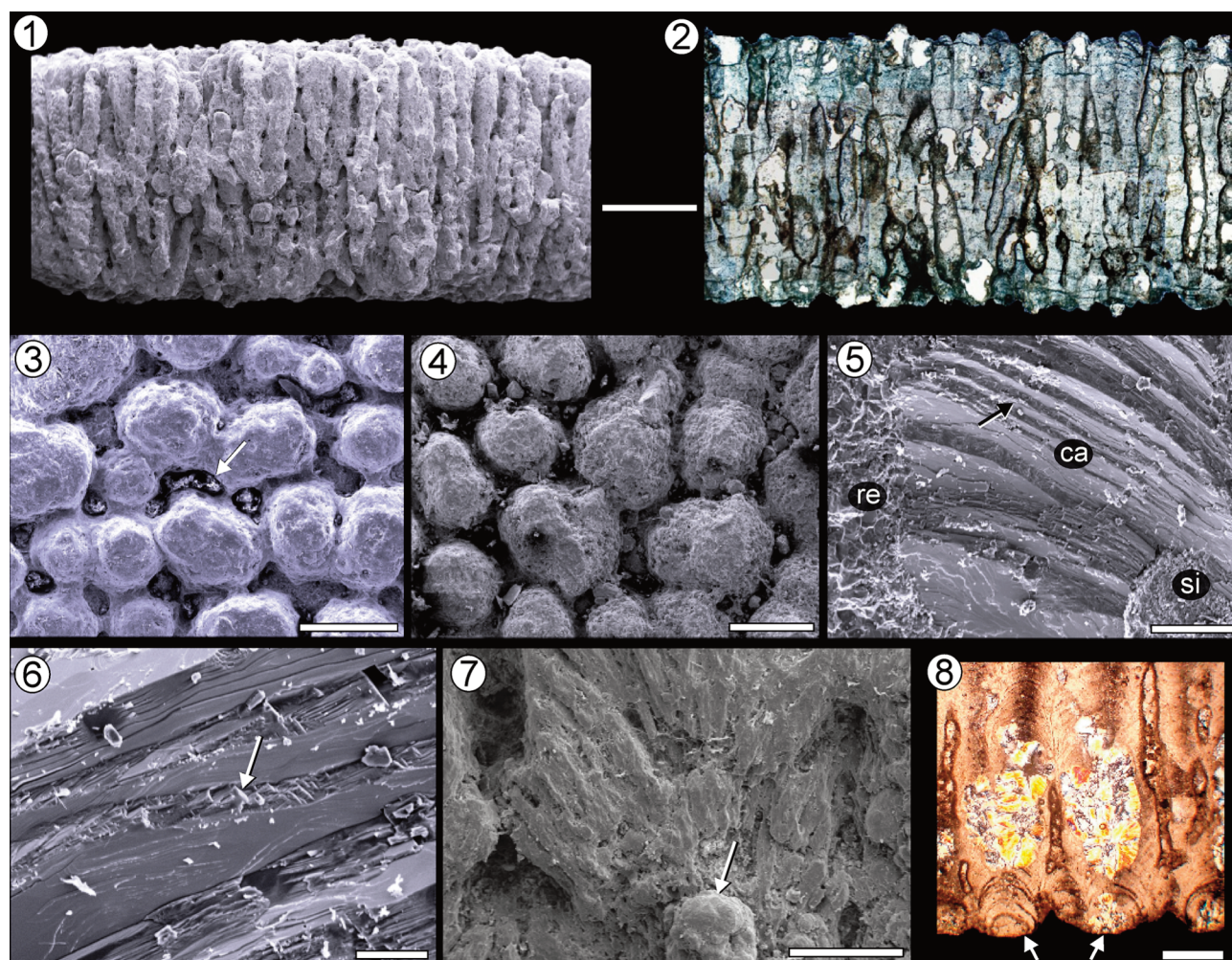


Figura 7. 1, fragmento de cáscara del sub-sitio G (CRILAR-Pv 406); 2, fragmento del sub-sitio A (CRILAR-Pv 400-1); 3, superficie externa de cáscara bien preservada; 4, superficie externa de cáscara alterada y corroída; 5, fragmento de cáscara donde se observa la calcita original (ca), líneas de crecimiento convexas escalonadas (flecha), recrystalización de la calcita (re) y silicificación (si); 6, observación de cristales aciculares romboédricos de calcita; 7, esferulita circular (flecha) en la base de la cáscara; 8, esferulitas en la base de un fragmento. (Figuras 2 y 8, imágenes de cortes delgados; el resto corresponden a imágenes de MEB). Escala gráfica: 1–2= 2 mm; 3–4= 500 µm; 5= 60 µm; 6= 20 µm; 7= 200 µm; 8= 0,5 mm.

(Figs. 6.3, 10.3–4), es lo más común y oblitera su estructura original (Fig. 8.5), mientras que el microchert rellena espacios porales (Figs. 6.4, 7.5). Algunas cáscaras presentan reemplazos con ópalo-A, nanoesferas de ópalo-CT/A (Figs. 8.3–4 y 11) y agregados de epidoto (Figs. 6.1, 8.5), los cuales reflejan su peculiar origen hidrotermal (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010). La formación eodiagenética de la sílice es muy común en ambientes hidrotermales, depositando sílice como ópalo-A a baja temperatura (<50°C; Scholle y Ulmer-Scholle, 2003; Behl, 2011) y transformándose rápidamente en ópalo-CT/A y ópalo-CT (Lynne *et al.*, 2005). Esta transformación ocurre rápido en superficie (Guidry y Chafetz, 2003; Lynne *et al.*, 2005; Jones y Renaut, 2007; Pirajno, 2009; Behl, 2011), mediada por acción biológica (*e.g.*, biosilificación; Benning *et al.*, 2005). Pero en condiciones excepcionales de nulo soterramiento y baja presión, el ópalo-A puede mantenerse invariable y no mutar a formas estables (Cady y Farmer, 1996; Scholle y Ulmer-Scholle, 2003; Behl, 2011). En suma, las cáscaras exhiben diferentes microfábricas diagenéticas –en su mayoría eodiagenéticas–, como variedades amorfa, criptocristalinas,

epigranulares y fibrosas de cuarzo. Los minerales opacos incluidos en las unidades de cáscaras son comunes. Las unidades exhiben disoluciones ácidas y la calcita original redepositada rellena los poros y espacios generados (Grellet-Tinner *et al.*, 2012); también es evidente que el proceso de disolución las afectó externamente (Fig. 6.1–4). En conclusión, las cáscaras presentan claras alteraciones diagenéticas (re-calcificación, silificación, epidotización, argilización, opalización), y sugieren de qué manera el hidrotermalismo afectó los huevos y sus cáscaras.

DISCUSIÓN

Geoquímica y el hidrotermalismo cretácico regional

De acuerdo con Grellet-Tinner y Fiorelli (2010), los resultados geoquímicos sugieren que el sitio de nidificación, así como los restos oológicos, habría sido influenciado y afectado por actividad hidrotermal. Este comportamiento geoquímico similar entre rocas y fósiles implica que ambos fueron afectados concomitantemente por dicho proceso. En cambio, otras localidades no reflejan anomalías geoquímicas, coincidiendo también con la ausencia de restos oológicos o evidencias hidrotermales. Durante el lapso Cretácico Temprano–Paleógeno se formaron numerosas cuencas de *rift* en las regiones centro-oeste y noroeste de Argentina, algunas asociadas a las Sierras Pampeanas (Ramos, 2010). El desarrollo de estas cuencas estuvo relacionado, en parte, con la apertura del Océano Atlántico Sur (Moulin *et al.*, 2010), como así también con la subducción de la Placa de Nazca debajo de la Placa Sudamericana (Ramos, 2010). Esto generó gran tectonismo regional y cuantiosa actividad volcánica (Poulsen *et al.*, 2003). Recientemente Löbens *et al.* (2011) presentaron un modelo de exhumación y levantamiento de las Sierras Pampeanas de aproximadamente 2300 m a fines del Cretácico (hasta los 80 millones de años). Dicha exhumación habría formando cuencas sedimentarias asociadas con las sierras produciendo gran erosión y de los cuerpos graníticos y la consiguiente sedimentación (Löbens *et al.*, 2011).

