

Tafonomía de la Gran Hondonada (Formación Sarmiento, Edad-mamífero Mustersense, Eoceno Medio) Chubut, Argentina

Gerardo CLADERA¹, Eduardo RUIGOMEZ¹, Edgardo ORTIZ JAUREGUIZAR¹, Mariano BOND² y Guillermo LÓPEZ²

Abstract. TAPHONOMY OF THE "GRAN HONDONADA" (SARMIENTO FORMATION, MUSTERSAN "LAND-MAMMAL AGE", MIDDLE EOCENE), CHUBUT, ARGENTINA. The fossil remains of the mammal deposit known as the "Gran Hondonada" (Sarmiento Fm., Mustersan "land-mammal age") were found in sediments of fluvial channels, disjointed, without transport evidence, and chaotically deposited. The taphonomic study was made on 1539 remains, 65% of which were determined. Most of the fossil remains correspond to Isotemnidae (*Periphragnis* and *Rhyphodon*) and Archaeohyracidae (*Pseudhyrax*) Notoungulata. The calculated total minimum number of individuals (MNI) was 256, most of them assigned to young adults and adults. The fossil remains do not present evidences of long aerial exposition during the first biostratigraphic stage. This fact allowed excellent preservation conditions. Before the incorporation of the skeletons to the fluvial channel, they would have remained in areas closer to the channel until their disarticulation. The geometric study of the bones shows a selection toward cylindrical and spherical forms, but without abrasion marks. On the basis of the taphonomic data, we can conclude that there was a relation of coexistence among fossil associations. This relation yields an autochthonous fossil deposit with transport from closer areas, and without the bones leaving their production area. Also, there exist strong evidences (i.e., non selective mortality; a high MNI; and a high sedimentation rate) to conclude that this fossil accumulation was due to a catastrophic event, occurred during a short time interval.

Resumen. Los restos de mamíferos del yacimiento fósil de la Gran Hondonada (Formación Sarmiento, "Edad-mamífero" Mustersense), fueron hallados en depósitos de canal fluvial, desarticulados, con escasas evidencias de transporte y distribuidos en forma caótica. El estudio tafonómico fue realizado sobre 1.539 piezas, de las cuales se identificó taxonómicamente el 65%. La mayoría de los restos corresponden a Notoungulata Isotemnidae (*Periphragnis* y *Rhyphodon*) y Archaeohyracidae (*Pseudhyrax*). El número mínimo de individuos (NMI) total calculado fue de 256, en su mayoría adultos juveniles y adultos. Los restos óseos no presentan evidencias de exposición aérea prolongada, lo cual favoreció una excelente preservación. Las carcasas habrían permanecido en descomposición en zonas cercanas al canal fluvial hasta su desarticulación, incorporándose posteriormente al canal. El análisis geométrico de los restos indica una selección hacia las formas cilíndricas y esféricas, sin marcas de abrasión. Sobre la base de los datos tafonómicos puede concluirse que existirían relaciones de coexistencia entre las asociaciones faunísticas, formándose un yacimiento autóctono con transporte desde áreas cercanas sin que los restos salieran del área de producción. Asimismo, existen fuertes evidencias (i.e., mortalidad no selectiva, alto NMI y alta tasa de sedimentación) que permiten concluir que la concentración de restos obedeció a un evento catastrófico, ocurrido en un corto intervalo temporal.

Key words. Taphonomy. Mammals. Eocene. Gran Hondonada. Patagonia.

Palabras clave. Tafonomía. Mamíferos. Eoceno. Gran Hondonada. Patagonia.

Introducción

Las tobas que forman los estratos de la Formación Sarmiento (Spalletti y Mazzoni, 1979; Mazzoni,

1985a) o Grupo Sarmiento (Simpson, 1941; Pascual y Odreman Rivas, 1971, 1973; Andreis, 1977; Spalletti y Mazzoni, 1977) tuvieron su origen en efusiones volcánicas ocurridas durante el intervalo temporal comprendido entre el Eoceno y el Mioceno. Sus depósitos, que constituyen las mayores acumulaciones piroclásticas del Cenozoico argentino (Mazzoni, 1985a; Franchi y Nullo, 1986) son particularmente ricos en mamíferos terrestres, a partir de los cuales han podido reconocerse cuatro "edades-mamífero" (SAL-MAs): Casamayorensis, Mustersense, Deseadense y Colhuehuapense (Pascual, 1970; Pascual y Odreman

¹Museo Paleontológico "Egidio Feruglio", Fontana 140, U9100GYO Trelew, Argentina.

gcladera@mef.org.ar; eruigomez@mef.org.ar; eortiz@mef.org.ar

²División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Paseo del Bosque s/nº, 1900 La Plata, Argentina.

mbond@museo.fcny.unlp.edu.ar; glopez@museo.fcny.unlp.edu.ar

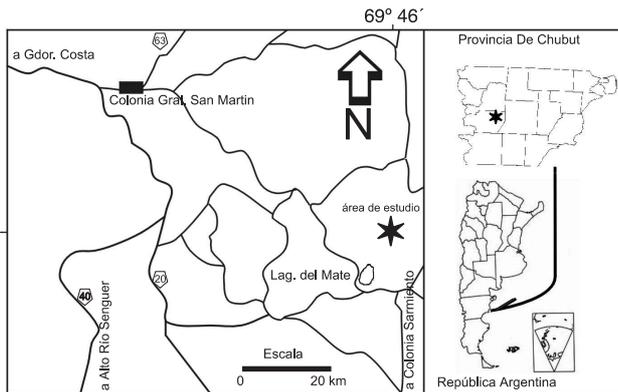


Figura 1. Mapa de ubicación de la Gran Hondonada/ *Gran Hondonada location map*.

Rivas, 1973; Marshall *et al.*, 1983; Pascual *et al.*, 1996, 2002).

En el caso particular de la SALMA Mustersense (Eoceno Superior) los sedimentos portadores provienen de la Gran Barranca, cerro Blanco, cerro del Humo, laguna del Mate y la Gran Hondonada (véase también Simpson, 1948; Odreman Rivas, 1978; Andreis, 1972). Las capas de esta SALMA presentan una distribución areal restringida, apareciendo usualmente como depósitos de canales locales que frecuentemente cortan a las sedimentitas asignadas a la subedad Barranquense (Eoceno Medio; véase Kay *et al.*, 1999) de la SALMA Casamayorenses (Eoceno Inferior a Medio). Movimientos tectónicos del terreno, cambios en el nivel base y posterior erosión del mismo, fueron probablemente los responsables de que los sedimentos mustersenses fuesen removidos o directamente no depositados, por lo que las capas deseádenses (Oligoceno) apoyan directamente sobre las casamayorenses en la mayor parte de las localidades donde puede reconocerse la Formación Sarmiento (Simpson, 1940).

La Gran Hondonada, también conocida como El Pozón (Odreman Rivas, 1978) se halla ubicada en el Departamento de Tehuelches, provincia del Chubut (S 44° 20' 49", O 69° 46' 57"; figuras 1-2). De esta localidad se han extraído abundantes restos de mamíferos que fueron estudiados inicialmente por Odreman Rivas (1978), quien produjo una lista faunística preliminar de la localidad, describió una nueva especie de Polydolopidae (Marsupialia) y realizó un esquema de la sección sedimentaria. En la actualidad, la fauna de esta localidad está siendo estudiada con mayor detalle como parte de la tesis doctoral de uno de los autores (M. Bond).

Una de las características más notables de la Gran Hondonada es la extraordinaria concentración de restos de mamíferos allí depositados. Con la excepción de las acumulaciones de peces, los yacimientos de asfaltitas o los kársticos, las grandes concentraciones de vertebrados no son comunes en los ambientes continentales. Otra de las formas en que se generan grandes acumulaciones son las ocurridas por mortandad en masa, *i.e.*, un proceso de mortalidad instantánea que deja como resultado una elevada concentración de restos fósiles (Turnbull y Martill, 1988). Finalmente, otro tipo de grandes acumulaciones pueden ser atribuidas a procesos de redepositación (Behrensmeier, 1978) o reelaboración (Fernández López, 2000) debido al desenterramiento, desplazamiento y posterior acumulación.

Diferenciar estos procesos es de suma importancia para poder interpretar la génesis de un yacimiento fosilífero y a su vez para poder obtener información acerca de cuestiones tales como el hábitat, la estructura de la comunidad, o el comportamiento de sus integrantes. Por estos motivos el objetivo de este trabajo es realizar un estudio tafonómico detallado de la asociación recuperada en la Gran Hondonada, a fin de comprender la dinámica de los procesos bioestratigráficos y fosildiagnéticos de este notable yacimiento fosilífero.



Figura 2. Vista de la Formación Sarmiento y del yacimiento fosilífero / *Sarmiento Formation and fossiliferous deposit view*.