La actividad geotermal en la región de Sanagasta estuvo asociada al Ciclo Extensional Gondwánico relacionado con la temprana apertura del *rift* Atlántico (Fiorelli *et al.*, 2012) produciendo una insignia hidrotermal característica de dicho evento (Mutti *et al.*, 2005; Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010). Las evidencias geológicas regionales y las características sedimentológicas de Sanagasta sustentan la presencia de un paleo-

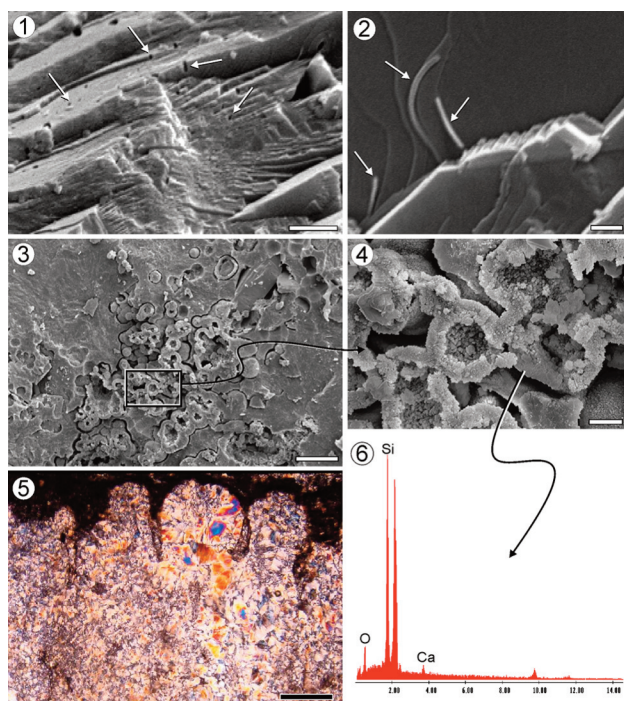


Figura 8. 1, Fragmento de cáscara (CRILAR-Pv 400-1) mostrando pequeñas perforaciones (0,2 a 0,4 μm de diámetro) o vesículas interpretadas como huellas de proteínas; 2, estructuras fibrilares (0,3 μm de diámetro) similares a las proteínas; 3, pequeñas esférulas de ópalo presentes en la cáscara; 4, magnificación de las micro-esferas mostrando sus características cristalográficas; 5, evidente silificación y epidotización de la cáscara; 6, análisis de EDAX sobre las micro-esférulas exhibiendo altos niveles de sílice y oxígeno. Escala gráfica: 1= 2 μm ; 2= 1 μm ; 3= 30 μm ; 4= 5 μm ; 5= 0,5 mm.

ambiente epitelial en el sitio de nidificación (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012) sugiriendo temperaturas superficiales de 30°C a 50°C, óptimas para incubar huevos de 21 cm con cáscaras gruesas durante un período de tres meses (Grellet-Tinner *et al.*, 2012). Las mismas evidencias geológicas junto con las características paleontológicas sustentan una edad cretácica (~130 a ~80 Ma) para las actividades hidrotermales regionales y una sincronización entre dicho proceso y las actividades de oviposición de los dinosaurios.

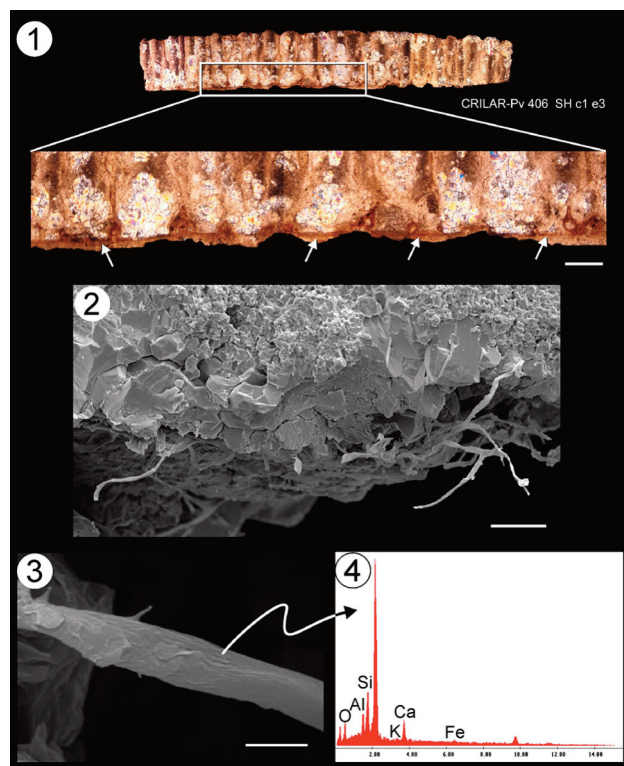


Figura 9. 1, Corte delgado de fragmento del sub-sitio G (CRILAR-Pv 406-1) donde se aprecian cuerpos mamilares basales y una lámina continua (flechas) interpretada como membranas de la cáscara; 2, imagen MEB de la parte basal del fragmento del sub-sitio G donde se observan filamentos y fibras ramificadas, similares al colágeno tipo X; 3, imagen MEB de la estructura fibrilar de aproximadamente 2 µm de diámetro; 4, análisis EDAX de dicha estructura mostrando su naturaleza arcillosa. Escala gráfica 1= 0,5 mm; 2= 40 µm; 3= 3 µm.

Atributos preservacionales del sitio de nidificación de Sanagasta

El nivel portador de huevos de Sanagasta representa un conjunto de rocas sedimentarias caracterizadas por combinaciones particulares de rasgos preservacionales de los fósiles (Behrensmeyer, 1988; Brett y Speyer, 1990; Holz y Simões, 2005), en particular, agrupaciones de huevos fósiles (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010). Los restos de huevos y las agrupaciones representan asociaciones autóctonas, según la clasificación

de Martin (1999): pertenecen a organismos que vivieron en la misma comunidad y que han sido preservados en posiciones de vida. Tafonómicamente, el sitio de nidificación de Sanagasta posee una clasificación taxonómica monotípica de vertebrados (solo huevos), un empaquetamiento macroscópico matriz-soportado, una acumulación geométrica tridimensional y una clasificación genética biogénica de acumulación (Kidwell *et al.*, 1986). Esta concentración biogénica es intrínseca, la que, según el criterio de Kidwell *et al.* (1986) y Martin (1999), es producida por organismos con comportamiento gregario, implicando la colonización preferencial de un sitio específico y una concentración usualmente autóctona. Según estos autores, la presencia de agrupaciones de huevos en sitios de nidificación y diferentes niveles, indican comportamientos gregarios y comunales de anidación (Brinkman *et al.*, 2008). Junto con las características paleobiológicas (Grellet-Tinner *et al.*, 2012), se sugiere que la especie de Sanagasta habría sido un estratega r (oportunista) que nidificó en dependencia de ambientes hidrotermales. Lo propuesto para los hábitos reproductivos de los neosaurópodos de Sanagasta está en sintonía con lo sugerido por Sander *et al.* (2011): alto potencial biótico con crecimiento exponencial y tasa de natalidad muy altos; tendrían muchas crías con pocos o nulos cuidados parentales y gran mortalidad en clases etarias tempranas –baja supervivencia– (Sander *et al.*, 2011). Los saurópodos habrían alcanzado la madurez reproductiva rápidamente produciendo numerosos huevos pequeños y jóvenes muy precociales.

Los huevos de Sanagasta y sus cáscaras poseen diversas alteraciones tafonómicas, como por ejemplo la elevada fragmentación (Fig. 4.2) y corrosión química (Fig. 7.1–4) y silicificación. La disolución y la corrosión son debidas a la misma alteración hidrotermal (Grellet-Tinner *et al.*, 2012). La silicificación correspondiente a la variedad criptocristalina (del tipo acicular calcedonítico) ocurre en varias formas, con una mayor incidencia en la mitad y parte superior de la cáscara (Fig. 6), mientras que los poros están rellenos por microchert (Fig. 6.4). La calcedonia se forma como un verdadero reemplazo de estructuras orgánicas, mientras que el cuarzo microcristalino rellena espacios y forma moldes (Carson, 1991; Martin, 1999). Sedimentos con pH bajo inducen la disolución de CaCO_3 y precipitan silicatos, principalmente calcedonia (Scholle y Ulmer-Scholle, 2003). Aunque las fuentes de sílice son diversas (Carson, 1991), en Sanagasta el crecimiento de la calcedonia fue selectivo, indicando un proceso de fosilización

particular asociado a un evento epitermal (Fiorelli *et al.*, 2012).