Tabla 1. Lista de los materiales de la Gran Hondonada pertenecientes al Museo Paleontológico Egidio Feruglio (MPEF) y al Museo de Ciencias Naturales, La Plata (MLP)/ *List of the material from the Gran Hondonada belonging to Paleontologic Museum Egidio Feruglio (MPEF) and to the Natural Sciences Museum, La Plata (MLP).*

SQUAMATA		Trigonostylopidae	
Boiidae ?	Boiidae? indet.		<i>Trigonostylops</i> sp.
CROCODYLIA		NOTOUNGULATA	
Sebecidae	Sebecidae indet.	Typotheria	
		Archaeohyracidae	<i>Pseudhyrax eutrachytheroides</i> (X) <i>Pseudhyrax strangulatus</i> (X) <i>Pseudhyrax</i> sp. <i>?Eohyrax</i> sp. (X)
GRUIFORMES (=RALLIFORMES)		Archaeopithecidae	<i>Archaeopithecus?</i> sp. nov. (N)
Cariamidae			
Psilopterinae	Psilopterinae indet.	Interatheriidae	
Phorusrhacidae	cf. <i>Phorusrhacos</i> aff. <i>longissimus</i>	Notopithecinae	<i>Notopithecus</i> sp. <i>Guilielmoscottia</i> sp.
SPARASSODONTA		Oldfieldthomasiidae	<i>Tsamnichoria</i> (X)
Borhyaenidae	<i>Plesiofelis schlosseri</i> <i>Procladosictis</i> sp. (X)	Toxodontia	
		Isotemnidae	cf. <i>Edvardocopeia</i> (N) <i>Periphragnis harmeri</i> (X) <i>Periphragnis</i> aff. <i>exauctus</i> (X) <i>Periphragnis</i> sp. <i>Rhyphodon lankesteri</i> (X) <i>Rhyphodon</i> sp. <i>Distylophorus</i> (X)
POLYDOLOPOMORPHIA		Notohippidae	<i>Puelia sigma</i> (X) <i>Puelia plicata</i> (X) <i>Puelia coarctatus</i> (X) <i>Puelia</i> sp.
Polydolopidae	<i>Hondonadia feruglioi</i> (N) <i>Polydolops mayoi</i>	Notioprogonia	
XENARTHRA		Henricosborniidae	Henricosborniidae indet. (N)
Cingulata		Notostylopidae	<i>Otronia muehlbergi</i> (X) <i>Otronia</i> sp.
Dasypodidae	<i>Machlydotherium</i> sp.(X)(N) <i>Pseudeutatus</i> sp. (X)(N) <i>Meteutatus</i> (X)	cf Otronia	
		Notoungulata indet.	cf. <i>Trilobodon</i> (N)
CONDYLARTHRA			
Didolodontidae	<i>Decaconus lanciformis</i> (N) <i>Xesmodon</i> sp. (X)		
LITOPTERNA			
Lopholipterna			
Adiantidae	Adiantidae indet. (N)		
Macraucheniidae			
Polymorphinae	<i>Polymorphis lechei</i> (N)		
Protheroetheriidae	<i>Heteroglyphis</i> (X) <i>Polyacrodon</i> (X)		
ASTRAPOTHERIA			
Astrapotheriidae	<i>Astraponotus</i> sp.		

A esta lista no se adicionó un Cramaucheniinae dudoso (MPEF-PV 1045).

N= nuevo en la lista

X= no presente en materiales analizados, por pertenecer a las colecciones del MLP

Antecedentes

Taxonómicos y biocronológicos

La fauna de la Gran Hondonada está integrada por reptiles, aves y mamíferos. Estos últimos están representados por marsupiales, xenartros y diversos grupos de "ungulados" sudamericanos (tabla 1). La presencia de fósiles-guía como *Plesiofelis*, *Pseudeutatus*, *Xesmodon*, *Astraponotus*, *Rhyphodon* o *Periphragnis*, entre otros, ha permitido asignar esta fau-

na a la SALMA Mustersense (véase Marshall *et al.*, 1983).

Los mamíferos mustersenses guardan mayor relación con aquéllos de la inmediatamente precedente SALMA Casamayorensis (en particular con los de la subedad Barranquense; véase Cifelli, 1985; Kay *et al.*, 1999) que con aquéllos de edades posteriores (véase Ortiz Jaureguizar, 1986; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996). Por otra parte debemos recordar que la faunas mustersenses en el sentido tradicional de Simpson (1948, 1967) y Marshall *et al.*

en los restos asignados a *Periphragnis*, *Pseudhyrax*, *Puelia*, *Rhyphodon* y *Astraponotus* dado que al presentar un NMI y NEIT elevado, son los únicos que posibilitan realizar inferencias paleoecológicas confiables.

La orientación (dato de campo) "corresponde a la desviación en grados con respecto al norte geográfico (una vez corregida la declinación) de la proyección en el plano horizontal (que en este caso coincide con el plano de estratificación) del hueso correspondiente. Esta medida se tomó en aquellos elementos que presentaban una de sus dimensiones claramente predominante, considerando el extremo cuya cota topográfica es menor" (Alcalá, 1994). El dato de inclinación (entre 0° y 90°) fue tomado con respecto a la horizontal ya que los estratos se encuentran subhorizontales.

Las determinaciones anatómica y taxonómica (datos de gabinete) se realizaron sobre la base de la comparación del material con piezas homólogas de taxones conocidos. Con la finalidad de determinar el grado de fragmentación (dato de gabinete), para cada elemento óseo se establecieron dos variables: número de roturas y tipo de rotura (Alcalá, 1994). En ambos casos se establecieron cuatro categorías, desde elementos enteros a fracturas múltiples (>2), siendo 0, 1, 2 y >2 para el número y, para el del tipo de fracturas: elemento entero, elemento con una o varias roturas transversales a su dimensión máxima, elemento con una o más roturas oblicuas a su dimensión máxima, y elemento con una o más roturas longitudinales a su dimensión máxima (fracturas longitudinales).

El grado de desarticulación (dato de campo) se estableció a partir de dos categorías: elementos en conexión anatómica y elementos sin conexión anatómica.

La forma geométrica (dato de gabinete) se estableció a partir de la medición de los tres ejes axiales (a= dimensión máxima; b= dimensión media y c= dimensión menor) e ingresados en el diagrama de Frostick y Reid (1983). En este diagrama se pudo comparar la selección por transporte entre formas geométricas simples: esféricas, prismas (rectangular alargado o plano), cilíndricas y cónicas.

El grado de abrasión (dato de gabinete) mide la suavización de las aristas y los vértices de los huesos (Shipman *et al.*, 1981) cuyo final hipotético sería la pérdida de toda irregularidad superficial y/o la adquisición de una forma esférica. Este indicador se estableció a partir del reconocimiento de tres categorías: 1) hueso intacto; 2) hueso redondeado; 3) hueso pulido.

El grado de meteorización (dato de gabinete) evalúa el proceso por el cual los componentes originales de los huesos se separan entre sí y son destruidos por agentes físicos y químicos que actúan sobre los mis-

mos *in situ*, tanto en la superficie del terreno como en subsuelo (Behrensmeyer, 1978). Siguiendo a esta misma autora y a Alcalá (1994), se reconocieron tres categorías: 1) hueso intacto; 2) hueso con pérdida de materia ósea superficial; 3) hueso con pérdida de materia ósea profunda. La diferencia entre las dos últimas categorías se establece en función del grado de pérdida de las capas compacta (externa) y esponjosa (profunda) de los huesos.

El número de elementos identificados por taxón o NEIT (dato de gabinete) es el número de huesos o de fragmentos de hueso de una asociación que puede ser asignado a un taxón determinado. Por su parte, el número mínimo de individuos o NMI (dato de gabinete) es el número de individuos necesario para aportar todos los huesos identificados en la asociación. El NMI nunca puede superar al NEIT (véase Badgley, 1986; Alcalá, 1994). Siguiendo a Lyman (1994) dado el elevado NEIT obtenido, el NMI sólo fue calculado para las especies más abundantes en el yacimiento. En nuestro caso, la determinación del número mínimo de individuos (NMI) se estableció en base al mayor número de elementos anatómicos representados. Este método fue aplicado para cada uno de los taxones presentes. En la mayoría de los casos se estableció sobre la base de los dientes m3 izquierdo. Estableciendo el NMI también podemos cuantificar la abundancia relativa de los taxones y hasta el momento no existe un criterio uniforme de cómo debe ser calculado el NMI (Alcalá, 1994).

A partir del NMI se realizó un estudio del estadio de desarrollo de los individuos.

La edad de los ejemplares (dato de gabinete) se ha establecido tomando en consideración los dientes yugales, reconociéndose cuatro categorías indicativas: juveniles (con dentición decidua - sin presencia de molares permanentes); adultos jóvenes (con molares permanentes en proceso de eclosión, incluyendo piezas que, aunque con un leve desgaste en los molares permanentes anteriores, presenten los M3 y m3 sin desgaste); adultos (dentición con un desgaste medio en todos sus molares); y seniles (dentición con un marcado grado de desgaste). Con este estudio básicamente se trata de averiguar qué sectores de la población están representados. En caso de una mortandad pasiva o "normal" el histograma basado en el desarrollo de los individuos presenta dos modas bien definidas en las edades juveniles y seniles (Lyman, 1994).

Finalmente se comparó la propuesta experimental de Voorhies (1969), con los resultados obtenidos y de esta manera se analizó la susceptibilidad al transporte de los restos óseos.

Más detalles acerca de la metodología tafonómica empleada pueden hallarse en Behrensmeyer (1978), Alcalá (1994) y Lyman (1994).

Geología

Procesos sedimentarios

La Formación Sarmiento se caracteriza por presentar una litología piroclástica primaria o reelaborada (Andreis, 1977; Spalletti y Mazzoni 1977, 1979). En la Gran Hondonada (figura 1), su espesor es de aproximadamente 45 m (figura 3). Su base no está expuesta (figura 2.A) y el techo se encuentra coronado por un basalto de 5 m de espesor. El afloramiento se ubica en una depresión y lateralmente se encuentra cubierto por rodados y derrubio de basaltos (figura 2.A).

Los procesos sedimentarios dominantes son los subáereos y subácueos. Los depósitos subáereos se caracterizan por presentar una litología friable de piropsamitas finas a pirolimolitas macizas o con pobre estratificación. Los colores predominantes son los claros, desde blanco hasta rosado o levemente ocre (10 YR 7/4). El espesor de estos estratos tabulares en ocasiones es muy difícil de determinar debido a la homogeneidad de la litología, pero en general varía desde unos pocos centímetros hasta 1,50 m. El contacto entre los estratos es plano o levemente ondulado, presentándose en el tope procesos de edafización o una bioturbación del tipo endichnia, en ocasiones muy intensa.

Los paleosuelos, formados a partir de material piroclástico (tobas), exhiben un pobre desarrollo en razón del escaso espesor y horizontación (diferenciación de horizontes), débil alteración de minerales (preservación de trizas vítreas) y la estructura maciza. Su rasgo más destacado es la presencia de raíces axiales de hasta 10 cm de longitud y unos pocos milímetros de diámetro y nidos de escarabajos (comparables a *Coprinisphaera* sp.) *in situ* en niveles inferiores de los paleosuelos. Por ello, los mismos podrían corresponder a Inceptisoles ándicos o Andosoles (Retallack *et al.*, 2000; Retallack, 2001). En estos niveles, Odreman Rivas (1978) halló material organógeno de células de gramíneas.

En cuanto a las tobas, las mismas están compuestas por un alto porcentaje de trizas vítreas, seguidas de bentonita y en menor medida por montmorillonita, producto de la alteración del vidrio volcánico. La depositación subácuea está representada por tufopsefitas y tufopsamitas (figura 3). Las tufopsefitas son de color gris claro (10 YR 7/4) con un espesor que varía de 0,50 m hasta 1,50 m. Incluyen clastos intraformacionales (algunos de origen edáfico) redondeados a subredondeados, concentrados en la base y con un tamaño promedio que va desde los 3 hasta los 20 cm. También se observan bioclastos, que corresponden a nidos de escarabidos (Frenguelli, 1939). Las tufopsefitas gradan a tufop-

samitas medias sin estructura mecánica visible, aunque bioturbadas en el tope de la secuencia o con una pobre edafización.

El contacto basal de las tufopsefitas es difícil de diferenciar, pero se han encontrado superficies erosivas (diastemas) sobre tufopelitas (figura 3). No se diferencia estructura interna alguna y la geometría de los cuerpos es lenticular cóncava hacia arriba, con escasa continuidad lateral.

La ciclicidad entre la depositación subáerea y subácuea es la característica principal en el área de estudio y estos ciclos pueden variar desde 1 m hasta 4 m. El paso de ambiente fluvial al de llanura muchas veces es difuso, pero en algunos casos se puede determinar por la presencia de paleosuelos. En cambio el paso de llanura a fluvial se diferencia claramente por el contacto erosivo de estos últimos.

Con respecto al nivel fosilífero, éste se ubica en la sección basal del perfil en depósitos de un canal fluvial. Este canal tiene 1,30 m de espesor y 8 m largo, su geometría es claramente lenticular cuyos bordes presentan una abrupta pendiente evidenciando el carácter erosivo. Los depósitos de relleno del canal corresponden a una tufopsefita y la única estructura interna observable es la gradación normal. Los clastos son exclusivamente intraformacionales de hasta 20 cm bien redondeados y están asociados a los restos óseos (figura 6.A). El arreglo y contacto de los huesos con los clastos es totalmente caótico, ya que los huesos fueron depositados simultáneamente con los clastos y se los puede hallar tanto por encima como por debajo de los clastos y sin un patrón de orientación e inclinación definido. Con respecto a la matriz, la misma es tufopsamítica gruesa a media de color gris claro (10 YR 7/4).

El nivel fosilífero no presenta continuidad lateral debido a que la posición geométrica del lente con respecto al afloramiento es perpendicular, por lo tanto se estima que su continuidad se hallaría excavando hacia el interior del afloramiento.

Paleoambiente

Es muy probable que los canales se hayan desplazado por erosión lateral y por cortos trayectos, esto último evidenciado por la mala selección del material y el aspecto macizo del mismo. En este contexto, los arroyos efímeros y sinuosos transportaban el material suelto de las lluvias de cenizas, así como los bloques irregulares de tobas y tufopelitas de carácter semicohesivo que provenían de los derrumbes de los márgenes laterales de los canales. Este proceso se puede observar en muchos de los arroyos efímeros actuales de la Patagonia extraandina y provincia de Buenos Aires, donde luego de una lluvia torrencial intensa las paredes laterales de los mismos se de-

rrumban, incorporándose así parte de suelo al canal donde es redondeado *in situ* por la erosión del agua. Este tipo de cauce evidenciaría un paleorelieve suave con bajas pendientes.

Las llanuras estarían conformadas por la acumulación de cenizas volcánicas, producto de las erupciones volcánicas plinianas de gran magnitud localizadas al oeste en la región de la Cordillera Patagónica (Spalletti y Mazzoni, 1977; Mazzoni, 1985a). De acuerdo con Andreis *et al.* (1975), Andreis (1977) y Spalletti y Mazzoni (1977) el principal agente de transporte de estas cenizas fue el eólico, proponiendo un origen loésico (similar al Cuaternario de la región pampeana) para estos depósitos. El argumento para dicha interpretación se basa en la pobre estratificación, la porosidad y la textura limosa (en este caso tufolimolitas). Estas características depositacionales también se observan en el área de la Gran Hondonada.

Los modelos paleoclimáticos de Barron y Moore (1994) para el Eoceno - Oligoceno en el hemisferio sur proponen paleotemperaturas aproximadas a los 17° C. Andreis (1972) basándose en los nidos de escarabidos y la presencia de gramíneas estima una temperatura de 20° C para la Formación Sarmiento. A su vez, los datos sedimentológicos y paleoambientales permitieron a Spalletti y Mazzoni (1977) proponer condiciones climáticas cálidas templadas con estaciones húmedas y secas. En cercanías al área de trabajo, precisamente en la localidad de Laguna del Mate, Andreis (1972) interpreta condiciones climáticas templadas cálidas y áridas semiáridas. Trabajos recientes de Bellosi *et al.* (2001, 2002) referidos a la edad mustersense y basados en evidencias edáficas proponen un ambiente semiárido, pero como ellos aclaran las evidencias de la fauna (vertebrados e invertebrados), edáficas y la presencia de facies loésicas indicarían que durante la depositación de la Formación Sarmiento ésta habría sufrido un clima heterogéneo.

Los datos obtenidos por los autores antes mencionados son congruentes con los obtenidos para la localidad de la Gran Hondonada. En esta localidad el estudio paleoambiental indica que el clima habría tenido una marcada estacionalidad, donde alternan depósitos de río efímeros o pequeños cursos de agua con una vegetación arbórea en cercanías a los cuerpos de agua y zonas abiertas dominadas por una cubierta de gramíneas. El desarrollo de áreas abiertas estaría también corroborado por la presencia de nidos de escarabajos en los paleosuelos. Estos niveles son representantes de la icnofacies de *Coprinisphaera*, atribuida a ambientes dominados por vegetación herbácea con abundantes herbívoros (Genise *et al.*, 2000; Bellosi *et al.*, 2001). La reconstrucción del ambiente se puede observar en la figura 8, donde la ve-

getación se infiere a partir de una fauna mayoritariamente ramoneadora y hasta arborícola como es el caso de los marsupiales (Pascual *et al.*, 1996) y la presencia de material organógeno de gramíneas (Odreman Rivas, 1978).

Análisis tafonómico

Grado de meteorización

En su amplia mayoría (82 %), los restos fósiles estudiados no muestran señales de exposición o meteorización subaérea previa al enterramiento (tabla 2), dado que el material óseo compacto de la superficie (periostio), se presenta en excelente estado de conservación (figura 4.B).

El 16% sufrió la pérdida del material superficial, pero sin alcanzar el material óseo esponjoso (categoría 2). Sólo un 2 % presenta un grado 3, es decir, evidencia una estadía prolongada a la exposición solar y resedimentación tafonómica (Fernández López, 2000). Estos últimos restos fósiles habrían sufrido procesos anatáxicos diferentes y no pertenecerían al conjunto de huesos sin marcas, por lo que serán tratados en forma independiente en otro trabajo.