De acuerdo con numerosos autores (*e.g.*, Guidry y Chafetz, 2003; Jones *et al.*, 2003; Konhauser *et al.*, 2003; Benning *et al.*, 2005), los mecanismos de silicificación en ambientes hidrotermales ocurren por mediación microbiana (*i.e.*, biomineralización por cianobacterias). En Sanagasta, los microorganismos fósiles están bien preservados (Fig. 3), indicando una silicificación temprana, de días a semanas (Martin, 1999). El hidrotermalismo modificó la microestructura original de la cáscara de los huevos formando facies silíceas típicas (*e.g.*, crisoprasa, ópalo y epidoto), pero exhiben zonas bien conservadas, con las unidades originales (Figs. 7.5–6, 8.1–2), indicando que el proceso hidrotermal actuó completamente al azar (Grellet-Tinner *et al.*, 2012).

Ningún resto óseo significativo ha sido hallado en el sitio de nidificación, aunque restos óseos de dinosaurios parcialmente articulados son comunes en otras localidades de la Formación Los Llanos (Fiorelli *et al.*, 2011, 2012). De esta manera, el registro muestra una fosilización selectiva y una pre-

servación diferencial dependiente del paleoambiente, con restos oológicos y ausencia total de huesos en Sanagasta pero ausencia de huevos y presencia de huesos en otras localidades de la formación (Fiorelli *et al.*, 2012). La biocenosis y la tanatocenosis están directamente influenciadas por estos factores paleoambientales selectivos predominantes en cada localidad: un paleoambiente hidrotermal para nidificar en Sanagasta y un ecosistema “natural frecuentado para vivir” en la localidad tipo de Los Llanos (Fiorelli *et al.*, 2011). El registro fósil en Sanagasta está sesgado por una combinación de factores tales como (1) la biocenosis o “asociación viviente”; (2) factores paleoambientales; (3) factores tafonómicos. Los primeros representan factores inherentes al organismo, relacionados al comportamiento, producción de biomateriales, densidad poblacional, etc. Los segundos –paleoambientales– corresponden a factores extrínsecos (*e.g.*, clima e hidrotermalismo). Los terceros –tafonómicos– implican factores asociados a la etapa de tafocenosis o asociaciones enterradas. En Sanagasta, la biocenosis se refiere a la producción biogénica oológica y la bio-

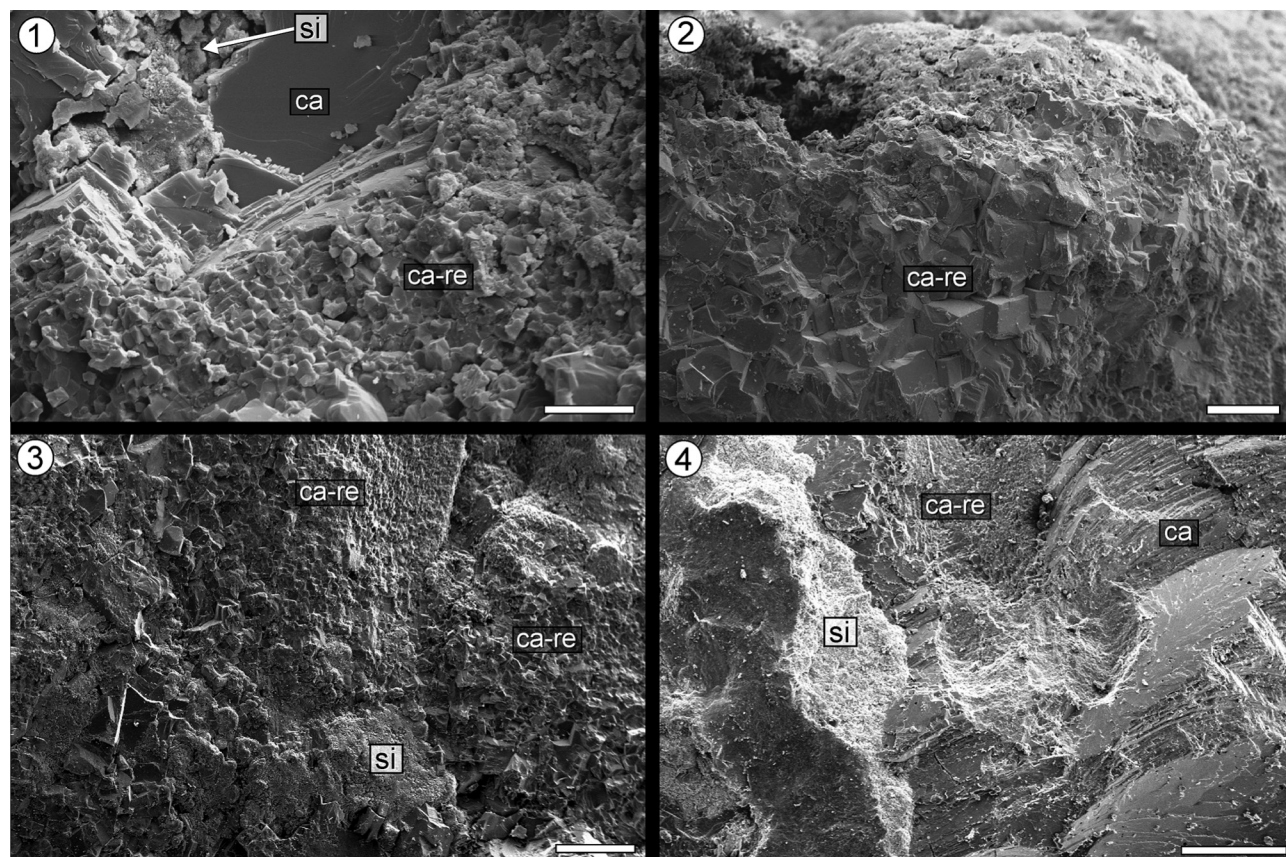


Figura 10. Imágenes de MEB. Evidentes procesos de re-cristalización y reemplazo en las unidades de cáscaras (CRILAR-Pv 400, 405, 406). **ca**, calcita original; **ca-re**, calcita re-cristalizada, mayormente en grandes cristales con su clivajes romboédricos característicos; **si**, sílice. Escala gráfica: 1= 15 μm; 2= 100 μm; 3= 200 μm; 4= 150 μm.

mineralización de la cáscara (Arias y Fernández, 2003; Arias *et al.*, 2007). Esto se correlaciona parcialmente con el ambiente hidrotermal elegido para nidificar, el cual es reflejado en la variación del grosor de cáscara (Grellet-Tinner *et al.*, 2012).

Los fluidos hidrotermales en Sanagasta fueron alcalinos/neutros a levemente ácidos, con temperaturas relativamente bajas (< 120°C), como lo atestiguan los depósitos de silicatos, similar a lo observado en contextos hidrotermales actuales (Pirajno, 2009). Tales fluidos pudieron disolver fácilmente la calcita de la cáscara y adelgazarla en pocos días (Grellet-Tinner *et al.*, 2012); por ello, estos fluidos fueron el principal factor extrínseco en el registro fósil del sitio de nidificación. De acuerdo con Grellet-Tinner *et al.* (2012), los fluidos adelgazaron la cáscara durante el desarrollo embriológico, modificando paulatinamente las condiciones de incubación, favoreciendo el intercambio gaseoso y, concomitantemente, disminuyendo la resistencia mecánica calcítica durante el desarrollo ontogénico, facilitando la eclosión (Grellet-Tinner *et al.*, 2012).

La tanatocenosis o asociación de muertes fue extremadamente baja ya que los factores de muerte y pre-enterramiento tuvieron efectos nulos: luego de su producción biológica –biocenosis–, los huevos fueron ovipuestos y enterrados en el sustrato inmediatamente. En cambio, la tafocenosis representa un importante rasgo tafonómico: las agrupaciones de huevos fueron enterradas en un suelo hidrotermal durante las subsecuentes temporadas reproductivas de la especie (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Grellet-Tinner *et al.*, 2012). La tafocenosis del sitio de nidificación de Sanagasta está constituida conjuntamente por las agrupaciones oológicas asociadas con los microorganismos extremófilos litificados. La etapa biostratigráfica fue inexistente y no ocurrieron procesos *post mortem* previos al enterramiento (*e.g.*, descomposición, desarticulación, fragmentación e intemperismo). Sin embargo, los procesos ocurridos inmediatamente *a posteriori* (incluso durante la etapa biológicamente activa de los huevos), fueron muy importantes y notables, influyendo el éxito de eclosión –supervivencia biológica– y las alteraciones eodiagenéticas (Grellet-Tinner *et al.*, 2012). En sedimentos hidrotermales ocurren procesos particulares, alteraciones por altas concentraciones de soluciones calientes cargadas con minerales disueltos (Pirajno, 2009). Los procesos de acidificación, disolución y recristalización, ocasionaron las alteraciones en la tafocenosis de Sanagasta, las cuales han aumentado la información tafonómica pero han disminuido la información paleobiológica.