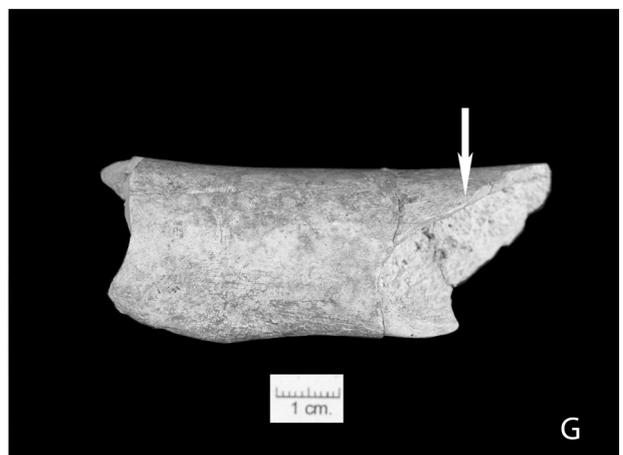
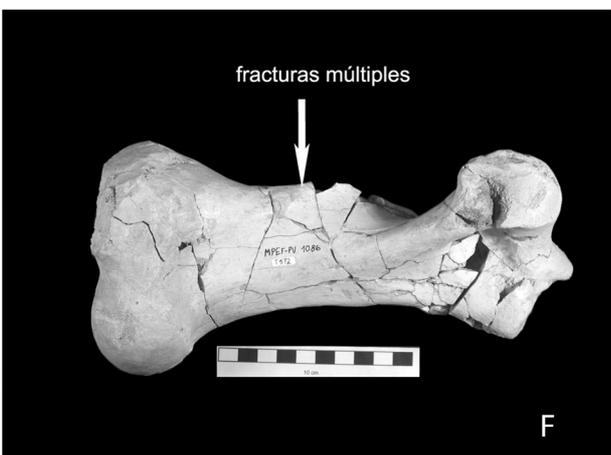
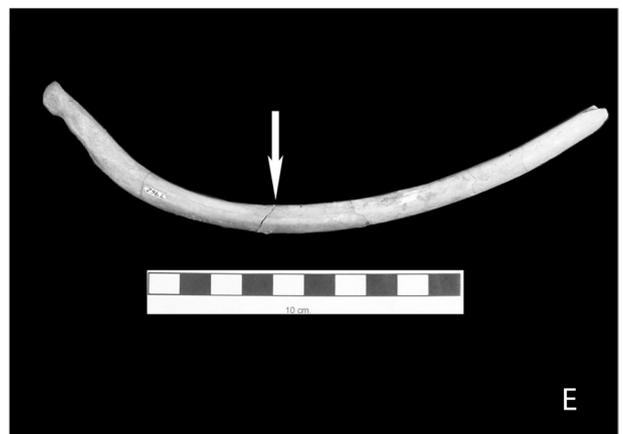
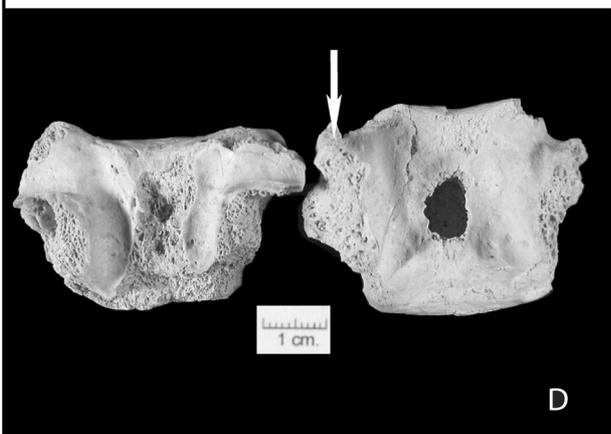
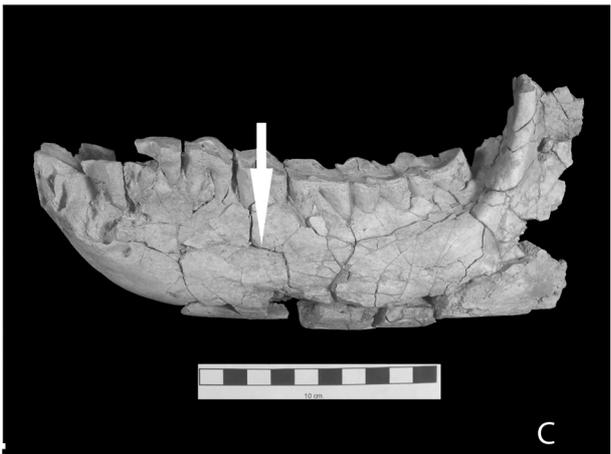
Debido a la exposición de los restos óseos en la superficie del yacimiento la meteorización actual es muy intensa (figura 4.C) y la pérdida de material de estos huesos se debe a la acción de las raíces actuales. Por su parte, los restos que se encuentran con una buena cubierta sedimentaria y no fueron alcanzados por las raíces, presentan un excelente estado de preservación.

Grado de abrasión

Como se observa en la tabla 2, la mayoría de los elementos fósiles (80 %) se encuentra intacta, es decir que no presenta signos de abrasión. El 14 % de los restos tiene una suave abrasión de las aristas y vértices, destacándose las escápulas y elementos del cráneo. El redondeamiento de las aristas en la mayoría

Tabla 2. Resultados de los estudios tafonómicos/*Results of the taphonomy studies.*

Sobre un total de 1539 piezas analizadas					
<i>Meteorización</i>					
1	2	3			
82%	16%	2%			
<i>Abarasión</i>					
1	2	3			
80%	14%	6%			
<i>Grado de fragmentación</i>					
Actual	Transversal	Longitudinal	Oblicua	Sin. frag.	Combinadas
61%	9%	3%	1%	20%	6%



de las piezas es poco perceptible dentro de la categoría 2 y podría deberse a dos causas: 1) procesos diagenéticos; 2) procesos de desgaste por el transporte (Alcalá, 1994). En cambio, los elementos del tarso y las escasas vértebras muestran un alto grado de abrasión, incluso con la pérdida de los arcos hemales en estas últimas (figura 4 .D).

Por otra parte, las marcas de punzamiento o lineaciones son escasas y se habrían generado por el impacto con otros objetos durante el transporte (Behrensmeyer *et al.*, 1989).

Grado de fragmentación

La gran mayoría de los restos fósiles (80%) presenta algún tipo de fractura (tabla 2), el 61% presenta fracturas múltiples por manipulación en el yacimiento. El resto de las fracturas son generalmente perpendiculares al eje mayor (figura 4.E) del hueso y obedecen a procesos ocurridos durante la etapa fosildiagenética (Fernández López y Fernández Jalvo, 2002). Si las fracturas hubiesen sido previas al enterramiento debería observarse entre las grietas un relleno sedimentario o bien podrían estar selladas por algún tipo de cemento diagenético (Merino Cristóbal, 2000). Las fracturas oblicuas o en espiral (figura 4.F) se encuentran en el 1% y existen controversias sobre el origen de este tipo de fracturas. Shipman *et al.* (1981) opinan que se producen antes que el hueso sea sepultado, es decir, cuando todavía no ha sufrido procesos diagenéticos. Estas fracturas estarían relacionadas con la acción de carnívoros, el transporte fluvial o el pisoteo. En cambio Behrensmeyer (1991) descarta que este tipo de fracturas se produzca por la acción fluvial.

Las fracturas longitudinales a la dirección máxima de los restos óseos sólo están presentes en el 3%. Este tipo de fractura estaría relacionado con la contracción del tejido del hueso durante la etapa bioestratinómica (Haynes, 1980; Alcalá, 1994). El bajo porcentaje de piezas con este tipo de fractura indica que en general los huesos tuvieron un breve período de exposición aérea.

Según la propuesta de Fernández López (1984) no existen indicios de reelaboración tafonómica ya que no se hallaron fragmentos de huesos largos con fracturas perpendiculares posteriores a los procesos diagenéticos, así como tampoco rellenos sedimentarios o geopetales.

Grado de desarticulación

Los restos óseos se encuentran en su mayoría disociados hallándose articulados sólo parte de un fémur y tibia, un cráneo y mandíbula de *Periphragnis* y una pelvis y un fémur de un Protheroitheriidae indicando que fueron transportados durante la descomposición. A su vez, la presencia de elementos articulados evidencia que no existió reelaboración tafonómica (Fernández López, 1984; Alcalá, 1994).

Se descarta una desarticulación por agentes biológicos como depredadores y carroñeros debido a la falta de marcas de depredación en los restos óseos. Por lo tanto la desarticulación se habría originado simplemente por la descomposición de las partes blandas y por un corto transporte.

Selección de forma

Como se observa en el gráfico (figura 5) existe una baja selección en las formas geométricas de los restos óseos. Esta selección podría deberse a un transporte o bien a una selección por acción biológica. Sin embargo, esta última se descarta ya que en ninguno de los elementos preservados se hallaron indicios de depredación o acción de carroñeros. A pesar de este bajo grado de selección, en la figura 5 se aprecia una tendencia hacia el predominio de los huesos con formas geométricas cilíndricas y esféricas.

Orientación

No se observa una orientación preferencial de los restos en el estrato y el arreglo es caótico. A su vez, la inclinación subvertical de algunos de los restos podría deberse al entrapamiento con los clastos durante el transporte (figura 6).

Número de elementos identificados por taxón (NEIT)

Sobre un total de 1.539 piezas óseas colectadas se pudo identificar anatómicamente 1.391, es decir el 91 % (tabla 2). Este porcentaje supera ampliamente los valores óptimos (10%) propuestos por Morales (1987) indicando el excelente grado de conservación del yacimiento de la Gran Hondonada permitiendo a

Figura 4. A, Ejemplar juvenil *Astraponotus*/ *Young Astraponotus specimen*. B, Cráneos de *Periphragnis* y *Astraponotus* con excelente estado de preservación/ *Periphragnis and Astraponotus skulls in excellent preservation state*. C, Mandíbula de *Periphragnis* con fracturas múltiples y pérdida de material óseo por meteorización actual/ *Periphragnis mandible with multiple fractures and osseous material loss by weathering*. D, Cuerpo vertebral sin los arcos hemales por abrasión/ *Vertebral body without hemal arches by abrasion*. E, Costilla con fracturas perpendiculares/ *Rib with perpendicular fractures*. F, Húmero con fracturas múltiples/ *Humerus with multiple fractures*. G, Fractura oblicua al eje principal/ *Fracture oblique to main axis*.

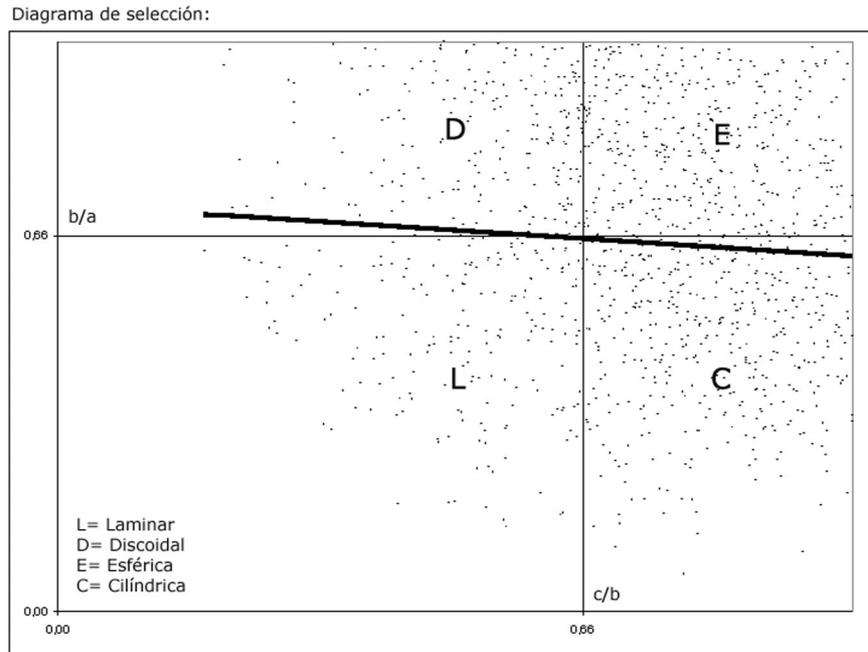


Figura 5. Diagrama de selección de los elementos preservados / Selection diagram of the preserved elements.

su vez, la utilización de un análisis cuantitativo (ver Alcalá, 1994).

Claramente se observa (tabla 2) un amplio predominio del género *Periphragnis* (43,5%) seguido por *Pseudhyrax* (8,3%), *Puelia* (4,4%), *Rhyphodon* (4,5%) y *Astroponotus* (2,5%).

Número mínimo de individuos (NMI)

Es claro que el NEIT (tabla 3) y el NMI (figura 7) están relacionados entre sí y la predicción obtenida del NEIT (como el número estimado más elevado) se corresponde en todos los casos con el NMI (como el

estimador más bajo de ejemplares presentes).

El NMI total es de 256 ejemplares, con una predominancia de *Isotemnidae* (125) entre los cuales se destaca *Periphragnis* representado por 75 individuos.

Desarrollo de los individuos

Los datos obtenidos para la Gran Hondonada (tabla 4.A) reflejan un perfil de mortalidad con predominio de la clase edad adultos seguido por adultos juveniles, juveniles y seniles. Este perfil de mortalidad presenta un histograma unimodal con 136 ejemplares de la clase adulto (tabla 4.B). Según Lyman

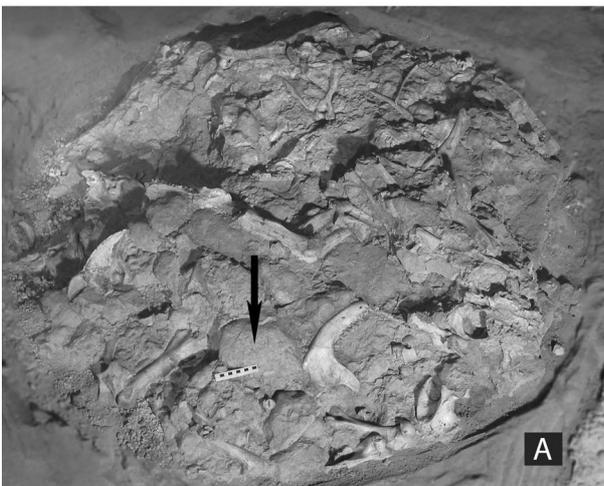


Figura 6. A, Disposición caótica de los restos óseos / Chaotic arrangement of the bone remains. B, Cráneos y mandíbula de *Periphragnis* junto a clastos redondeados. / *Periphragnis* skulls and mandible together with pebbles.

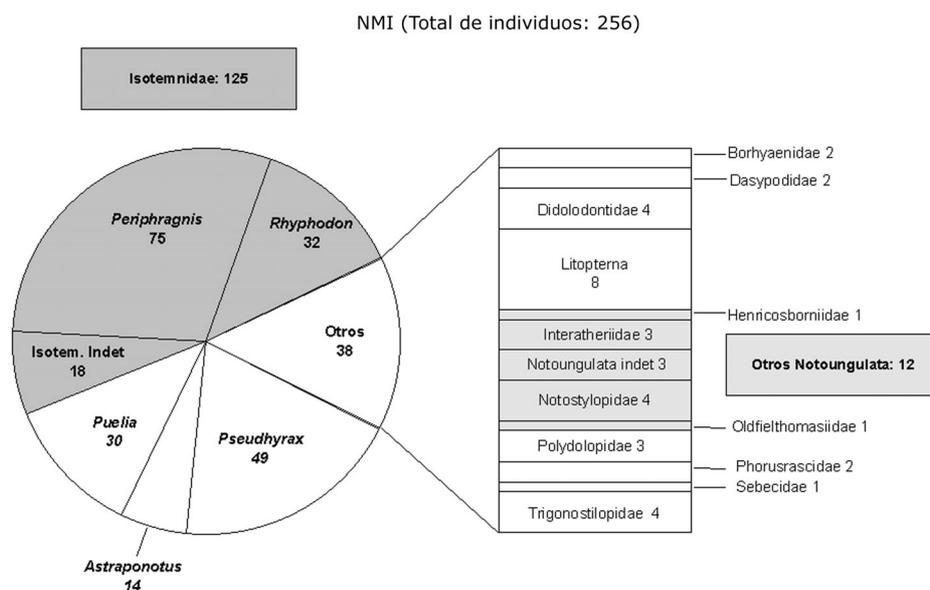


Figura 7. Número mínimo de individuos (NMI)./ Minimum number of individuals.

(1994) este tipo de histograma refleja una mortandad catastrófica, es decir, con una mortandad sincrónica que habría afectado al conjunto de los individuos. Por otra parte, Dunbar (1981) sugiere que cambios en las condiciones climáticas pueden afectar el número de nacimientos y como resultado se obtiene un histograma unimodal.

Discusión

El excelente estado de conservación de los restos óseos y su clara disposición en el estrato ha permitido inferir cuáles habrían sido los procesos tafonómicos dominantes en la formación del yacimiento conocido como la Gran Hondonada.

El conjunto de elementos mayoritarios representado por *Periphragnis*, *Pseudhyrax*, *Puelia*, *Rhyphodon* y *Astraponotus* (tabla 3), presenta una excelente conservación de la sección cortical, sin evidencias de exposición aérea. Estos indicios reflejan que la exposición aérea habría durado un lapso breve y, además, que las condiciones de transporte y la exposición a la intemperie fueron similares para todos los elementos conservados. Si bien la mayoría de los esqueletos tuvo una breve residencia en las planicies, esta fue lo suficientemente prolongada como para permitir la descomposición y desarticulación de las carcasas. El tiempo de desarticulación varía entre las diferentes especies y tiene un importante componente climático. Como ejemplo, trabajos realizados por Hill (1980) en la sabana africana con el propósito de estudiar la desarticulación de huesos de especies de diferentes tamaños corporales, mostraron que los ejemplares de

menor tamaño se desarticulan en semanas, mientras que los de mayor talla (*e.g.*, búfalos) pueden permanecer articulados hasta 54 meses. Partiendo de estos resultados y considerando, por una parte, que la masa corporal de *Periphragnis* y, por otra, que las condiciones paleoclimáticas y paleoambientales (figura 8. A) imperantes en la Gran Hondonada fueron similares a las que se registran actualmente en la sabana africana, se concluye que el tiempo de desarticulación y descomposición debió haber sido breve.