Acidificación en cáscaras de huevos

La acidificación ha sido asociada (en aves) con factores que afectan negativamente la reproducción, y una disminución del pH en el área de nidificación produce adelgazamiento de la cáscara y reducción del volumen del huevo (Pollentier *et al.*, 2007). Clayburn *et al.* (2004) demostraron que diversas características en las cáscaras –fragmentación, área superficial, o grosor–, decrecen al bajar el pH. El adelgazamiento de la cáscara se incrementa significativamente por acción bacteriana (Smith y Hayward, 2010), ya que la descomposición de la cáscara produce acidificación y disuelve aún más el CaCO_3 . Contrariamente, la contribución microbiana –microbialitas– en los depósitos hidrotermales de Sanagasta fue importante, produciendo estructuras y biomineralización (Fiorelli *et al.*, 2012). Pero el adelgazamiento de la cáscara en los huevos de Sanagasta fue causado por el hidrotermalismo y no por microorganismos, disolviendo el CaCO_3 de la cáscara desde su exterior (Grellet-Tinner *et al.*, 2012). En ambientes hidrotermales actuales los microorganismos son constructivos pero no destructivos, con habilidad de depositar minerales fácilmente (Cady y Farmer, 1996; Jones *et al.*, 2001, 2003; Konhauser *et al.*, 2001; Reysenbach y Cady, 2001; Guidry y Chafetz, 2003; Benning *et al.*, 2005; Schinteie *et al.*, 2007; Dupraz *et al.*, 2009). Además, los fluidos hidrotermales poseen gran capacidad para alterar fácilmente las rocas y transportar sus minerales (Carroll *et al.*, 1998; Pirajno, 2009), actividad más importante que la descomposición y disolución bacteriana en estos ambientes.

Aunque la sílice puede ser naturalmente transportada y precipitada por fluidos termales (Carroll *et al.*, 1998; Pirajno, 2009; Behl, 2011), el ópalo-A, ópalo-CT, epidoto y las esmectitas reemplazando sectores de la cáscara, involucra una alteración hidrotermal (Pirajno, 2009). La presencia de microesferas de ópalo-A y nanoesferas de ópalo-CT en la cáscara (Figs. 8.3–4 y 11) indican temperaturas menores de 50°C, en base a las relaciones entre la litología, fases de sílice, contenido detrítico de los sedimentos y la temperatura o profundidad de soterramiento (Behl, 2011). La presencia de epidoto (clinozoisita) en pequeñas inclusiones dentro de la cáscara (Figs. 6.4 y 8.5), indica una historia diagenética particular; son minerales formadores de roca pero con un origen secundario producidos también por alteración hidrotermal de otros minerales (Armbruster *et al.*, 2006; Pirajno, 2009). La alteración hidrotermal de plagioclasas produce minerales de epidoto mediante

el proceso llamado ‘saussuritización’ (Deer *et al.*, 1996; Chardon *et al.*, 2006). El nivel fosilífero es discordante con sedimentos conglomerádicos conteniendo feldespatos alterados del Pérmico y, estos, sobre granitos carboníferos de composición evolucionada ($\text{SiO}_2 > 70\%$ y $\text{K}_2\text{O} > 4,9\%$) y débilmente peraluminoso (Fiorelli *et al.*, 2012). Es decir, el origen del epidoto puede estar en los feldespatos de los sedimentos pérmicos y en el Granito Sanagasta.

Algunos sectores de la cáscara, y las fibras de la MT fosilizada fueron reemplazados por esmectitas (Fig. 9.3–4). Basados en observaciones de MEB y análisis EDS (hábitat fibroso y concentraciones determinadas de Ca, Na, Si, Al, Mg, O y H), éstas corresponderían a variedades fibrosas como pirofilita y montmorillonita-Na. Su formación relaciona alteraciones de plagioclasas ricas en Na (*e.g.*, albita o andesita) y micas potásicas alteradas (*e.g.*, sericita) (Chardon *et al.*, 2006; Pirajno,

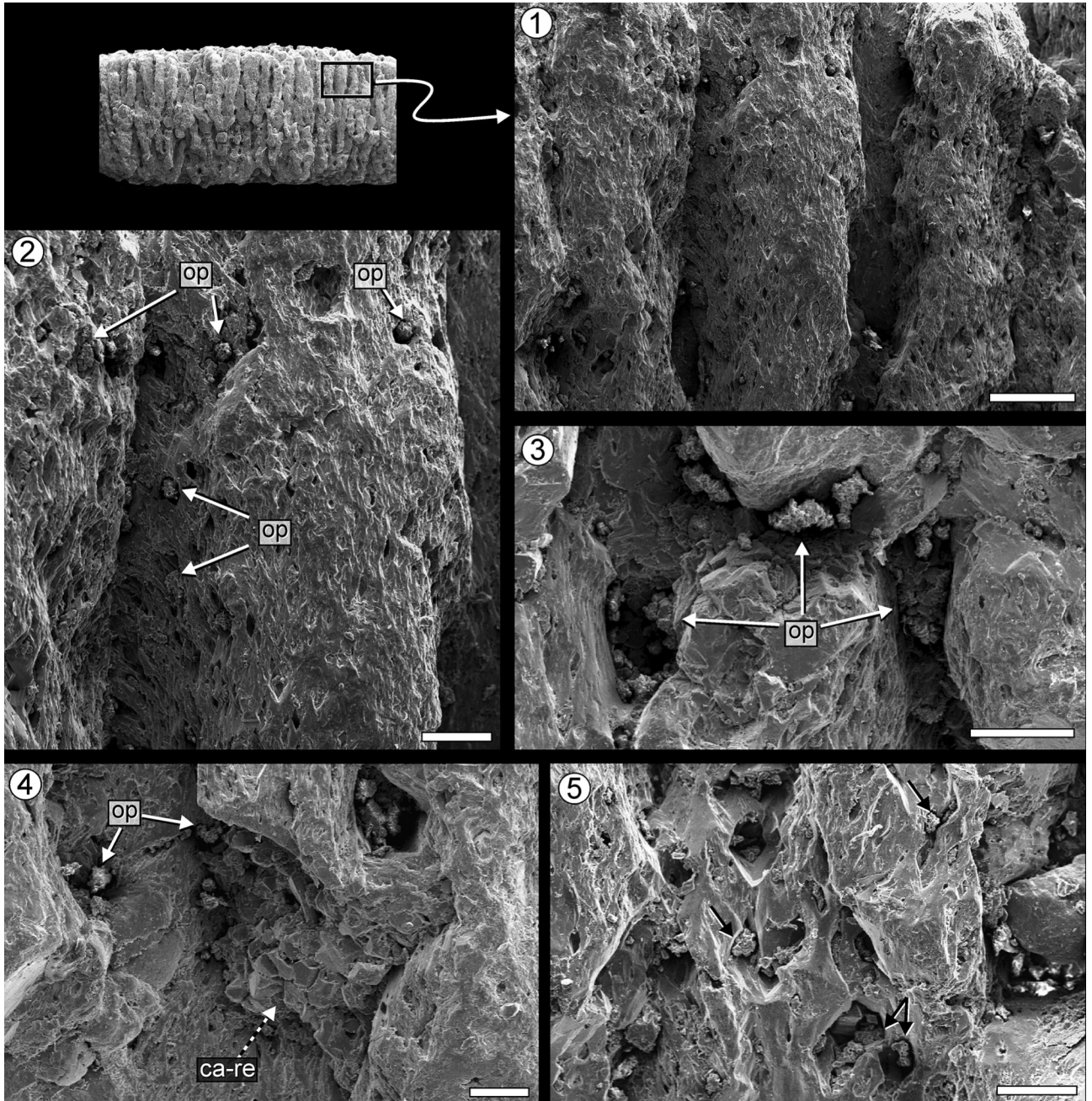


Figura 11. Imágenes de MEB. Atributos tafonómicos en cáscaras de Sanagasta (CRILAR-Pv 406) con sus unidades evidenciando una profunda corrosión y disolución (apariencia esponjosa), resultando en micro-cavernas romboidales con micro- y nanoesferas de ópalo A y CT agrupadas (flechas negras y blancas) (ver Lynne *et al.*, 2005). **ca-re**, calcita re-cristalizada; **op**, micro- y nanoesferas de ópalo-A y CT. Escala gráfica: 1= 250 µm; 2, 4–5= 100 µm; 3= 150 µm.

2009). Además, estas esmectitas se forman naturalmente por argilización de la roca debida a fluidos termales ácidos/ neutros de baja temperatura (sistema epitermal; <100°C) (Deer *et al.*, 1996; Chardon *et al.*, 2006; Pirajno, 2009).

Se observa gran alteración diagenética manifestada en la fuerte corrosión y abrasión de la superficie externa (Fig. 7.1–4). Esta superficie posee unidades desgastadas con aspecto ondulado, depresiones, cárcavas y pequeños hoyuelos (Fig. 7.4). Internamente se observa una profunda corrosión y disolución (Fig. 7.1). Micro-cavernas romboidales de ~50 µm de diámetro dan una apariencia esponjosa (Figs. 7.1 y 11), indicando corrosión lenta por disolución ácida de fluidos que embebieron la cáscara. Estas cavernas están rellenas de micro- y nanoesférulas de ópalo (Fig. 11.3–6), de 5 µm de diámetro y apiñadas en agrupamientos de unas 20 unidades de 30 µm de diámetro (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010). De acuerdo con Jones y Renaut (2007), los sínteres están formados por microorganismos filamentosos silicificados constituidos por esferas de ópalo-A polimerizadas. Así, la formación de estas micro-esferas fue mediada por microorganismos silicificantes y biomineralizadores en un ambiente hidrotermal (Konhauser *et al.*, 2001; Benning *et al.*, 2005; Phoenix y Konhauser, 2008).

Sobre la preservación de tejidos blandos – ¿Mediación microbiana?

Los factores tafonómicos implicados en la preservación de la membrana testácea en huevos de Auca Mahuevo han sido relacionados a biomedicación por actividad bacteriana bajo condiciones de anoxia (Grellet-Tinner, 2005). Este autor señaló que si bien la erosión superficial de la cáscara puede ser impulsada por procesos abióticos, la preservación de moléculas orgánicas y proteínas son rápidamente descompuestas por procesos biológicos (Grellet-Tinner, 2005). Estas rarezas podrían ser el resultado de procesos tafonómicos excepcionales debido a la acción de microorganismos (Bottjer *et al.*, 2002; Briggs, 2010; Grellet-Tinner, 2005; Raff *et al.*, 2008). En Sanagasta, pocos fragmentos de cáscaras preservan restos de la MT o fibras de la matriz reemplazadas por esmectitas (Fig. 9), indicando raras y excepcionales condiciones de preservación.

Las bacterias en el registro fósil del Fanerozoico por lo general se preservan por litificación (Liebig, 2003; Konhauser, 2007). Bacterias fósiles pueden ser identificadas por su morfología bajo determinados criterios (criterios de Liebig, 2003) y se puede confirmar la presencia de bacterias filamentosas en

las microbialitas de Sanagasta (Fig. 3.4). Su preservación requiere una mineralización vertiginosa para evitar la rápida destrucción celular por procesos autolíticos (Ferris *et al.* 1988). Además, la preservación excepcional de ciertos tejidos blandos en *Lagerstätten* (e.g., huesos o huevos) es favorecida por casos aún más excepcionales de fosilización y litificación bacteriana (Liebig, 2003). En Sanagasta, y asociados al mismo nivel de huevos, las matas microbianas fósiles y estructuras microes-tromatolíticas son muy comunes (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Fiorelli *et al.*, 2012); estas son activos agentes biomineralizantes (Benning *et al.*, 2005; Phoenix y Konhauser, 2008; Dupraz *et al.*, 2009). Los fluidos hidrotermales serían los responsables de la remoción, traslado y depósitos de minerales de arcilla y silicatos (e.g., esmectitas y epidoto) para la preservación de las fibras de la membrana testácea. La preservación de la MT y fibras de la matriz en los huevos de Sanagasta y Auca Mahuevo se debería a condiciones distintas: argilización en Sanagasta (Fiorelli *et al.*, 2012) y calcificación en Auca Mahuevo (Grellet-Tinner, 2005), pero con el mismo resultado tafonómico, preservación de materia orgánica.

Presencia de diatomeas fósiles en el Cretácico

La presencia de diatomeas pennadas fósiles en el nivel portador resulta novedosa y debe ser considerado trascendente. El registro fósil más antiguo de diatomeas pennadas es del Cretácico Superior, pero las diatomeas centrales ya aparecen en sedimentos del Jurásico Superior (Harwood *et al.*, 2004). Recientemente se hallaron en Corea del Sur las diatomeas continentales más antiguas en niveles del Cretácico Inferior (Chang y Park, 2008). Coincidentemente, estas diatomeas se hallaron en formaciones evidenciando paleoambientes hidrotermales del Grupo Sindong y portadoras de huevos de dinosaurios del tipo faveoololítico, mostrando características similares al margen continental de los Andes (Harwood *et al.*, 2004; Chang y Park, 2008). La discusión del origen y evolución de las diatomeas excede el trabajo, es notable y curioso que las diatomeas continentales más antiguas fueran halladas en sistemas hidrotermales del Cretácico (Chang y Park, 2008; Fiorelli *et al.*, 2012), lo cual puede arrojar luz sobre su origen y diversificación (Harwood *et al.*, 2004).

Modelo tafonómico del sitio de nidificación de Sanagasta

Los modelos tafonómicos de sistemas depositacionales continentales fueron establecidos para depósitos de planicies de

inundación (Holz y Simões, 2005; Noto, 2010). Para un escenario hidrotermal fósil la información es escasa (Cady y Farmer, 1996; Jones *et al.*, 2001), pero los sesgos tafonómicos son especialmente frecuentes (Campbell, 2006). No obstante, se pueden utilizar conceptos de la tafonomía de ambientes continentales. Los fósiles en ambientes de barras de canales se meteorizan menos que los de las planicies de inundación, donde a su vez, los fósiles están empaquetados más densamente –modelo de Smith– (Smith, 1993; Martin, 1999). El intemperismo se incrementa y la densidad fosilífera decrece con la distancia al canal principal, por lo que en facies distales sólo se encuentran restos fósiles escasos e intemperizados (Smith, 1993; Holz y Simões, 2005). Usando este modelo, en un paleoambiente hidrotermal el caso podría ser similar, interpretando las estructuras termales y canales como análogos de facies fluviales proximales y distales. En Sanagasta, las agrupaciones oológicas mejor preservadas se localizan cerca de las estructuras termales donde los flujos de aguas calientes actuarían como un sistema fluvial de baja energía (Fiorelli *et al.*, 2012). Así, las agrupaciones de huevos estarían localizadas en las facies de llanuras de inundación proximales (Behrensmeyer, 1988; Holz y Simões, 2005). Al igual que el modelo de Smith (1993), el factor de control tafonómico para el sitio de Sanagasta fue la proximidad de las agrupaciones oológicas al canal principal (facies proximales), representado en este sistema por fuentes termales (Fiorelli *et al.*, 2012). Esto implica enormes consecuencias paleobiológicas y sugiere que los neosaurópodos de Sanagasta decidieron la localización precisa para cavar y enterrar sus huevos (Grellet-Tinner *et al.*, 2012).

Promedio temporal y carácter preservacional

La sobreimpresión primaria de los procesos bioestratigráficos en el registro fósil es el fenómeno de promedio temporal (o condensación tafonómica), donde los potenciales fósiles se acumulan durante un tiempo necesario para que los sedimentos que los contienen se depositen (Martin, 1999). De acuerdo con Fernández López (2000), el promedio temporal es el proceso de mezcla de elementos que representan entidades biológicas cronológicamente sucesivas. Debido a esto, una asociación fósil puede representar una duración mínima de pocas décadas hasta cientos y miles de años, a menos que el conjunto sea rápidamente sepultado. Por ello el promedio temporal tiene siempre un efecto negativo sobre la exactitud del registro fósil (Martin, 1999). Sin embargo, y de acuerdo a Kidwell y Beh-

rensmeyer (1993), los huevos y nidos de amniotas tienen un promedio temporal extremadamente bajo, de unos pocos días a pocos meses. Esto concuerda con lo estimado por Rogers (1993) para sitios de nidificación de Estados Unidos, quien determinó que estos sitios representan duraciones temporales muy cortas ($<10^0$ años). Dado que las agrupaciones de huevos de Sanagasta fueron enterrados en el substrato hidrotermal para su incubación inmediatamente a la oviposición (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010; Grellet-Tinner *et al.*, 2012), el tiempo promedio implicado habría sido mínimo, incluso, podría ser nulo.