Un hecho llamativo es el muy leve o nulo grado de abrasión de los restos óseos de *Periphragnis*, *Puelia*, *Pseudhyrax*, *Rhyphodon* y *Astraponotus* (tabla 3). Dado que se infieren hábitos anfibios para *Astraponotus* (Webb, 1978) y más terrestres para *Periphragnis* y *Rhyphodon*, de provenir los mismos de diferentes sectores de la planicie de inundación sería esperable hallar un mayor grado de abrasión en los huesos de los individuos asignados a estos dos últimos géneros. El hallazgo de restos con tan similar grado de abrasión sugiere, por el contrario, que existió una única área de producción y que la misma fue la periferia del cuerpo de agua donde finalmente fueron depositados.

Comparando los elementos anatómicos y agrupándolos según la propuesta de Voorhies (1969), se aprecia que en la asociación (tabla 3) se observan todos los elementos de los diferentes grupos que dicho autor propone (*e.g.*, Grupo 1: vértebra; Grupo 2: húmero; Grupo 3: cráneo). Si bien está representada la totalidad de los elementos anatómicos, el número de algunos es bajo (*e.g.*, el número de vértebras halladas para todos los taxones es de 135) y, además, hay ausencia de ciertos tipos de vértebras. De esto se des-

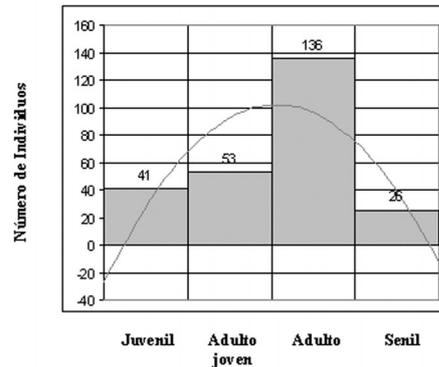
Tabla 3. Número de elementos identificados por taxón (NEIT)./ *Number of elements identified by taxon.*

	<i>Astraponotus</i>	<i>Isotemnidae</i> indet.	<i>Litopterna</i>	<i>Puelia</i>	<i>Periphragnis</i>	<i>Pseudhyrax</i>	<i>Rhyphodon</i>	Otros Notoungulata	Otros indet.	Total general
Mandíbula		4	3	25	87	41	21	6	12	199
Incisivo ó Canino	13	3	3	17	103		5		51	195
Molar. Inferior	9	12	5	4	88	19	10	8	39	194
Molar. Superior	5	7	3	10	75	33	9	11	25	178
Fragmento						1			147	148
Vértebra					47	4			89	140
Maxilar	2	2	5	25	16		11	1	7	69
Costilla					16		2		41	59
Elemento Craneano					24		1		29	54
Metapodiano		3			24				18	45
Falange		12			16				15	43
Húmero	1		1		16				16	34
Fémur	2		8		5				16	31
Elemento del Tarso			1		24				6	31
Elemento del Carpo					15				11	26
Ulna					7				17	24
Cráneo	2				8		2		2	14
Escápula	1		1		8				9	19
Pelvis					5	1			4	10
Radio					6		1		5	12
Tibia			2		4				5	11
Sesamoideo					1				1	1
Fíbula					1				1	2
Total general	35	43	27	61	605	115	62	26	565	1539

prende que existió una selección de elementos, la cual afectó mayoritariamente a las vértebras. Según Aslan y Behrensmeyer (1996) en los sistemas fluviales la selección de huesos afecta mayoritariamente a las vértebras debido a que por su forma esférica son más fáciles de transportar. Por lo tanto, cabe inferir que la acción fluvial fue la responsable de la selección de los restos que constituyen esta asociación. Esta inferencia se sustenta también en una prueba directa, como la asociación de los restos óseos junto a depósitos de clastos redondeados de fondo de canal fluvial (figuras 6.A, B).

Siguiendo a Lyman (1994) el análisis cualitativo de las clases de edades para los géneros con mayor NMI (i.e., *Periphragnis* y *Rhyphodon*) refleja una mortandad no selectiva, ya que las edades adulto-juvenil y adulto son las más numerosas (tabla 3 A, B). Este

Tabla 4. A, Desarrollo de los individuos, **B,** Desarrollo de los individuos por taxón./ *A, Development of individuals, B, Development of individuals by taxón.*



A

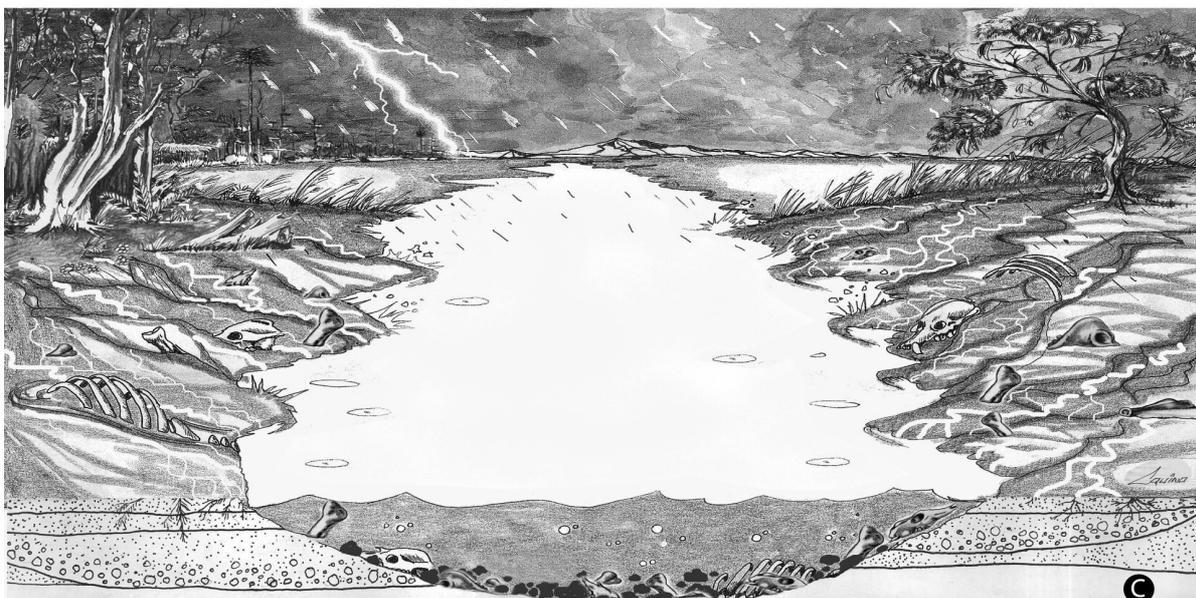
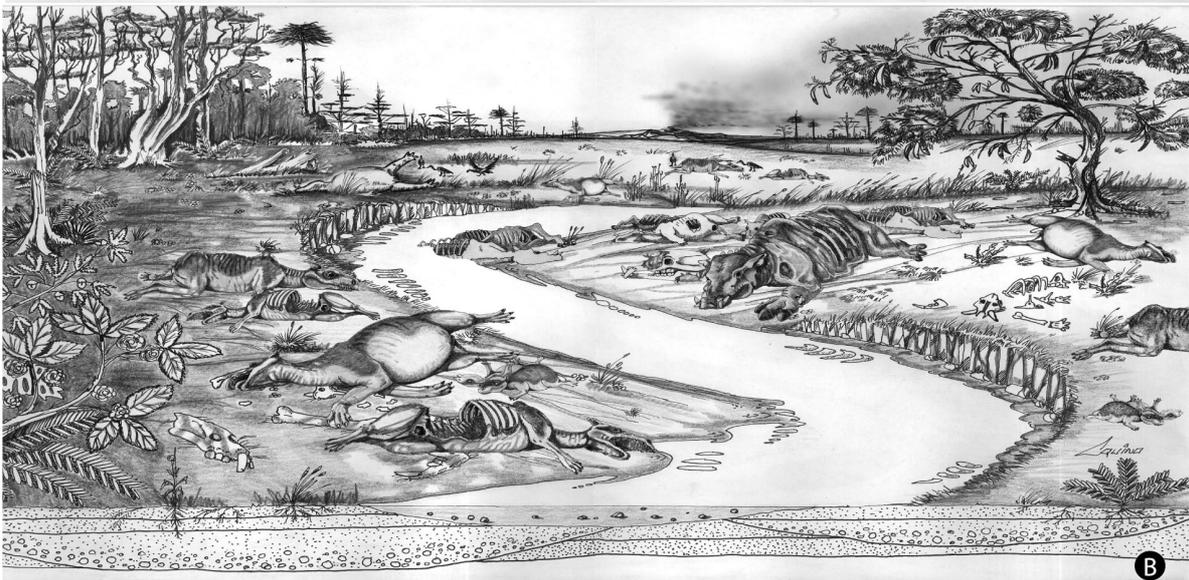
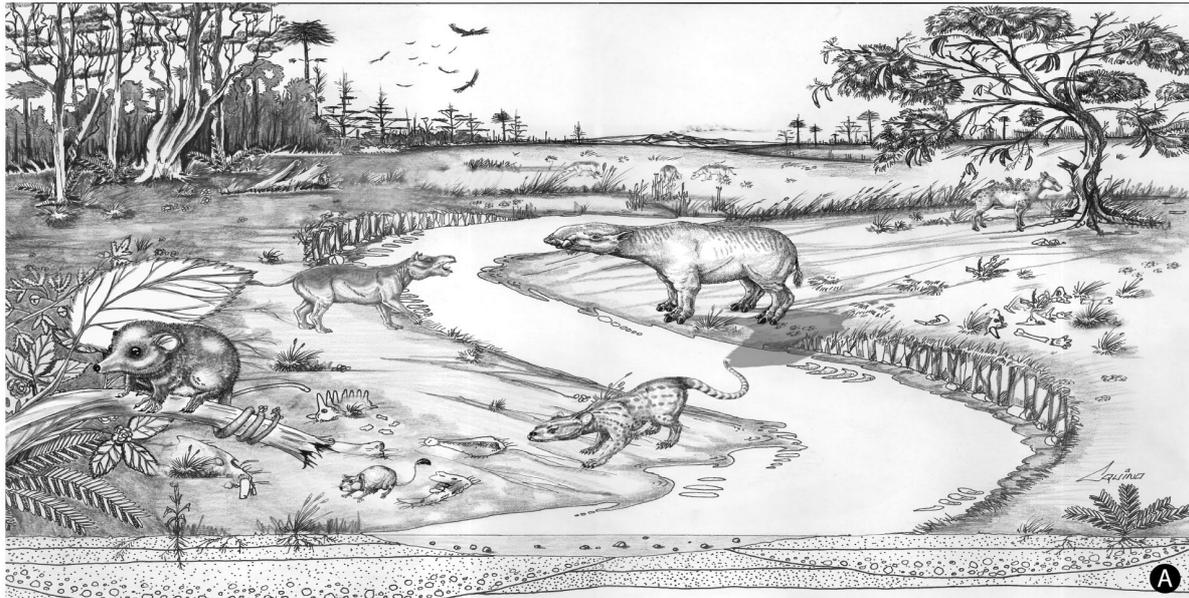
	Juvenil	Adulto joven	Adulto	Senil
<i>Periphragnis</i>	10	17	38	10
<i>Rhyphodon</i>	8	7	12	5
<i>Isotemnidae</i> indet.	5	6	7	0
<i>Pseudhyrax</i>	8	11	24	6
<i>Puelia</i>	3	5	21	1
<i>Astraponotus</i>	4	4	3	3
<i>Litopterna</i>	1	0	7	0
Otros Notoungulata	2	1	8	1
Otros	0	2	16	0
Total:	41	53	136	26