Existen numerosas instancias de preservaciones excepcionales llamadas *Lagerstätten* (*fossil-motherlodes*), es decir, rocas que son muy ricas en información paleontológica (Martin, 1999). Originalmente se determinaron dos tipos de *Lagerstätten*: depósitos de concentraciones (formados por procesos sedimentológicos y biológicos) y depósitos de conservación (preservación de partes blandas). Ambos tipos representan extremos de un continuo en el espectro de la preservación fosilífera (Martin, 1999; Holz y Simões, 2005). A pesar de que fueron reconocidas diversas génesis para este tipo de preservación excepcional, las causas son la anoxia, la sofocación rápida por los sedimentos y la actividad bacteriana (Martin, 1999; Bottjer *et al.*, 2002). Aunque no incluidos en ésta terna clasificatoria (anoxia/ sofocación/ acción bacteriana), los ambientes hidrotermales representan sitios de preservación excepcional debido a una rápida silicificación/ calcificación de restos biológicos y una alta actividad microbiana (Martin, 1999; Konhauser *et al.*, 2001; Channing y Edwards, 2004; Channing *et al.*, 2004; Benning *et al.*, 2005; Phoenix y Konhauser, 2008). Los procesos de fosilización en paleoambientes hidrotermales son rápidos y hasta excepcionales, preservando exquisitamente finas estructuras orgánicas (Channing y Wujek, 2010; Rainey y Jones, 2010). Por ello, en el sitio de nidificación de Sanagasta se presentan ambos tipos de depósitos que definen a un *Lagerstätte*: concentraciones biológicas (decenas de huevos fósiles) y conservaciones de partes orgánicas tales como la membrana testácea, microfibras de la matriz proteica de la cáscara del huevo y microorganismos.

Para concluir, y en base a lo indicado anteriormente, podríamos proponer una analogía con el modelo marino de tafonomía de tormenta dado por Brett y Seilacher (1991) y deducir que el sitio de nidificación de Sanagasta representa un caso de tafocenosis particular y un ejemplo único de conservación y concentración (*Lagerstätte*).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a P. Alasino y M. Larrovere y a los técnicos S. de la Vega y A. Bustamante por el apoyo, comentarios y colaboración para con los proyectos en Sanagasta. Por sus revisiones agradecemos a L. Chornogubsky, C. Colombi, T. Manera de Bianco y R. Smith. Deseamos agradecer también a M. Hechenleitner, E. Crespo, A. del Pino, J. Desojo, D. Pol, J. L. Carballido, D. Brandoni, J. Noriega, F. Colombo, G. Basilici, R. Salvador, L. E. Cruz, A. Kramarz, S. Löbens, M. Fernández y V. Bertero. Finalmente agradecemos la financiación del Gobierno de La Rioja, Secretaría de Cultura de La Rioja y Consejo Federal de Ciencia y Tecnología.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, A.E. y MacKenzie, W.S. 1998. *A color atlas of Carbonate sediments and rocks under the microscope*. Wiley, Hoboken, 192 p.
- Argañaraz, E., Grellet-Tinner, G., Fiorelli, L.E., Krause, M. y Rauhut, O. 2013. Huevos de saurópodos del Aptiano-Albiano, Formación Cerro Barco (Patagonia, Argentina): un enigma paleoambiental y paleobiológico. *Ameghiniana* 50: 33–50.
- Arias, J.L. y Fernández, M.S. 2003. Biomimetic processes through the study of mineralized shells. *Materials Characterization* 50: 189–195.
- Arias, J.L., Mann, K., Nys, Y., García Ruíz, J.M. y Fernández, M.S. 2007. Eggshell growth and matrix macromolecules. En: E. Bäuerlein y J. Pickett-Heaps (Eds.), *Handbook of biomineralization: Biological aspect and structure formation*. WILEY-VCH Verlag GmbH & Co., KGaA, Weinheim, p. 309–327.
- Armbruster, T., Bonazzi, P., Akasaka, M., Bermanec, V., Chopin, C., Gieré R., Heuss-Assbichler, S., Liebscher, A., Menchetti, S., Pan, Y. y Pasero, M. 2006. Recommended nomenclature of epidote-group minerals. *European Journal of Mineralogy* 18: 551–567.
- Behl, R.J. 2011. Chert spheroids of the Monterey Formation, California (USA): early-diagenetic structures of bedded siliceous deposits. *Sedimentology* 58: 325–351.
- Behrensmeyer, A.K. 1988. Vertebrate preservation in fluvial channels. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 63: 183–99.
- Behrensmeyer, A.K. y Kidwell, S.M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology* 11: 105–119.
- Benning, L.G., Phoenix, V.R. y Mountain, B.W. 2005. Biosilicification: the role of cyanobacteria in silica sinter deposition. En: G.M. Gadd, K.T. Semple y H.M. Lappin-Scott (Eds.), *Micro-organisms and Earth Systems – Advances in geomicrobiology*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 131–150.
- Bodenbender, G. 1911. Constitución Geológica de la parte meridional de La Rioja y regiones limítrofes, R. Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 19 (1): 5–221.
- Boggs, S., Jr. 1992. *Petrology of sedimentary rocks*. Merrill / Macmillan: 707 pp.
- Bottjer, D.J., Etter, W., Hagadorn, J.W. y Tang, C.M. 2002. Fossil-Lagerstätten: jewels of the fossil record. En: D.J. Bottjer, W. Etter, J.W. Hagadorn y C.M. Tang (Eds.), *Exceptional fossil preservation: A unique view on the evolution of marine life*. Columbia University Press, Nueva York, p. 1–10.
- Bravo, A.M., Buscalioni, A.D., Merino, L. y Müller, B.G. 2003. Experimental taphonomy of avian eggs and eggshells: effects on early diagenesis. *Palaeovertebrata* 32(2–4): 77–95.
- Brett, C.E. y Seilacher, A. 1991. Fossil Lagerstätten: a taphonomic consequence of event sedimentation. En: G. Einsele, W. Ricken, y A. Seilacher (Eds.), *Cycles and Events in Stratigraphy*. Springer-Verlag, Nueva York, Berlin, Heidelberg, p. 283–297.
- Brett, C.E. y Speyer, S.E. 1990. Taphofacies. En: B.E.K. Briggs y P.R. Crowther (Eds.), *Paleobiology: a Synthesis*. Blackwell, Oxford, p. 258–263.
- Briggs, D.E.G. 2010. Decay distorts ancestry. *Nature* 463: 741–743.
- Brinkman, D.B., Eberth, D.A. y Currie, P.J. 2008. From bonebeds to paleobiology: applications of bonebed data. En: R.R. Rogers, D.A. Eberth y A.R. Fiorillo (Eds.), *Bonebeds: Genesis, analysis, and paleobiological significance*. University of Chicago Press, Chicago, p. 221–264.
- Burne, R.V. y Moore, L.S. 1987. Microbialites: organosedimentary deposits of benthic microbial communities. *Palaos* 2: 241–254.
- Cady, S.L. y Farmer, J.D. 1996. Fossilization processes in siliceous thermal springs: trends in preservation along thermal gradients. En: G.P. Brock y J.A. Goode (Eds.), *Evolution of Hydrothermal Ecosystems on Earth (and Mars?)*. John Wiley, Chichester, p. 150–173.
- Calvo, J.O., Engelland, S., Heredia, S. E., y Salgado, L. 1997. First record of dinosaur eggshells (?Sauropoda–Megaloolithidae) from Neuquén, Patagonia, Argentina. *Gaia* 14: 23–32.
- Campbell, K.A. 2006. Hydrocarbon seep and hydrothermal vent paleoenvironments and paleontology: Past developments and future research directions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232: 362–407.
- Campbell, K.A., Rodgers, K.A., Brotheridge, J.M.A. y Browne, P.R.L. 2002. An unusual modern silica–carbonate sinter from Pavlova spring, Ngatamariki, New Zealand. *Sedimentology* 49: 835–854.
- Carroll, S., Mroczek, E., Alai, M. y Ebert, M. 1998. Amorphous silica precipitation (60 to 120 °C): Comparison of laboratory and field rates. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 62: 1379–1396.
- Carson, G.A. 1991. Silicification of fossils. En: P.A. Allison y D.E.G. Briggs (Eds.), *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*. Plenum Press, Nueva York, p. 456–499.
- Chang, K.H. y Park, S.O. 2008. Early Cretaceous tectonism and diatoms in Korea. *Acta Geologica Sinica* 82: 1179–1184.
- Channing, A. y Edwards, D. 2004. Experimental taphonomy: silicification of plants in Yellowstone hot spring environments. *Transactions of the Royal Society Edinburgh, Earth Sciences* 94: 503–21.
- Channing, A. y Edwards, D. 2009. Silicification of higher plants in geothermally influenced wetlands: Yellowstone as a Lower Devonian Rhynie analog. *Palaos* 24: 505–521.
- Channing, A. y Wujek, D.E. 2010. Preservation of protists within decaying plants from geothermally influenced wetlands of Yellowstone National Park, Wyoming, United States. *Palaos* 25: 347–355.
- Channing, A., Schweitzer, M.H., Horner, J.R. y McEneaney, T. 2004. A silicified bird from Quaternary hot spring deposits. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 905–911.
- Channing, A., Zamuner, A.B. y Zúñiga, A. 2007. A new Middle–Late Jurassic flora and hot spring chert deposit from the Deseado Massif, Santa Cruz province, Argentina. *Geological Magazine* 144: 401–411.
- Chardon, E.E., Livens, F.R. y Vaughan, D.J. 2006. Reactions of feldspar surfaces with aqueous solutions. *Earth-Science Reviews* 78: 1–26.
- Chiappe, L.M., Coria, R.A., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A. y Fox, M. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396: 258–262.
- Chiappe, L.M., Jackson, F., Coria, R.A. y Dingus, L. 2005. Nesting titanosaurs from Auca Mahuevo and adjacent sites: understanding sauropod reproductive behavior and embryonic development. En: K.A. Curry Rogers y J.A. Wilson (Eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley, p. 285–302.
- Clayburn, J.K., Smith, D.L. y Hayward, J.L. 2004. Taphonomic effects of pH and temperature on extant avian dinosaur eggshell. *Palaos* 19: 170–177.
- Cousin, R. y Breton, G. 2000. A precise and complete excavation is necessary to demonstrate a dinosaur clutch structure. *First International Symposium on Dinosaur Eggs and Babies, Extended Abstracts*, p. 31–42.
- Deeming, D.C. 2006. Ultrastructural and functional morphology of eggshells supports the idea that dinosaur eggs were incubated buried in a substrate. *Palaontology* 49: 171–185.
- Deer, W.W., Howie, R.A. y Zussman, J. 1996. *An introduction to the rock-forming minerals, 2nd edition*. Prentice Hall, Upper Saddle River, p. 712 p.
- Dupraz, C., Reid, R.P., Braissant, O., Decho, A.W., Norman, R.S. y Visscher, P.T. 2009. Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats.