dato refleja que incluso los individuos más fuertes y resistentes también fueron afectados. La escasez de restos óseos de ejemplares juveniles podría obedecer a que la mortandad ocurrió en un período del año fuera de las pariciones, o bien a que los restos óseos de los juveniles no se preservaron. Esto último es poco probable, puesto que se han preservado restos óseos sumamente delicados, tales como algunos cráneos (figuras 4.A, B).

Con respecto al resto de los taxones no analizados numéricamente, presentan las mismas características tafonómicas que los taxones dominantes, pero el NEIT y NMI son muy bajos y por lo tanto resultan poco representativos. Es probable que el bajo NEIT se deba a que el número de individuos que conformaban las diferentes comunidades en el área cercana al canal haya sido bajo. De todos modos, su acumulación habría respondido al mismo evento que afectó a los taxones más abundantes dado que presentan similares características tafonómicas.

Otro factor de control tafonómico a tener en cuenta es el tiempo de acumulación. En la Gran Hondonada los paleosuelos están poco desarrollados debido a la alta tasa de sedimentación (Spalletti y Mazoni, 1979). Frente a una alta tasa de sedimenta-

Figura 8. A, Reconstrucción faunística y paleoambiental de la Fm. Sarmiento/ *Faunistic and paleoenvironment reconstruction for Sarmiento Fm. B,* Reconstrucción de la primera etapa biostratinómica/ *First biostratinomic stage reconstruction. C,* Reconstrucción de la acumulación de los restos óseos/ *Reconstruction of the accumulation of the bone remains.*



ción, debería esperarse un bajo NMI en condiciones de mortandad no catastrófica, tal como lo proponen Aslan y Behrensmeier (1996). Estos autores mencionan que a menor madurez del paleosuelo (poco tiempo de estabilidad edafológica por la alta tasa de sedimentación) menor es el número de carcasas acumuladas. Para explicar el alto NMI acumulado en la Gran Hondonada, donde los paleosuelos son pobres, es necesario que la mortandad en la comunidad haya sido sincrónica (figura 8.B).

Luego de la descomposición de las carcasas, el transporte y enterramiento fue muy rápido. Una fuerte riada inferida a partir del tamaño de los clastos (mayor tamaño que en el resto de los canales fluviales) habría acarreado los restos óseos dispersos desde sectores cercanos al canal, hasta incorporarlos como bioclastos. Posteriormente fueron depositados y sepultados junto con los clastos intraformacionales producto del derrumbe de los márgenes del canal (figura 8.C). Como se observa en la sección geológica (figura 3), estas eventuales crecidas ocurrieron más de una vez, pero en ninguna se hallaron restos de vertebrados fósiles. Por lo tanto, puede afirmarse que este evento fue único en el área de estudio y habría sido el que produjo la tafofacies analizada.

Sobre la base del conjunto de los datos obtenidos, puede inferirse que se estaría en presencia de una mortandad masiva y que el yacimiento fosilífero de la Gran Hondonada puede ser considerado como autóctono, ya que si bien los procesos post-mortem desplazaron las carcasas por un corto trayecto, éstas nunca salieron de su área de producción.

Conclusiones

Los depósitos de la Formación Sarmiento en la localidad de la Gran Hondonada corresponden a un ambiente de planicie con sistemas fluviales efímeros.

El yacimiento fósil de la Gran Hondonada corresponde a una única tafofacies.

Los restos fósiles tuvieron una corta etapa bioestratigráfica y fueron sepultados en forma caótica en el lecho del canal, resedimentados y sin evidencia de reelaboración tafonómica.

Tanto del análisis del NEIT como NMI se desprende que los restos óseos en su mayoría corresponden a *Periphragnis*, *Pseudhyrax*, *Puelia*, *Rhyphodon* y *Astroponotus*.

El estudio basado en el desarrollo de los individuos señala un predominio de la clase edad adulto y adultos juveniles.

El yacimiento de la Gran Hondonada se puede interpretar como autóctono y resedimentado. La suma de evidencias tafonómicas sugiere que los individuos pudieron ser afectados por una mortandad masiva.

Agradecimientos

Los autores quieren agradecer al Dr. E. Bellosi por las sugerencias realizadas, a los árbitros C. Montalvo y M. Zárate por los importantes comentarios que han permitido mejorar el trabajo y a Jorge Aquino por los dibujos realizados. A la Fundación Egidio Feruglio y al MPEF por el financiamiento del trabajo.

Bibliografía

- Alcalá, L. 1994. *Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses y Museo Nacional de Ciencias Naturales, Teruel, 554 pp.
- Ameghino, F. 1901. Notices préliminaires sur des ongulés nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* (Córdoba) 16: 349-426.
- Ameghino, F. 1902. Notices préliminaires sur des Mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* (Córdoba) 17: 5-70.
- Andreis, R.R. 1972. Paleosuelos de la Formación Musters (Eoceno Medio), Laguna del Mate, Provincia de Chubut. Rep. Argentina. *Revista de la Asociación Argentina de Mineralogía, Petrología y Sedimentología* 3: 91-97.
- Andreis, R.R. 1977. Geología del área de Cañadón Hondo, Departamento de Escalante, Provincia de Chubut, República Argentina. *Obra de Centenario del Museo de La Plata* 4: 77-102.
- Andreis, R., Mazzoni, M. y Spalletti, L. 1975. Estudio estratigráfico y paleoambiental de las sedimentitas terciarias entre Pico Salamanca y Bahía Bustamente, provincia de Chubut. República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 30: 85-103.
- Aslan, A. y Behrensmeier, A.K. 1996. Taphonomy and time resolution of bone assemblages in a contemporary fluvial system: The East Fork River, Wyoming. *Palaos* 5: 411-421.
- Badgley, C. 1986. Counting individuals in mammalian fossil assemblages from fluvial environments. *Palaos* 1: 328-338.
- Barron, E.J. y Moore, G.T. 1994. Climate Model Application in Paleoenvironmental Analysis. *Society for Sedimentary Geology. Short Course* 33, 339 pp.
- Behrensmeier, A.K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4: 150-162.
- Behrensmeier, A.K. 1991. Terrestrial vertebrate accumulations. En: P. A. Allinson and D. E. G. Briggs (eds.), *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*, Topics in Geobiology, Plenum Press, New York, 9: 291-335.
- Behrensmeier, A.K., Gordon, D.K. y Yanagi, G.T. 1989. Nonhuman bone modification in Miocene fossils from Pakistan. En: R. Bonnicksen y M.H. Sorg (eds.), *Bone Modification*, Published by the Center for the Study of the First Americans, Orono, Maine, pp. 99-120.
- Bellosi, E.S., Laza, J.H. y González, M.G. 2001. Icnofaunas en paleosuelos de la Formación Sarmiento (Eoceno-Mioceno), Patagonia Central. 4º Reunión Argentina de Icnología y Segunda Reunión de Icnología del Mercosur (Tucumán), *Resúmenes*: 31.
- Bellosi, E.S., Miquel, S.E., Kay, R.F. y Madden, R.H. 2002. Un paleosuelo Mustersense con microgastrópodos terrestres (Charipidae) de la Formación Sarmiento, Eoceno de Patagonia central: significado paleoclimático. *Ameghiniana* 39: 465-477.
- Birkenmajer, K. 1987. Oligocene-Miocene glacio-marine sequences of King George Island (South Shetland Islands), Antarctica. En: A. Gazdzicki (ed.), *Palaeontological Results of*