- Earth-Science Reviews* 96: 141–162.
- Fernández López, S.R. 2000. *Temas de Tafonomía*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, 167 p.
- Ferris, F.G., Fyfe, W.S. y Beveridge, T.J. 1988. Metallic ion binding by *Bacillus subtilis*: implications for the fossilization of microorganisms. *Geology* 16: 149–152.
- Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G., Alasino, P.H. y Argañaraz, E. 2012. The geology and palaeoecology of the newly discovered Cretaceous neosauropod hydrothermal nesting site in Sanagasta (Los Llanos Formation), La Rioja, northwest Argentina. *Cretaceous Research* 35: 94–117.
- Fiorelli, L.E., Grellet-Tinner, G., Argañaraz, E., Larrovere, M.A., Chornogubsky, L., Torrens, J. y Hechenleitner, M. 2011. Record of the first Cretaceous continental fauna from La Rioja Province, Northwestern Argentina: geo-paleontological implications. *Lateinamerika-Kolloquium 2011, Abstracts and Program*, p. 83.
- Grellet-Tinner, G. 2005. Membrana testacea of titanosaurid dinosaur eggs from Auca Mahuevo (Argentina): implications for the exceptional preservation of soft tissue in Lagerstätten. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 99–106.
- Grellet-Tinner, G. y Fiorelli, L.E. 2010. A new Argentinean nesting site showing neosauropod dinosaur reproduction in a Cretaceous hydrothermal environment. *Nature Communications* 1:32. doi: 10.1038/ncomms1031.
- Grellet-Tinner, G., Chiappe, L. y Coria, R. 2004. Eggs of titanosaurid sauropods from the Upper Cretaceous of Auca Mahuevo (Argentina). *Canadian Journal of Earth Sciences* 41: 949–960.
- Grellet-Tinner, G., Chiappe, L.M., Norell, M. y Bortjer, D. 2006. Dinosaur eggs and nesting behaviors: A paleobiological investigation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232: 294–321.
- Grellet-Tinner, G., Corsetti, F. y Buscalioni, A. 2010. The importance of microscopic examinations of eggshells: discrimination of bioalteration and diagenetic overprints from biological features. *Journal of Iberian Geology* 36: 181–192.
- Grellet-tinner, G., Fiorelli, L.E. y Salvador, R.B. 2012. Water vapor conductance of the Lower Cretaceous dinosaurian eggs from Sanagasta, La Rioja, Argentina – paleobiological and paleoecological implications for South American faveololithid and megalolithid eggs. *Palaio* 27: 35–47.
- Guidry, S.A. y Chafetz, H.S. 2003. Anatomy of siliceous hot springs: examples from Yellowstone National Park, Wyoming, USA. *Sedimentary Geology* 157: 71–106.
- Harwood, D.M., Chang, K.H. y Nikolaev, V.A., 2004. Late Jurassic to earliest Cretaceous diatoms from Jangsong Synthem, Southern Korea: evidence for a terrestrial origin. En: Witkowski, A., Radziejewska, T., Wawrzyniak-Wydowska, B., Daniszewska-Kowalczyk, G. & Bak, M. (Eds.), *18th International Diatom Symposium* (Miedzyzdroje), Abstracts, p. 81.
- Hayward, J.L., Dickson, K.M., Gamble, S.R., Owen, A.W. y Owen, K.C. 2011. Eggshell taphonomy: environmental effects on fragment orientation. *Historical Biology* 23: 5–13.
- Hincke, M.T., Wellman-Lanadie, O., McKee, M.D., Gautron, J., Nys, Y. y Mann, K. 2008. Biosynthesis and structural assembly of eggshell components. En: M. Yoshinori (Ed.), *Egg bioscience and biotechnology*. Wiley-Interscience, Hoboken, p. 97–128.
- Holz, M. y Simões, M.G. 2005. Taphonomy – Overview of main concepts and applications to sequence stratigraphic analysis. En: E. Koutsoukos (Ed.), *Applied Stratigraphy*. Springer-Verlag, Nueva York, Berlin, Heidelberg, p. 249–278.
- Immenhauser, A. 2009. Phreatic cave calcites – archives of two realms. *Geology Today* 25: 29–33.
- Jones, B. y Renaut, R.W. 2007. Selective mineralization of microbes in Fe-rich precipitates (jarosite, hydrous ferric oxides) from acid hot springs in the Waiotapu geothermal area, North Island, New Zealand. *Sedimentary Geology* 194: 77–98.
- Jones, B., Renaut, R.W. y Rosen, M.R. 2001. Taphonomy of silicified filamentous microbes in modern geothermal sinters – implications for identification. *Palaio* 16: 580–592.
- Jones, B., Renaut, R.W. y Rosen, M.R. 2003. Silicified microbes in a geyser mound: the enigma of low-temperature cyanobacteria in a high-temperature setting. *Palaio* 18: 87–109.
- Kidwell, S.M. y Behrensmeyer, A.K. 1993. Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages. En: S.M. Kidwell y A.K. Behrensmeyer (Eds.), *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages. Paleontological Society Short Courses in Paleontology* 6: 1–8.
- Kidwell, S.M., Fürsich, F.T. y Aigner, T. 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaio* 1: 228–238.
- Konhauser, K.O. 2007. *Introduction to geomicrobiology*. Blackwell Science: 425 pp.
- Konhauser, K.O., Jones, B., Phoenix, V.R., Ferris, F.G. y Renaut, R.W. 2004. The microbial role in hot spring silicification. *Ambio* 33: 552–558.
- Konhauser, K.O., Jones, B., Reysenbach, A.L. y Renaut, R.W. 2003. Hot spring sinters: Keys to understanding Earth's earliest life forms. *Canadian Journal of Earth Science* 40: 1713–1724.
- Konhauser, K.O., Phoenix, V.R., Bottrell, S.H., Adams, D.G. y Head, I.M. 2001. Microbialsilica interactions in Icelandic hot spring sinter: possible analogues for some Precambrian siliceous stromatolites. *Sedimentology* 48: 415–433.
- Konhauser, K.O., Phoenix, V.R., Lalonde, S.V. 2008. Bacterial biomineralization: Where to from here? *Geobiology* 6: 298–302.
- Liang, X., Wen, S., Yang, D., Zhou, S. y Wu, S. 2009. Dinosaur eggs and dinosaur egg-bearing deposits (Upper Cretaceous) of Henan Province, China: Occurrences, palaeoenvironments, taphonomy and preservation. *Progress in Natural Science* 19: 1587–1601.
- Liebig, K. 2003. Bacteria. En: D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (Eds.), *Paleobiology II*. Blackwell Publishing, Oxford, p. 253–256.
- Löbels, S., Bense, F.J., Wemmer, K., Dunkl, I., Costa, C.H., Layer, P. y Siegesmund, S. 2011. Exhumation and uplift of the Sierras Pampeanas: preliminary implications from K–Ar fault gouge dating and low-T thermochronology in the Sierra de Comechingones (Argentina). *International Journal of Earth Science* 100: 671–694.
- Lynne, B.Y., Campbell, K.A., Moore, J.M., Browne, P.R.L. 2005. Diagenesis of 1900-year-old siliceous sinter (opal-A to quartz) at Opal Mound, Roosevelt Hot Springs, Utah, U.S.A. *Sedimentary Geology* 179: 249–278.
- Martin, R.E. 1999. *Taphonomy: A process approach*. Cambridge University Press, Cambridge, 508 p.
- Moulin, M., Aslanian, D. y Unternehr, P. 2010. A new starting point for the South and Equatorial Atlantic Ocean. *Earth-Science Reviews* 98: 1–37.
- Mutti, D., Tourn, S., Caccaglio, O., Herrmann, C., Geuna, S., Di Marco, A. y González Chiozza, S. 2005. Evolución metalogenética de las Sierras Pampeanas de Córdoba y sur de Santiago del Estero: Ciclos famatiniano, gondwánico y andino. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60: 467–485.
- Noto, C.R. 2010. Hierarchical control of terrestrial vertebrate taphonomy over space and time: discussion of mechanisms and implications for vertebrate paleobiology. En: P.A. Allison y D.J. Bortjer (Eds.), *Taphonomy: Process and bias through time (2nd edition)*, Topics in Geobiology. Springer-Verlag, Nueva York, Berlin, Heidelberg, p. 287–336.
- Nys, Y., Gautron, J., García-Ruiz, J.M. y Hincke, M.T. 2004. Avian eggshell mineralization: biochemical and functional characterization of matrix proteins. *Comptes Rendus Palevol* 3: 549–562.
- Pentecost, A. 2005. *Travertine*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 446 pp.
- Pettijohn, F.J., Potter, P.E. y Siever, R. 1987. *Sand and Sandstone*, (2nd Ed.). Springer-Verlag, Nueva York, Berlin, Heidelberg, 553 p.
- Phoenix, V.R. y Konhauser, K.O. 2008. Benefits of bacterial biomineralization. *Geobiology* 6: 303–308.
- Pirajno, F. 2009. *Hydrothermal Processes and Mineral Systems*. Springer-Verlag, Nueva York, Berlin, Heidelberg, 1250 p.
- Pollentier, C.D., Kenow, K.P. y Meyer, M.W. 2007. Common Loon (*Gavia*

- immer*) eggshell thickness and egg volume vary with acidity of nest lake in northern Wisconsin. *Waterbirds* 30: 367–374.
- Poulsen, C.J., Gendaszek, A.S. y Jacob, R.L. 2003. Did the rifting of the Atlantic Ocean cause the Cretaceous thermal maximum? *Geology* 31: 115–118.
- Raff, E.C., Schollaert, K.L., Nelson, D.E., Donoghue, P.C.J., Thomas, C.W., Turner, F.R., Stein, B.D., Dong, X., Bengtson, S., Hultgren, T., Starnpanoni, M., Chongyu, Y. y Raff, R.A. 2008. Embryo fossilization is a biological process mediated by microbial biofilms. *Proceedings of the National Academy of Science* 105(49): 19360–19365.
- Rainey, D.K. y Jones, B. 2010. Preferential soft-tissue preservation in the Hot Creek carbonate spring deposit, British Columbia, Canada. *Sedimentary Geology* 227: 20–36.
- Ramos, V.A. 2010. The tectonic regime along the Andes: Present-day and Mesozoic regimes. *Geological Journal* 45: 2–25.
- Reysenbach, A.L. y Cady, S.L. 2001. Microbiology of ancient and modern hydrothermal systems. *TRENDS in Microbiology* 9: 79–86.
- Rogers, R.R. 1993. Systematic patterns of time-averaging in the terrestrial vertebrate record: a Cretaceous case study. En: S.M. Kidwell y A.K. Behrensmeyer (Eds.), *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages*. *Paleontological Society Short Courses in Paleontology* 6: 228–249.
- Rose, M.L.H. y Hincke, M.T. 2009. Protein constituents of the eggshell: eggshell-specific matrix proteins. *Cellular and Molecular Life Sciences* 66: 2707–2719.
- Salgado, L., Coria, R., Magalhaes Ribeiro, C.M., Garrido, A., Rogers, R., Simón, M.E., Arcucci, A.B., Curry Rogers, K., Carabajal, A.P., Apesteguía, S., Fernández, M., García, R. 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., Magalhães Ribeiro, C.M., García, R.A. y Fernández, M.S. 2009. Late Cretaceous Megaloolithid eggs from Salitral de Santa Rosa (Río Negro, Patagonia, Argentina): inferences on the titanosaurian reproductive biology. *Ameghiniana* 46: 605–620.
- Sander, P.M., Christian, A., Clauss, M., Fechner, R., Gee, C.T., Griebeler, E.M., Gunga, H.C., Hummel, J., Mallison, H., Perry, S.F., Preuschoft, H., Rauhut, O.W.M., Remes, K., Tütken, T., Wings, O. y Witzel, O. 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews* 86: 117–155.
- Sander, P.M., Peitz, C., Jackson, F.D. y Chiappe, L.M. 2008. Upper Cretaceous titanosaur nesting sites and their implications for sauropod dinosaur reproductive biology. *Palaeontographica A* 284: 69–107.
- Schintie, R., Campbell, K.A. y Browne, P.R.L. 2007. Microfacies of stromatolitic sinter from acid-sulphatechloride springs at Parariki Stream, Rotokawa Geothermal Field, New Zealand. *Palaeontologia Electronica* 10 4A: 33 p.
- Scholle, P.A. y Ulmer-Scholle, D.S. 2003. A color guide to the petrography of carbonate rocks: grains, textures, porosity, diagenesis. *American Association of Petroleum Geologists Memoir* 77: 1–471.
- Smith, D.L. y Hayward, J.L. 2010. Bacterial decomposition of avian eggshell: a taphonomic experiment. *Palaios* 25: 318–326.
- Smith, R.H. 1993. Vertebrate taphonomy of Late Permian floodplain deposits in the southwestern Karoo Basin of South America. *Palaios* 8: 45–67.
- StatSoft. *STATISTICA* 2000. Statistica: Stat Soft Inc. Owner Manual. Version 7.1 2006.
- Tauber, A.A. 2007. Primer yacimiento de huevos de dinosaurios (Cretácico Superior) de la provincia de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 44: 11–28.
- Trewin, N.H. 2001. The Rhynie Chert. En: D.E.G. Briggs y P. Crowther (Eds.), *Palaeobiology II*. Blackwell Science, Oxford, p. 342–346.
- Vila, B., Galobart, A., Oms, O., Poza, B. y Bravo, A.M. 2009. Assessing the nesting strategies of Late Cretaceous titanosaurs: 3-D clutch geometry from a new megaloolithid egg site. *Lethaia* 43: 197–208.
- Vila B., Jackson F.D., Fortuny J., Sellés A.G. y Galobart A. 2010. 3-D Modelling of megaloolithid clutches: insights about nest construction and dinosaur behaviour. *PLoS ONE* 5(5): e10362. doi:10.1371/journal.pone.0010362.
- Wright, V.P. 1992. A revised classification of limestones. *Sedimentary Geology* 76: 177–185.
- Zhao, Z.K. 1979. Discovery of the dinosaurian eggs and footprint from Neixiang County, Henan Province. *Vertebrata Palasiatica* 17: 304–309.
- Zhao, Z.K. y Ding, S.R. 1976. Discovery of the dinosaur eggs from Alashanzuoqi and its stratigraphical meaning. *Vertebrata Palasiatica* 14: 42–44.
- Zuzek, A.B. 1978. Descripción Geológica de la Hoja 18 f. Chamental, provincia de La Rioja. *Boletín del Servicio Geológico Nacional* 161: 1–34.

doi: 10.5710/AMGH.15.11.2012.523

Recibido: 30 de julio de 2011

Aceptado: 15 de noviembre de 2012