- the Polish Antarctic Expeditions, Part I. *Palaeontologia Polonica* 49: 9-36.
- Birkenmajer, K. y Zasadniak, E. 1989. Late Cretaceous-early Tertiary floras of King George Island, West Antarctica: their stratigraphic distribution and paleoclimatic significance. En: J.A. Crame (ed.), *Origin and Evolution of the Antarctic Biota*, Geological Society Special Publications 47: 227-240.
- Bond, M., López, G.M. y Reguero, M.A. 1996. "Astraponotéen Plus Supérieur" of Ameghino: another interval in the paleogene record of South American. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16, Supplement to Number 3: 23 A.
- Cifelli, R.L. 1985. Biostratigraphy of the Casamayoran, early Eocene of Patagonia. *American Museum Novitates* 2820: 1-26.
- Dunbar, R.I.M. 1981. "Comments". En P. Shipman, W. Bosler y K.L. Davis (1981) "Butchering of Giants Geladas at an Acheulian Site". *Current Anthropology* 22: 264-265.
- Fernández López, S. 1984. Criterios elementales de reelaboración tafonómica en ammonites de la Cordillera Ibérica. *Acta Geológica Hispánica* 19: 105-116.
- Fernández López, S. 2000. *Temas de Tafonomía*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, 167 pp.
- Fernández López, S. y Fernández Jalvo, Y. 2002. The limit between biostratigraphy and fossilization. En: M. de Renzi, M. Pardo Alonso, M. Belinchon, E. Peñalver, P. Montoya y A. Marquez-Aliaga (eds.), *Current topics on taphonomy and fossilization*. I Congreso Internacional de Tafonomía (Valencia) pp. 27-36.
- Flynn, J.J. y Wyss, A.R. 1999. New marsupials from the Eocene-Oligocene transition of the Andean main range, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 533-549.
- Flynn, J.J., Wyss, A.R., Croft, D.A. y Charrier, R. 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammalian "Age". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195: 229-259.
- Franchi, M.R. y Nullo, F.E. 1986. Las Tobas de Sarmiento en el Macizo de Sumuncurá. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 35: 208-229.
- Frenguelli, J. 1939. Nidos fósiles de insectos en el Terciario del Neuquén y Río Negro. *Notas del Museo de La Plata (Serie Paleontológica)* 4: 379-402.
- Frostick, L. y Reid, I. 1983. Taphonomic significance of sub-aerial transport of vertebrate fossil on steep semi-arid slopes. *Lethaia* 16: 157-164.
- Gazdzicki, A.J., Gruszczki, M., Hoffman, A., Malkowski, K., Marensi, S.A., Halas, S. y Tatur, A. 1992. Stable carbon and oxygen isotope record in the Paleogene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctica. *Antarctic Science* 4: 461-468.
- Genise, J.F., Mángano, M.G., Buatois, L.A., Laza, J.H. y Verde, M. 2000. Insect trace fossil associations in paleosols: the *Coprinisphaera* ichnofacies. *Palaios* 15: 49-64.
- Geological Society of America. 1979. *Rock Color Chart*.
- Haynes, G. 1980. Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and Recent mammalian bones. *Paleobiology* 6: 341-351.
- Hill, A.P. 1980. Early postmortem damage to the remains of some contemporary East African mammals. En: A.K. Behrensmeyer y A.P. Hill (eds.), *Fossils in the Making*, University of Chicago Press, pp. 131-152.
- Kay, R.F., Madden, R.H., Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Mazzoni, M.M., Re, G.H., Heizler, M. y Sandeman, H. 1999. Revised geochronology of the Casamayoran South American Land-Mammal Age: climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 96: 13235-13240.
- Kvasov, D.D. y Verbitsky, M.Y. 1981. Causes of Antarctic glaciation in the Cenozoic. *Quaternary Research* 15: 1-17.
- Lyman, R.L. 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge Manuals in Archaeology, Cambridge, pp. 524.
- Marshall, L.G., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Paleovertebrata, mémoire extraordinaire*: 1-93.
- Mazzoni, M. 1985a. La Formación Sarmiento y el vulcanismo Paleógeno. República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 40: 60-68.
- Mazzoni, M. 1985b. *Procesos y depósitos piroclásticos*. Asociación Geológica Argentina, Serie "B" 14: 1-115.
- Merino Cristóbal, L. 2000. *Mineralogía y geoquímica del esqueleto de mamíferos del Neógeno Español*. Ed: Consejo Superior de investigaciones Científicas Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 245 pp.
- Morales, A. 1987. Problemas de interpretación de los datos faunísticos procedentes de los yacimientos. 2º Congreso Arqueológico Medieval Español: 34-35.
- Odreman Rivas, E.O. 1978. Sobre la presencia de un Polydolopidae (Mammalia, Marsupalia) en capas de edad Mustersense (Eoceno Medio), de Patagonia. *Obra de Centenario del Museo de La Plata* 5: 29-38.
- Ortiz Jaureguizar, E. 1986. Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. 6º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza) 2: 191-207.
- Pascual, R. 1970. Evolución de las comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados cenozoicos de Argentina. 4º Congreso Latinoamericano de Zoología (Caracas) 2: 991-1088.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, E.O. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372-421.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, E.O. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos, su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastroficos. 5º Congreso Geológico Argentino (Carlos Paz, 1972) 3: 293-338.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J.J. 1996. Land mammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. En: G. Arratia (ed.) *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen Verlag Dr. F. Pfeil (A) 30: 265-319.
- Pascual, R., Carlini, A.A., Bond, M. y Goin, F.J., 2002. Mamíferos cenozoicos. En: M.J. Haller (ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio del 15º Congreso Geológico Argentino*, II-11. Buenos Aires, pp. 533-544.
- Reguero, M.A. 1999. [El problema de las relaciones sistemáticas y filogenéticas de los Typotheria y Hegetotheria (Mammalia, Notoungulata): análisis de los taxones de Patagonia de la Edad mamífero Deseadense (Oligoceno)]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 301 pp. Inédita].
- Retallack, G. 2001. *Soils of the past*. Blackwell. 2nd Edition. 404 pp. Oxford.

- Retallack, G., Bestland, E. y Fremd, T. 2000. Eocene and Oligocene Paleosols in central Oregon. *Geological Society of America, Special Paper* 344: 1-192.
- Shipman, P., Brosler, W. y. Davis, K.L. 1981. Butchering of Giant Geladas at an Acheulian Site. *Current Anthropology* 22: 257-268.
- Simpson, G.G. 1940. Review of the Mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceedings of the American Philosophy Society* 83: 649-710.
- Simpson, G.G. 1941. The Eocene of Patagonia. *American Museum Novitates* 1120: 1-15.
- Simpson, G.G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America. Part 1. Introduction. Systematics: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Liptopterna, and Notio-progonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 91: 1-232.
- Simpson, G.G. 1967. The beginning of the Age of the Mammal in South America. Part II. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 137: 1-259.
- Spalletti, L. y Mazzoni, M. 1977. Sedimentología del Grupo Sarmiento en un perfil ubicado al sudeste del Lago Colhue Huapi, provincia de Chubut. *Revista del Museo de La Plata, Obra del Centenario* 4: 261-283.
- Spalletti, L. y Mazzoni, M. 1979. Estratigrafía de la Formación Sarmiento en la barranca sur del Lago Colhue Huapi, Provincia de Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 34: 271-281.
- Turnbull, W.D. y Martill, D.M. 1988. Taphonomy and preservation of a monospecific titanotheres assemblage from the Washakie Formation (Late Eocene), southern Wyoming. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 63: 91-108.
- Voorhies, M.R. 1969. Taphonomy and population dynamics of the Early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Contributions to Geology, University of Wyoming, Special Paper*, pp. 1-69.
- Webb, S.D. 1978. A History of Savanna Vertebrates in the New World: Part II: South America and the Great Interchange. *Annual Reviews of Ecology Systematics* 9: 393-426.
- Wyss, A.R. Flynn J.J., Norell, M.A., Swisher, C.C. III, Charrier, R., Novacek, M.J. y Mckenna, M.C. 1993. South American's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature* 365 (6445): 434-437.
- Wyss, A.R., Flynn J.J., Norell, M.A., Swisher, C.C. III, Novacek, M.J., Mckenna, M.C. y Charrier, R. 1994. Paleogene mammals from the Andes of Central Chile: A preliminary taxonomic, biostratigraphic, and geochronologic assessment. *American Museum Novitates* 3098: 1-31.

Recibido: 3 de octubre de 2002.

Aceptado: 13 de noviembre de 2003.